
СОДЕРЖАНИЕ

Номер 4, 2022

БИОХИМИЯ

О возможности изучения процессов взаимопревращения легколетучих соединений хвои у хвойных растений на основе статических данных в популяционных выборках

И. В. Тихонова

339

БОТАНИКА

Интерференция факторов в конкурентном взаимодействии чужеродного вида *Pulmonaria saccharata* (Mill) с банком семян в условиях интродукции

Е. В. Черняева, В. П. Викторов

351

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Деградация хлорофилла в листьях овсяницы тростниковой (*Festuca arundinacea*) при действии летучих органических соединений и бенз(а)пирена

Е. Г. Тюлькова, Г. Е. Савченко, Л. Ф. Кабашикова

363

ЗООЛОГИЯ

Возрастной состав и особенности постметаморфозного роста остромордой лягушки (*Rana arvalis*) из местообитаний с коротким сезоном активности

С. М. Лялков, Д. В. Ибрагимова, Н. В. Наконечный

374

Анализ уротомии и регенерации у агамовых ящериц рода *Mantheyus* (Reptilia: Sauria: Agamidae: Drosopinae) с использованием методов рентгеноскопии и компьютерной микротомографии

Н. Б. Ананьева, Д. А. Гордеев, Тао Тьен Нгуйен, Н. Л. Орлов

385

Влияние копрофагии на продвижение корма по пищеварительному тракту даурской пищухи (*Ochotona dauurica*, Lagomorpha, Ochotonidae)

Е. И. Наумова, Г. К. Жарова, Т. Ю. Чистова

395

ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

Паразитарные инвазии и кишечная микробиота: аспекты взаимоотношений (обзор)

Г. И. Извекова

401

Гормоны поджелудочной железы, состав насыщенных жирных кислот и их взаимосвязь с уровнем глюкозы в зависимости от индекса массы тела у жителей Арктики

Ф. А. Бичкаева, Т. Б. Грецкая

412

ЭКОЛОГИЯ

Сообщества зообентоса термальных и холодных карстовых водных экосистем урочища Пымвашор Большеземельской тундры

О. А. Лоскутова, Е. Б. Фефилова, Т. А. Кондратьева, М. А. Батурина

427

Онтогенетическая, виталитетная структура и состояние ценопопуляций *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh в нарушенных местообитаниях Кировской области

Н. Ю. Егорова, В. Н. Сулейманова

438

Contents

No. 4, 2022

Biochemistry

On the Possibility of Studying the Processes of Interconversion of Volatile Compounds of Needles on the Basis of Static Data

Ir. V. Tikhonova

339

Botany

Interference of Factors in the Competitive Interaction of the Alien Species *Pulmonaria saccharata* (Mill) with a Seed Bank in the Conditions of Introduction

E. V. Chernyaeva and V. P. Viktorov

351

Plant Physiology

Degradation of Chlorophyll in the Leaves of Reed Fescue (*Festuca arundinacea*) under the Action of Volatile Organic Compounds and Benz(a)pyrene

E. G. Tulkova, G. E. Savchenko, and L. F. Kabashnikova

363

Zoology

Age Composition and Postmetamorphic Growth Characteristics of Moor Frog (*Rana arvalis*) from Habitats with Short Activity Season

S. M. Lyapkov, D. V. Ibragimova, and N. V. Nakonechnyi

374

Analysis of Urotomy and Regeneration in Agamid Lizards of the Genus *Mantheyus* (Reptilia: Sauria: Agamidae: Draconinae) Using X-Ray Methods and Computer Microtomography

N. B. Ananyeva, D. A. Gordeev, Nguyen Thien Tao, and N. L. Orlov

385

The Effect of Coprophagy on the Digesta Passage through the Gut of Daurian Pika *Ochotona dauurica* (Ochotonidae, Lagomorpha)

E. I. Naumova, G. K. Zharova, and T. Yu. Chistova

395

Animal and Human Physiology

Parasitic Infections and Intestinal Microbiota: (Review)

G. I. Izvekova

401

Pancreatic Hormones, the Composition of Saturated Fatty Acids and Their Relationship with Glucose Levels, Depending on the Body Mass Index in Arctic Residents

F. A. Bichkaeva and T. B. Gretskaia

412

Ecology

Zoobenthos Communities of Thermal and Cold Karst Aquatic Ecosystems of the Pymvashor Natural Boundaries of the Bolshezemel'skaya Tundra

O. A. Loskutova, E. B. Fefilova, T. A. Kondratjeva, and M. A. Baturina

427

Ontogenetic, Vitality and State of Coenopopulations of *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh in Disturbed Habitats of the Kirov Region

N. Yu. Egorova and V. N. Suleimanova

438

УДК 630.165.5:630*17:582.475.4

О ВОЗМОЖНОСТИ ИЗУЧЕНИЯ ПРОЦЕССОВ ВЗАИМОПРЕВРАЩЕНИЯ ЛЕГКОЛЕТУЧИХ СОЕДИНЕНИЙ ХВОИ У ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ НА ОСНОВЕ СТАТИЧЕСКИХ ДАННЫХ В ПОПУЛЯЦИОННЫХ ВЫБОРКАХ

© 2022 г. И. В. Тихонова®

Западно-Сибирское отделение Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – филиал ФИЦ КНЦ СО РАН,
ул. Жуковского, 100/1, Новосибирск, 639982 Россия

®E-mail: azimut360@mail.ru

Поступила в редакцию 10.03.2021 г.

После доработки 24.12.2021 г.

Принята к публикации 24.12.2021 г.

Приведены результаты исследования популяционной структуры биохимических признаков (большого числа летучих терпеноидов хвои) на больших выборках деревьев сосны обыкновенной. Данные анализировали с помощью корреляционного, кластерного анализов и метода главных компонент. Установлена значительная сопряженность содержания всех выделенных соединений хвои. Особенности корреляционной структуры терпеноидов свидетельствуют о том, что у растений могут одновременно запускаться процессы их группового синтеза. Сделан вывод о возможности использования статических данных, полученных на больших выборках деревьев для предварительного изучения процессов взаимопревращений терпеноидных соединений у хвойных растений, отличающихся высокой реакционной способностью и сложностью их исследования химическими методами.

Ключевые слова: корреляционная структура, популяции, терпеноиды, процессы взаимопревращения, сосна обыкновенная

DOI: 10.31857/S1026347022040138

Как известно, в тканях хвойных растений синтезируется большое количество разнообразных терпеноидов (Пентегова и др., 1987; Ламоткин и др., 2008), которые выполняют важные функции в метаболизме: участвуют в защитных и адаптационных реакциях деревьев, в процессах гормональной регуляции роста, репродукции, сигнальной системе (Pallardy, 2008; Pulido *et al.*, 2012). Они являются ценным лекарственным и химическим сырьем для различных отраслей хозяйства (Чернодубов, Дерюжкин, 1990; Племенков, 2001; McCreath, Delgoda, 2016): монотерпены составляют основную часть живицы хвои, кислородосодержащие соединения часто используются в составе антибактериальных, фунгицидных, инсектицидных, пестицидных и антигельминтных препаратов (Племенков, 2001). Поэтому их изучение представляет большой интерес и пользу в широком перечне решений научных и практических вопросов. В частности, изучение биохимического разнообразия соединений, разнообразия “хемотипов” в популяциях (Чудный, Проказин, 1973; Юмадилов и др., 1991; Степень, 2000; Домрачев и др., 2011; Тараканов и др., 2012; Тихонова и др., 2012; Кузьмин и др., 2020) является составной ча-

стью раздела, посвященного проблемам исследования и сохранения биоразнообразия и устойчивости природных экосистем.

Ранее нами были выявлены наиболее тесно связанные легколетучие компоненты (Тихонова и др., 2014). Данное исследование является продолжением и развитием предыдущей работы. Его цель – изучение общей корреляционной структуры всего набора соединений, а также проверка возможности использования результатов анализа статических данных для изучения процессов образования и взаимопревращения терпеноидов в популяционных выборках сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на популяциях сосны обыкновенной, произрастающих на юге Средней Сибири: в Балгазынском бору в Туве (51°10′ с.ш., 95°5′ в.д.) в сосняке разнотравно-злаковым (10С, бонитет II–III) – P1 и в окр. п. Ширы в Хакасии (54°24′ с.ш., 89°59′ в.д.) в сосняке каменисто-лишайниковом (7С2Б1Л, бонитет V–Va) – P2. В популяциях на репрезентативной выборке, соответ-

ственно, 100 и 75 деревьев у каждого дерева в начале октября 2011 г. собирали хвою с 10–20 побегов текущего года роста в средней части кроны с 4-х сторон. Образцы собирали непосредственно перед анализом и непродолжительное время хранили в специальных герметично закрытых пробирках в холодильнике.

Для определения компонентного состава летучих соединений в образцах хвои использовали хромато-масс-спектрометр “Agilent 5975C-7890A” (США) и парофазный пробоотборник HeadSpace Sampler G1888. Использовали 30-метровую кварцевую колонку HP-5 с внутренним диаметром 0.25 мм (сополимер 5%-дифенил-95%-диметил-силоксан), газом-носителем служил гелий. Температуру колонки повышали от 50°C (10 мин), до 200°C со скоростью 4°C/мин; в парофазном пробоотборнике температура термостата составляла 100°C, температура петли – 110°C, температура HS-интерфейса – 115°C, время выдержки образца в термостате пробоотборника – 7 мин; температура испарителя – 280°C, температура ионизационной камеры – 170°C, энергия ионизации – 70 эВ. Компоненты в образце идентифицировали с помощью программы AMDIS, учитывая абсолютное время удерживания, линейные индексы удерживания и масс-спектры ионов, сравнивая их с имеющимися собственными стандартами и сведениями из литературы (Ткачев, 2008 и др.). Линейные индексы удерживания считали по формуле: $J_x = J_n + 100k(t_{Rx} - t_{Rn}) / (t_{R(n+k)} - t_{Rn})$, где $J_n = 100n$ – индекс удерживания *n*-алкана, содержащего *n* атомов углерода, t_R – абсолютное время удерживания компонентов: t_{Rx} – время удерживания исследуемого компонента, $t_{R(n+k)} - t_{Rn}$ – время удерживания ближайших реперных *n*-алканов с числом атомов углерода, соответственно, *n* и *n* + *k*. Относительное количество компонента с содержанием не менее 0.01% в образце считали по площади пиков на хроматограмме, сумму площадей пиков (в пределах линейных индексов удерживания 700–1900) принимали за 100%, корректирующие коэффициенты не использовали. Количественные доли компонентов с перекрывающимися пиками считали исходя из интенсивности индивидуальных ионов.

Всего был выделен 81 отчетливый пик, из них определены 34 компонента, остальные приводятся под порядковыми номерами в соответствии со временем их удерживания на хроматограмме (табл. 1). Определяли процентное содержание каждого компонента в образце. Общими для всех деревьев обеих популяций были 22 компонента. Изменчивость содержания компонентов в популяциях оценивали по коэффициенту вариации (CV, %).

Полученные данные анализировали с помощью корреляционного, кластерного и многофакторного

анализов, в последнем случае использовали метод главных компонент (Ефимов, Ковалева, 2007). В анализ сопряженности не были включены компоненты (20 шт.), встречающиеся в выборках с частотой менее 5%. Так как распределение некоторых компонентов существенно отличалось от нормального, данные предварительно нормировали по формуле: $(x_{ij} - x_{\min}) / (x_{\max} - x_{\min})$. Популяции сравнивали между собой с помощью *F*-критерия для того, чтобы оценить повторяемость результатов, полученных на разных выборках деревьев, выросших в разных условиях. Достоверность коэффициентов корреляции оценивали с помощью *t*-критерия.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для изучения разнообразия природных терпеноидов иногда используют метод провокации – растения помещают в условия стресса, в которых синтезируются редкие для обычных условий компоненты (Племенков, 2001). Среди исследованных нами выборки дерева первой популяции (P1) находились в лучших, а второй (P2) – в худших почвенных и климатических условиях (на каменистых почвах, большего дефицита летних и зимних осадков, сильных иссушающих ветров). Комплексным индикатором условий служил бонитет насаждений.

Ранее было отмечено, что с ухудшением условий для роста у сосны обыкновенной увеличивается содержание более легких монотерпенов и сокращается доля сесквитерпенов (Фуксман и др., 1997), что подтвердили и наши исследования. Из табл. 1 видно, что при одинаковом числе выделенных в популяциях летучих компонентов хвои во второй популяции выше была не только общая относительная масса монотерпенов (соответственно 79.0 и 89.5%, различия достоверны при $F = 10.56$, $P < 0.000$), но и относительное содержание и разнообразие более легких соединений по сравнению с первой популяцией (на 7 компонентов из первых 26). Таким образом, в неблагоприятных условиях произрастания выше доля и разнообразие более легких монотерпенов, в благоприятных – более тяжелых сесквитерпенов, что вполне объяснимо их функциональным значением, так как первые преобладают в живице, вторые относятся к ростовым и аллелопатическим веществам. Суммарное индивидуальное относительное содержание монотерпенов у деревьев в двух популяциях характеризуется низким уровнем изменчивости, соответственно, – 4 и 9%, а содержание сесквитерпенов – высоким уровнем изменчивости (35 и 38%).

В известной нам отечественной и зарубежной литературе, посвященной изучению популяционной изменчивости и наследуемости содержания терпенов у хвойных растений, приводятся результаты сравнения географических популяций видов по значениям коэффициентов корреляции

Таблица 1. Компонентный состав легколетучих терпеноидов хвои в исследуемых популяциях сосны обыкновенной

№	J_x	Название (m/z)	Частота встречаемости, %		Относительное содержание, %	
			P1	P2	P1	P2
1	2	3	4	5	6	7
Монотерпены						
34	909	Трициклен	95.0	97.4	0.51–3.50	0.60–2.51
35	920	β -туйен	25.0	17.1	0.14–0.34	0.14–0.44
36	926	α -пинен	97.0	98.7	18.1–75.96	31.97–77.52
37	944	Камфен	97.0	98.7	1.38–11.14	2.26–7.87
38	977	Сабинен	49.0	34.2	0.11–0.82	0.06–0.89
39	979	β -пинен	97.0	98.7	1.03–13.60	1.33–10.72
40	1001	β -мирцен	95.0	98.7	0.69–3.17	0.78–2.77
41	1020	Δ^3 -карен	73.0	38.2	0.23–35.34	8.51–38.19
42	1028	α -терпинен	6.0	6.6	0.13–0.18	0.10–0.16
43	1041	Лимонен*	95.0	97.4	0.51–2.75	0.62–4.25
44	1056	β -транс-оцимен	14.0	28.9	0.11–0.18	0.10–0.15
45	1066	β -цис-оцимен	83.0	84.2	0.12–2.14	0.15–1.61
46	1075	γ -терпинен	34.0	23.7	0.13–0.39	0.19–0.41
48	1106	Терпинолен	88.0	81.6	0.18–3.20	0.13–3.15
50	1154	Камфора	2.0	–	0.10–0.13	0.0
51	1177	Борнеол	21.0	5.3	0.11–1.47	0.08–1.10
53	1303	Борнилацетат	60.0	75.0	0.14–1.75	0.10–1.88
Сесквитерпены						
54	1353	Бициклоэлемен	86.0	51.3	0.07–0.68	0.09–0.53
55	1365	α -кубебен	48.0	47.4	0.08–0.48	0.10–0.52
56	1390	Копаен	88.0	79.9	0.13–0.98	0.11–0.60
57	1399	β -боурбонен	38.0	43.4	0.08–0.84	0.11–0.55
58	1406	β -элемен	95.0	88.2	0.19–3.34	0.12–0.86
59	1436	Кариофиллен	95.0	94.7	0.32–8.67	0.39–4.62
60	1446	β -кубебен	41.0	27.6	0.08–0.44	0.09–0.20
61	1456	Лонгифолен	48.0	28.9	0.07–0.52	0.07–0.40
64	1492	β -копаен	9.0	7.9	0.07–0.52	0.07–0.13
65	1495	Кадинен	97.0	77.6	0.24–1.71	0.10–0.59
66	1500	Гермакрен	97.0	94.7	0.54–11.52	0.30–3.58
67	1505	β -селинен	89.0	81.6	0.14–1.26	0.09–0.75
69	1514	α -селинен	64.0	40.8	0.26–1.52	0.21–0.61
70	1516	Элемен	96.0	96.1	0.45–3.13	0.19–2.04
71	1519	α -мууролен	97.0	85.5	0.27–2.4	0.19–0.88
72	1533	γ -мууролен	97.0	94.7	0.48–5.51	0.28–2.64
73	1543	β -кадинен	97.0	98.7	1.10–10.86	0.43–5.14
Неидентифицированные компоненты						
1	723	41, 44, 51, 66, 78, 94	–	5.3	0.0	0.38–0.95
2	723	44, 55, 66, 78, 94, 168	3.0	5.3	0.42–0.74	0.63–1.05
3	748	44	97.0	98.7	0.14–4.12	0.52–21.51

Таблица 1. Продолжение

№	J_x	Название (m/z)	Частота встречаемости, %		Относительное содержание, %	
			P1	P2	P1	P2
1	2	3	4	5	6	7
4	750	44, 86	68.0	61.8	0.06–14.75	0.04–16.41
5	749	45	60.0	51.3	0.07–1.21	0.06–0.63
6	751	45, 46	7.0	5.3	0.17–0.62	0.08–0.12
7	751	44, 57	91.0	67.1	0.07–1.94	0.07–0.94
8	751	44, 45	2.0	1.3	0.07–1.94	0.23
9	753	76	–	1.3	0.25–0.4	0.08
10	755	44, 75	5.0	1.3	0.15–0.34	0.09
11	756	43, 86, 94	2.0	2.6	0.09–0.10	0.07–0.08
12	757	43, 57, 72, 86	–	6.6	0.0	0.03–0.13
13	758	43, 44, 60, 75, 186	11.0	7.9	0.05–0.37	0.07–0.68
14	758	41, 43, 53, 59, 71	29.0	25.0	0.05–1.43	0.05–2.48
15	759	43, 61, 70, 88	33.0	26.3	0.09–1.75	0.07–3.86
16	760	43, 45, 60	1.0	6.6	0.20	0.70–1.30
17	760	43, 45, 60	6.0	2.6	0.03–0.24	0.40–1.38
18	761	43, 45, 60	–	1.3	0.0	0.65
19	762	43, 44, 45, 60	–	2.6	0.0	0.14–1.85
20	764	44, 58, 71	5.0	5.3	0.04–0.16	0.03–10.61
21	768	43, 57, 67	15.0	22.4	0.03–0.12	0.05–0.15
22	769	55, 84	–	5.3	0.0	0.03–0.08
23	771	44, 57, 86	13.0	2.6	0.04–0.28	0.07–0.17
24	774	43, 44, 86	5.0	6.6	0.15–0.80	0.23–0.55
25	780	41, 55, 57, 70	9.0	–	0.07–0.40	0.0
26	792	41, 44, 55, 57, 68, 86	–	2.6	0.0	0.06–0.09
27	795	41, 53, 67, 71, 86	1.0	–	0.263	0.0
28	798	43, 45, 57, 75	5.0	–	0.37–0.52	0.0
29	803	41, 43, 45, 47, 57, 75	6.0	–	0.09–0.66	0.0
30	805	41, 44, 56, 72, 82	24.0	28.9	0.08–0.54	0.10–0.73
31	839	41, 55, 57, 69, 83, 98	29.0	35.5	0.11–0.92	0.19–1.08
32	842	41, 55, 67, 69, 82, 100	1.0	2.6	0.27	0.11–0.14
33	853	41, 43, 56, 69, 84	6.0	–	0.08–1.01	0.0
47	1104	41, 53, 67, 79, 91, 93, 105, 121, 136	2.0	2.6	0.10–0.15	0.09–0.11
49	1130	40, 65, 77, 91, 103, 122	1.0	–	0.24	0.0
52	1188	41, 43, 55, 69, 71, 93, 111, 121, 136, 154	1.0	–	0.54	0.0
62	1472	41, 53, 67, 80, 93, 107, 121, 147, 161, 189, 204	84.0	71.1	0.15–1.18	0.09–0.47
63	1481	41, 69, 77, 91, 105, 119, 135, 147, 161, 204	–	1.3	0.0	0.10
68	1511	41, 55, 69, 71, 91, 105, 119, 133, 161, 204	3.0	2.6	0.08–0.19	0.08–0.09
74	1551	41, 55, 69, 77, 91, 105, 119, 161, 204	–	1.3	0.0	0.10
75	1556	41, 81, 91, 105, 119, 161, 175, 189, 204	33.0	13.2	0.06–0.30	0.07–0.15
76	1593	41, 81, 91, 105, 119, 134, 161, 182, 204	85.0	76.3	0.12–2.88	0.12–1.66
77	1597	41, 55, 69, 81, 91, 105, 119, 133, 161, 189, 204	1.0	–	1.06	0.0

Таблица 1. Окончание

№	J_x	Название (m/z)	Частота встречаемости, %		Относительное содержание, %	
			P1	P2	P1	P2
1	2	3	4	5	6	7
78	1662	41, 43, 55, 69, 77, 81, 91, 95, 1105, 119, 134, 161, 189, 204	8.0	5.3	0.11–0.40	0.13–0.21
79	1676	41, 43, 55, 67, 71, 77, 81, 93, 95, 105, 109, 121, 133, 148, 161, 164, 189, 204	18.0	13.2	0.07–0.58	0.08–0.20
80	1843	57, 69, 83, 93, 109, 122, 133149, 161, 177, 191, 272	14.0	6.6	0.23–2.46	0.30–0.42
81	1845	41, 44, 55, 69, 81, 93, 109, 119, 133, 149, 161, 177, 191, 204, 257	–	1.3	0.0	3.55

Примечание. В столбцах 6 и 7 приведены пределы индивидуальных значений содержания соединений в популяциях P1 и P2; J_x – линейный индекс удерживания; m/z – числовые значения масс-спектров характерных ионов для неидентифицированных компонентов; * – лимонен + β -фелландрен.

между парами только небольшой группы (4–12) соединений (Meier, Goggans, 1978; Yazdani *et al.*, 1982; Hanover, 1992; Степень, 2000; Пляшечник, и др., 2011; Тараканов и др., 2012). В рекомендациях по использованию методов статистики в химии отмечается, что коэффициенты корреляции и регрессии чаще описывают не тесные функциональные зависимости, когда химик сталкивается с решением более сложных задач, включая определение трудно поддающихся анализу компонентов (Налимов, 1960; Дёрффель, 1994). Восполняя пробелы предыдущей нашей работы (Тихонова и др., 2014), отметим, что сделанные нами выводы о множественных корреляциях между выделенными компонентами, их структуре и предложения по применению полученных сведений оказались близки ряду исследований, использующих методы пространственного моделирования: в теоретической гистологии (Савостьянов, 2005), а также методы комбинаторной (алгебраической) топологии, – в анализе сложных химико-технологических процессов, в квантовой физике, программировании и автоматизации (Азаров и др., 1975; Кафаров, Дорохов, 1979; Хатчер, 2011). Выявление таких систем позволяет обоснованно разложить их на блоки и указать наиболее вероятные каналы их взаимодействия. Специфика их использования в химии заключается в том, что эти блоки могут быть не разграничены в реальном пространстве, их топология абстрактна. В этой связи перспективным также представляется использование подобного сравнительного анализа корреляций у близкородственных видов – от биологии к химии, и обратно.

После исключения редких для обеих популяций соединений (с частотой <5%) был проведен корреляционный анализ изменчивости содержания

59 компонентов в первой и 57 во второй популяции. При этом учитывали только наиболее тесные связи со значениями коэффициентов корреляции $r \geq 0.87$. Пороговое значение выбрано, исходя из уровня достоверности значений коэффициента корреляции ($p = 0.05–0.01$) для наиболее редких соединений из учтенных. Единственную мощную корреляционную плеяду в первой популяции образуют 58 соединений, 32 из них входят в “ядро” плеяды (в т. ч. 22 при $r = 0.99–1.0$). Все они коррелированы с признаком – индикатором плеяды под № 6 (не идентифицированный компонент). К некоторым из них присоединяются еще 26 дополнительных соединений. Таким образом из включенных в анализ соединений только 1 не вошло в состав плеяды – β -пинен. Большая часть терпеноидов внутри “ядра” плеяды тесно коррелируют не только с ключевым компонентом № 6, но и между собой, участвуя в образовании от 8 до 25 связей каждое, в их числе борнеол, α -кубебен, копаен, кадинен, β -селинен, α -селинен, γ -муролен, β -кадинен, лонгифолен и соединения под № 13, 20, 21, 23, 24, 25, 30, 33, 75, 78, 81. Большая часть компонентов “ядра” плеяды (25) характеризуется положительными значениями коэффициентов корреляции с ключевым, образующим плеяду соединением, в обратной связи с ним находятся только 6 терпеноидов (трициклен, камфен, сабинен, β -мирцен, Δ^3 -карен, соединение № 79). Из соединений, не входящих в “ядро” плеяды, наибольшее число связей (8–10) образуют компоненты № 10, 17, 29 и β -копаен (№ 64). Так графически выстраиваются основные плеяды в обеих популяциях (рис. 1), из-за сложности их изображения в 3 координатах, корреляционная структура признаков показана на плоскости, где один и тот же дополняющий компонент повторяется

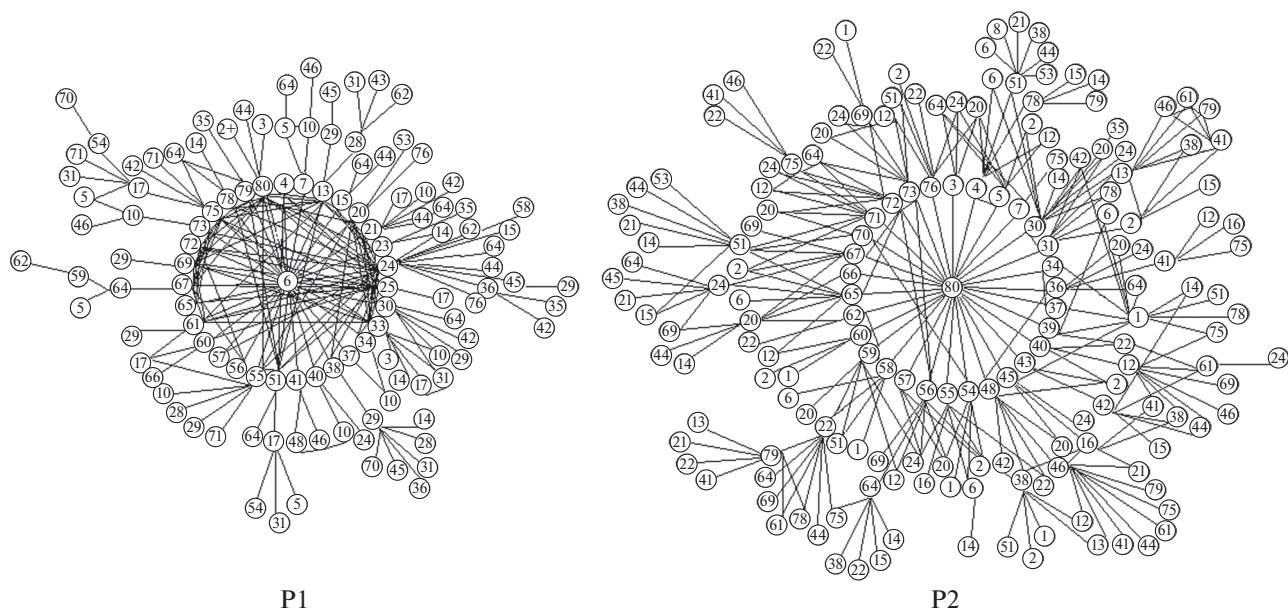


Рис. 1. Корреляционные плеяды легколетучих соединений хвои (номера) двух популяционных выборок сосны обыкновенной P1 и P2.

столько раз, сколько связей он образует относительно “ядра плеяды”.

Во второй популяционной выборке в плеяду вошли все 57 компонентов со значениями коэффициентов корреляции $r = 0.87-1.0$. “Ядро” плеяды образуют 31 соединение с признаком – индикатором под номером 80, его дополняют 26 соединений, 16 из которых связаны с 8–25 соединениями (№ 1, 2, 6, 12, 20, 22, 24, 62, 75, 78, Δ^3 -карен, α -терпинен, γ -терпинен, борнеол, лонгифолен, β -копаен). В “ядре” плеяды P2 большее число компонентов находится в обратной связи с признаком-индикатором – сесквитерпеном № 80 (это соединения № 4, 5, 7, 30, 31, α -пинен – № 36, α -кубебен – № 55, кариофиллен – № 59, элемен – № 70, соединение № 62).

При общем сходстве структуры и полноты плеяды, ее единственности, в первой популяции обращает на себя внимание большая простота конструкции: большая коррелированность “ядра” плеяды (три тесно связанных между собой группы: соединения № 20–33; борнеол–кариофиллен; сесквитерпены № 65–80), а также наличие меньшего числа “конгломератов” за пределами ядра плеяды (4). Причем внутри “ядра” плеяды все 5 соединений (№ 6, 24, 25, 33, 80), образующих наибольшее число связей (17–31), тесно и прямо коррелированы между собой. Корреляционная плеяда во второй популяции, наоборот, отличалась слабой коррелированностью между компонентами внутри “ядра” плеяды и более тесной – между всеми компонентами “ядра” плеяды и дополняющими ее соединениями. Соединения № 2, 12, 20 и 24, об-

разующие наибольшее число связей (18–30), оказались вне “ядра” плеяды, не связанными между собой и с ключевым компонентом № 80. На основании этого можно заключить, что у сосны обыкновенной во второй популяции наблюдается определенная децентрализация корреляционной структуры летучих терпеноидов (с сохранением общей плеяды) по сравнению с первой популяцией. Топологически первая плеяда P1 образует пирамиду с вершиной (соединение № 6) и 4-угольным основанием, включающим 31 соединение, к большей части из них прикрепляются 4 крупных и несколько более мелких групп соединений (анализу некоторых из них посвящена предыдущая наша работа, Тихонова и др., 2014). Вторая плеяда P2 также представляет собой двухсоставную пирамиду с вершиной (соединение № 80), промежуточным 4-угольным основанием (№ 20, 30, 72, 73), в пределах которого группируются 30 соединений “ядра” плеяды, и 8-угольным основанием второй части (№ 1, 2, 12, 22, 24, 75, борнеол, β -копаен), по бокам ее “закрепляют” несколько более мелких групп, ключевыми для которых являются сабинен, α -терпинен, γ -терпинен, лонгифолен, соединения № 6, 78 с числом коэффициентов корреляции 8–10 каждое. Отметим, что подобные корреляционные структуры, где все признаки входят в одну плеяду, редко можно наблюдать при исследовании морфологических и анатомических признаков деревьев, и только в худших условиях для роста (Тихонова, 2005), так как генотипические корреляции сильнее фенотипических (Ростова, 2002).

ках) и с сесквитерпенами (группа III) ($r = -0.91$ в P1 и $r = -0.35$ в P2). Соединения II группы отличаются меньшим числом связей с другими компонентами и устойчивостью связей внутри этой группы, например, между соединениями Δ^3 -карен, α -пинен, сабинен, α -терпинен, γ -терпинен, терпинолен (и борнеол во второй популяции), объясняющих 11% дисперсии в третьих главных компонентах в обеих популяциях. Из литературы известно, что характерной особенностью бициклических монотерпенов (туйен, α -пинен, камфен, Δ^3 -карен, борнеол, борнилацетат) является их способность к глубоким изменениям структуры, например, α -пинен легко превращается в большую часть соединений этой группы в присутствии органических кислот (Маркевич и др., 1987). Достоверные корреляции между соединениями в группе II отмечены и для других видов хвойных (Пляшечник и др., 2011), как и их взаимопревращения (Degenhardt *et al.*, 2010). Обратная связь между Δ^3 -кареном и α -пином отмечена во многих работах, посвященных изучению терпеноидов у сосны (Чернодубов, Ламоткин, 1990; Степень, 2000; Тараканов и др., 2012). В исследуемых популяциях величина коэффициента корреляции возрастает с ухудшением условий произрастания деревьев ($r = -0.61$ в P1 до $r = -0.90$ в P2, оба значения достоверны $t = 7.50$ и 17.64 , $p < 0.0001$). Сесквитерпены от бициклоэлемена и выше (компоненты № 54–80, III) положительно коррелированы между собой и с легкими терпеноидами (до соединения № 24, I) ($r = 0.59$ в P1). Эти корреляции в первой и второй главных компонентах объясняют 46% общей изменчивости признаков в P1 и 34% в P2. Учитывая, что в обеих популяциях вторая по молекулярной массе компонентов группа монотерпенов (II) преобладает среди всех терпеноидов (их суммарная масса составляет 74 и 83% соответственно), отрицательно коррелирована с соседними группами (коэффициент множественной корреляции $r_{xyz} = -0.99$) и каждая из групп внутри себя в целом коррелирована положительно, можно предположить, что: 1) у хвойных растений одновременно запускаются процессы группового синтеза соединений (трех крупных групп и множества мелких подгрупп); 2) каждая из групп может служить поставщиком для соседней группы; однако, наиболее вероятно, учитывая более тесные связи, преобразование компонентов 2-й группы монотерпенов (№ 34–51) в сесквитерпены либо более легкие терпеноиды. Очевидно, у растений существуют механизмы, позволяющие во много раз сэкономить время для образования необходимых наборов легколетучих соединений и быстрой реакции на внешние или внутренние раздражители. Этот процесс не хаотичный, имеет устойчивую структуру, в которой выделяются 3 взаимодействующих “блока”. Внутри “блоков” обнаруживаются более мелкие структуры,

подобные общей, их больше в выборке из второй популяции: в P1 выделяются 3 прямо связанных друг с другом компонента, характеризующихся широким и полным охватом всего имеющегося спектра соединений (№ 6, 24, 80), в P2 их 9, не связанных между собой (№ 2, 6, 12, 20, 22, 24, 51, 64, 80).

Необходимо отметить, что наблюдаемая нами “гроздьевидная” или “зонтичная” структура основной корреляционной плеяды вполне согласуется с некоторыми известными особенностями биогенеза терпеноидов, в частности, с изопреновым правилом синтеза групп терпеноидов через образование промежуточных соединений (Полтавченко, Рудаков, 1973; McGarvey, Croteau, 1995; Племенков, 2001), с таким явлением как “древо гермакрена” – большая группа модификаций одного соединения (Ткачев, 2008, С. 141), с установленными фактами синтеза множественных продуктов (более половины всех моно- и сесквитерпенов) одними и теми же терпен-синтазами благодаря особенностям структуры белка ферментов (Degenhardt *et al.*, 2010). Выявленные нами корреляции не только между кратно изопрену (C_5H_8) различающимися крупными группами соединений (2 изопреновые группировки образуют монотерпены, три – сесквитерпены) или изомерами одного соединения, но и внутри групп монотерпенов и сесквитерпенов, свидетельствуют о наличии разнообразных реакций взаимопревращений внутри этих групп или конкуренции между ними за один субстрат (отрицательные связи), а также об одновременном синтезе (положительные связи) большого числа сходных наборов соединений у разных особей популяции, что подтверждают высокие коэффициенты корреляции внутри плеяды. Отсутствие β -пинена в плеяде первой популяции, с одной стороны, может объясняться его образованием в хлоропластах, где протекает альтернативный “метил-4-фосфатный” путь биогенеза терпенов (основной “мевалонатный” путь осуществляется на наружной мембране оболочки митохондрий и ядра, в цитозоле, пероксисомах и эндоплазматическом ретикулуле) (Meier, Goggans, 1978; Pallardy, 2008; Degenhardt *et al.*, 2010; Pulido *et al.*, 2012), с другой, – его чувствительностью к условиям спектрометрического анализа и частичным преобразованием в α -пинен (Ткачев, 2008). В литературе приводятся результаты экспериментов, доказывающих сопряженность процессов синтеза соединений, отнесенных нами ко второй группе, с освещением и фотосинтезом, на основании чего выдвинуто предположение о синтезе этих соединений не в митохондриях, а в хлоропластах (Loreto *et al.*, 1996; Degenhardt *et al.*, 2010), т. е. группы II и I, III могут быть разделены в пространстве. Косвенно это также подтверждается сведениями о зависимости содержания монотерпенов от прозрачности атмосферы (Коломиец и др.,

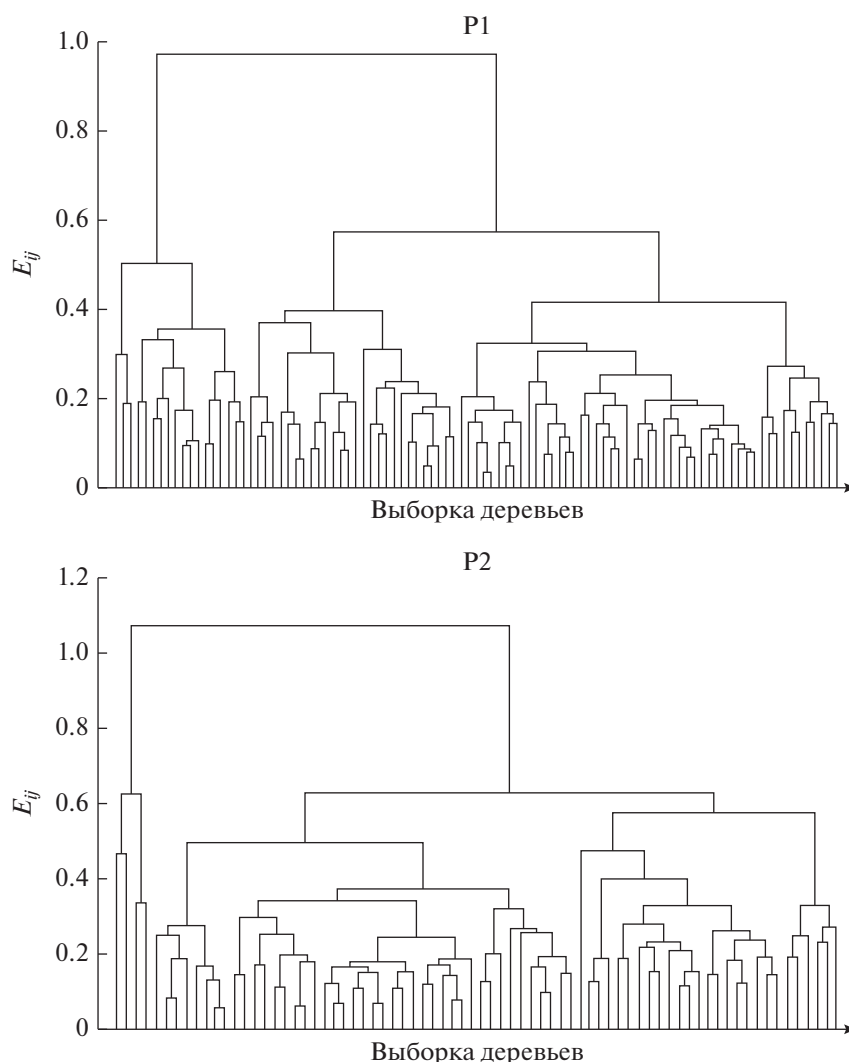


Рис. 3. Дендрограмма сходства особей внутри выборок P1 и P2 по соотношению групп легколетучих компонентов хвои деревьев: по оси x – деревья, по оси y – Евклидово расстояние.

2019). Однако, на наш взгляд, образование терпенов из продуктов фотосинтеза может протекать и в митохондриях, их локализация в хлоропластах пока не доказана. Усилением роли альтернативного “метил-4-фосфатного” превращения терпенов, участием большего числа обходных путей синтеза и преобразования соединений, вероятно, можно также объяснить особенности строения корреляционной плеяды в популяции P2. По-видимому, 9 наиболее сопряженных компонентов в P2, в первую очередь, вовлекаются в реакции, приводящие к появлению многих других терпеноидов, и на их основе осуществляется пополнение состава терпеноидов. Благодаря этому может сокращаться время на образование необходимых для жизнедеятельности деревьев в данных условиях роста компонентов. Подобный анализ, проведенный на тех же выборках деревьев в начале вегетационного сезона, либо в других экологиче-

ских условиях, возможно, позволил бы получить сведения и о других компонентах.

С помощью кластерного анализа оценивали структуру индивидуального разнообразия популяций по относительному содержанию и разнообразию трех групп легколетучих соединений хвои (I–III). В двух популяциях выборки подразделяются, соответственно, на 4 и 3 кластера при $E_{ij} = 0.97–0.42$ (P1) и $1.08–0.65$ (P2). Небольшую часть выборок составляют деревья с высоким разнообразием и содержанием редких терпеноидов I и III групп: в P1 и P2 соответственно, 19% и 6% деревьев (рис. 3, табл. 2). Следующие 2 кластера, включающие большую часть выборок, характеризуются постепенным уменьшением массы и числа компонентов в этих группах. Последний 4-й кластер в P1 образуют 11% деревьев с невысокой относительной массой компонентов I и III групп,

Таблица 2. Краткая характеристика кластеров в двух популяциях сосны обыкновенной

Кластер E_{ij}	Доля деревьев в выборке, %	Относительная масса компонентов группы, %			Среднее число компонентов внутри группы		
		I	II	III	I	II	III
P1							
1 $E_{ij} = 0.97$	19	15.7	54.1	29.6	6.9	9.0	16.0
2 $E_{ij} = 0.57$	29	5.7	70.4	23.5	4.5	9.3	16.4
3 $E_{ij} = 0.42$	41	2.1	84.4	13.2	3.7	10.7	16.5
4 $E_{ij} = 0.42$	11	7.9	76.8	15.2	7.8	10.6	16.9
P2							
1 $E_{ij} = 1.17$	6	13.3	67.6	18.9	7.0	8.8	17.5
2 $E_{ij} = 0.65$	36	9.0	80.1	10.8	6.7	9.1	15.2
3 $E_{ij} = 0.65$	58	2.7	87.6	9.8	2.4	9.2	13.2

Примечание. E_{ij} – Евклидово расстояние.

но наибольшими показателями их разнообразия. В выборках P1, ограниченных деревьями 1 и 4 кластеров с наиболее полным составом терпеноидов, коэффициенты корреляции между тремя группами соединений увеличились до $r_{I, II} = -0.89$, $r_{II, III} = -0.96$, $r_{I, III} = 0.67$ по сравнению с приведенными выше значениями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенного исследования свидетельствуют о существовании тесной сопряженности всего состава легколетучих терпеноидов в хвое сосны обыкновенной и, соответственно, процессов их взаимопревращений. Они образуют единственную мощную корреляционную плеяду в виде октаэдра с двумя ключевыми компонентами на “входе” и “выходе”, внутри которой выделяются группы более тесно связанных компонентов, коррелирующих между собой. В неблагоприятных условиях произрастания связи между ними ослабевают, изменяется корреляционная структура, но единство плеяды сохраняется. При этом в несколько раз увеличивается число соединений, образующих связи по всему спектру терпеноидов. Предположительно, с их участием протекают реакции, приводящие к появлению многих других необходимых для жизнедеятельности деревьев терпеноидов. Эти, не идентифицированные нами компоненты, после уточнения молекулярного строения могут быть использованы в качестве ин-

дикаторов вовлечения тех или иных биохимических реакций в процессы адаптации деревьев.

С помощью метода главных компонент внутри плеяд обеих популяций выделены 3 устойчивых “блока”: I – легкие компоненты до трициклена, II – монотерпеноиды от трициклена до кислородосодержащего борнеола, III – сесквитерпеноиды. Внутри “блоков” обнаруживаются более мелкие структуры, подобные общей. Терпены II группы отрицательно коррелированы с компонентами смежных групп. Обратные связи между ними, как и корреляции терпенов внутри II группы, объясняют 54–64% дисперсии содержания наборов компонентов внутри выборок. Особенности корреляционной структуры признаков свидетельствуют о том, что у хвойных растений могут одновременно запускаться процессы группового синтеза соединений, бициклические компоненты 2-й группы монотерпенов (туйен, α -пинен, Δ^3 -карен, камфен и др.), по-видимому, служат субстратом для образования соединений соседних групп.

Небольшую часть исследованных выборок составляют деревья с высоким разнообразием и содержанием более редких терпеноидов. Внутри этой выборки деревьев коэффициенты корреляции выше, чем в общей выборке. Отмечена тесная ($r = |0.91-0.95|$) корреляция Δ^3 -карена с α -пиненом (отрицательная), а также с γ -терпиненом и терпиноленом (положительная). Отметим, что в

“ядро” корреляционной плеяды в первой популяции входит Δ^3 -карен, а во второй – α -пинен. Последний коррелирует с суммарным содержанием трех перечисленных соединений в обеих выборках ($r = -0.58$ и -0.82). Поэтому для пополнения списка селективно значимых для сосны обыкновенной признаков предлагается проверить уровни наследуемости большего числа монотерпенов II группы, а также суммарное содержание компонентов, входящих в I, II и III группы терпеноидов и их соотношение.

Так как не все соединения определяются с помощью масс-спектрометрии и отдельные важные промежуточные компоненты могут ускользнуть от внимания исследователей, неизвестно строение всех соединений, поэтому с помощью данных методов и предлагаемого подхода можно рассматривать только общую структуру, соотношение групп терпеноидов, отдельные корреляции. Таким образом, не только методы химического анализа могут применяться в биологии, но и методы популяционной биологии могут быть полезны химикам, в том числе, используя межвидовые сравнения в филогенетических рядах. Общее представление о структуре биохимических признаков имеет важное значение для лучшего понимания объекта исследований и уточнения направления поисков, например, в разработке подобных конструкций с целью искусственного синтеза новых соединений или их смесей.

Благодарности. Автор выражает признательность Анискиной А.А. (ИЛ СО РАН) за помощь в работе.

Финансирование. Работа выполнена в рамках бюджетного проекта ФГБНУ ЗСО ИЛ СО РАН, ФИЦ КНЦ СО РАН (проект № 0287-2021-0009, Рег. НИОКТР № 121031500336-9) на оборудовании Красноярского регионального центра коллективного пользования ФИЦ КНЦ СО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Азаров В.Л., Лупичев Л.Н., Тавризов Г.А. Математические методы исследования сложных физических систем. М.: Наука, 1975. 342 с.
- Дёрффель К. Статистика в аналитической химии: пер. с нем. М.: Мир, 1994. 268 с. [Doerffel K. Statistik in der analytischen Chemie. Leipzig: Deutscher Verlag für Grundstoffindustrie, 1990. 236 s. <https://doi.org/10.1002/zfch.19900301119>].
- Домрачев Д.В., Карпова Е.В., Горошкевич С.Н., Ткачев А.В. Сравнительный анализ летучих веществ хвои пятихвойных сосен Северной и Восточной Евразии // Химия растит.сырья. 2011. № 4. С. 89–98.
- Ефимов В.М., Ковалева В.Ю. Многомерный анализ биологических данных. Горно-Алтайск: РИО Горно-Алтайск. Госун-та, 2007. 75 с.
- Кафаров В.В., Дорохов И.Н. Системный анализ процессов химической технологии: Топологический принцип формализации. М.: Наука, 1979. 394 с.
- Коломиец Н.Э., Абрамец Н.Ю., Бондарчук Р.А., Ширеторова В.Г., Тыхеев Ж.А., Агеева Л.Д. Компонентный состав эфирного масла почек *Pinus sylvestris* L., произрастающей в урбоусловиях Томского района // Химия растит. сырья. 2019. № 1. С. 181–190. <https://doi.org/10.14258/jcprpm.2019014293>
- Кузьмин С.Р., Анискина А.А., Пермякова Г.В. Летучие вещества в хвое сосны обыкновенной с разной устойчивостью к грибным патогенам в условиях географических культур // Лесоведение. 2020. № 4. С. 346–356. <https://doi.org/10.31857/S0024114820030079>
- Ламоткин С.А., Шпак С.И., Скаковский Е.Д., Гайдукевич О.А., Тычинская Л.Ю., Ламоткин А.И., Рыков С.В., Котов А.А. Анализ состава эфирных масел хвои сосен различных видов // Биополимеры, биосистемы и биомедицинские объекты. М.–Йошкар-Ола: МарГТУ, 2008. С. 120–121.
- Маркевич Р.М., Ламоткин А.И., Резников В.М. Развитие взглядов на механизм превращений α -пинена в условиях кислотного катализа // Химия древесины. 1987. № 1. С. 3–20.
- Налимов В.В. Применение математической статистики при анализе вещества. М.: Физматгиз, 1960. 430 с.
- Пентегова В.А., Дубовенко Ж.В., Ралдугин В.А., Шмидт Э.Н. Терпеноиды хвойных растений. Новосибирск: Наука СО, 1987. 97 с.
- Племенков В.В. Введение в химию природных соединений. Казань: КазГУ, 2001. 376 с.
- Пляшечник М.А., Анискина А.А., Лоскутов С.Р. Сезонное изменение соотношения монотерпенов хвои *Picea obovata* (Pinaceae) // Растит. ресурсы. 2011. Т. 47. № 1. С. 80–86.
- Полтавченко Ю.А., Рудаков Г.А. Эволюция биосинтеза монотерпенов в семействе сосновых // Растит. ресурсы. 1973. Т. 9. Вып. 4. С. 481–493.
- Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд-во СПб. Ун-та, 2002. 308 с.
- Савостьянов Г.А. Основы структурной гистологии. Пространственная организация эпителиев. СПб.: Наука, 2005. 375 с.
- Степень Р.А. Хемотипы Красноярской популяции сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Сибирский экол. журн. 2000. № 6. С. 705–709.
- Тараканов В.В., Ткачев А.В., Кальченко Л.И., Ефимов В.М., Роговцев Р.В. Изменчивость состава терпентинных масел хвои и устойчивости клоновых плантаций и географических культур сосны в Западной Сибири // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2012. Т. 4. С. 115–122.
- Тихонова И.В. Морфологические признаки пыльцы *Pinus sylvestris* L. в связи с состоянием деревьев в сухой степи // Лесоведение. 2005. № 1. С. 63–69.
- Тихонова И.В., Анискина А.А., Лоскутов С.Р. Коррелированность содержания легколетучих соединений хвои в популяционных выборках сосны обыкновенной на юге Сибири // Экология. 2014. № 4. С. 257–264. <https://doi.org/10.1134/S1067413614040122>

- Тихонова И.В., Анискина А.А., Мухортова Л.В., Лоскутов С.Р. Индивидуальная изменчивость состава летучих выделений хвои сосны обыкновенной в популяциях Хакасии и Тувы // Сибирский эколог. журн. 2012. № 3. С. 397–405.
https://doi.org/10.1134/S1995425512030171
- Ткачев А.В. Исследование летучих веществ растений. Новосибирск: Офсет, 2008. 969 с.
- Фуксман И.Л., Шредер С.М., Канючкова Г.К., Чиненова Л.А., Пойхалайнен Я. Физиолого-биохимическая индикация состояния сосны обыкновенной в связи с воздействием промышленных поллютантов // Экология. 1997. № 3. С. 213–217.
- Хатчер А. Алгебраическая топология: пер. с англ. М.: МЦНМО, 2011. 688 с.
- Чернодубов А.И., Дерюжкин Р.И. Эфирные масла сосны: состав, получение, использование. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1990. 112 с.
- Чудный А.В., Проказин Е.П. Географическая изменчивость состава терпентинных масел сосны обыкновенной на территории СССР // Растит. ресурсы. 1973. Т. 9. № 4. С. 494–503.
- Юмадилов Н.Х., Адлер Э.М., Рошаль И.Д., Тимирьянов А.Ш. Хемотипы популяции сосны обыкновенной в Башкирии // Растит. ресурсы. 1991. Т. 27. № 2. С. 67–73.
- Degenhardt J., Kollner T.G., Gershenzon J. Monoterpene and sesquiterpene synthases and the origin of terpene skeletal diversity in plants // *Phytochem.* 2010. V. 70. P. 1621–1637.
https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.07.030
- Hanover J.W. Applications of terpene analysis in forest genetics // *New Forests.* 1992. № 6. P. 159–178.
10.1007/978-94-011-2815-5_9
- Loreto F., Ciccioli P., Cecinato A., Brancaleoni E., Frattoni M., Fabozzi C., Tricoli D. Evidence of the photosynthetic origin of monoterpenes emitted by *Quercus ilex* L. leaves by ¹³C labeling // *Plant Physiol.* 1996. V. 110. P. 1317–1322.
https://doi.org/10.1104/pp.110.4.1317
- McCreath S.B., Delgoda R. Pharmacognosy: fundamentals, applications and strategies. London, 2016. 687 p.
- McGarvey D.J., Croteau R. Terpenoid metabolism // *The Plant Cell.* 1995. V. 7. P. 1015–102.
https://doi.org/10.1105/tpc.7.7.1015
- Meier R.J., Goggans J.F. Heritability and correlations of the cortical monoterpenes of Virginia pine (*Pinus virginiana* Mill.) // *Silvae genet.* 1978. V. 27. № 2. P. 79–84.
- Pallardy S.G. Physiology of woody plants. Amsterdam; Boston: Academic Press, 2008. 454 p.
- Pulido P., Perello C., Rodriguez C.M. New insights into plant isoprenoid metabolism // *Molec. Plant.* 2012. V. 5. № 5. P. 964–967.
https://doi.org/10.1093/mp/sss088
- Yazdani R., Rudin D., Alden T., Lindgren D., Harbom B., Ljung K. Inheritance pattern of five monoterpenes in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // *Heredity.* 1982. V. 97. P. 261–272.
https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1982.tb00879.x

On the Possibility of Studying the Processes of Interconversion of Volatile Compounds of Needles on the Basis of Static Data

Ir. V. Tikhonova[#]

West Siberian of the V.N. Sukachev Institute of Forest – Branch of the Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center of SB RAS”, Jukovskogo, 50/28, Novosibirsk, 630082 Russia

[#]e-mail: azimut360@mail.ru

The results of the studying of the population structure of biochemical traits (a large number of volatile needle terpenoids) on large samples of Scots pine trees are presented. Data were analyzed using correlation, cluster and principal component analysis. Significant conjugation of the content of all isolated needle compounds was established. The features of the correlation structure of terpenoids indicate that the processes of their group synthesis can simultaneously be triggered in plants. It is concluded that it is possible to use static data obtained on large samples of coniferous trees for a preliminary study of the processes of interconversions of terpenoid compounds, which are characterized by high reactivity and the complexity of their study by chemical methods.

Keywords: correlation structure, populations, terpenoids, interconversion processes, Scotch pine

УДК 581.524.1:581.1

ИНТЕРФЕРЕНЦИЯ ФАКТОРОВ В КОНКУРЕНТНОМ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА *Pulmonaria saccharata* (Mill) С БАНКОМ СЕМЯН В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ

© 2022 г. Е. В. Черняева*, @, В. П. Викторов*

*Московский государственный педагогический университет, ул. Кибальчича, 6/3, Москва, 129164 Россия

@E-mail: ev.chernyaeva@mpgu.su

Поступила в редакцию 18.03.2021 г.

После доработки 16.05.2021 г.

Принята к публикации 20.12.2021 г.

В опытных посадках чужеродного вида – медуницы *Pulmonaria saccharata* обнаружен транспорт фитотоксичных фенолов со смывами с листьев в почву подкороновой области. При концентрации в смывах от 0 до 15.7 мкг/мл содержание фенолов в почве достигало 13.9 мкг/г. Показатели биомассы, отрастающей из банка семян растительности, достоверно зависели от накопления почвой фенольных веществ, интенсивности вегетативного размножения *P. saccharata* и освещенности. Эффект плотно-зависимой аллелопатии вызвал лаг-фазу в накоплении фенолов почвой. Предложена модель фенологически согласованного взаимодействия конкурентных признаков вида, включающего аллелопатический фактор. Отмечено, что предложенный подход может способствовать выяснению специфичности влияния чужеродных видов на аборигенные виды и сообщества.

Ключевые слова: банк семян, вегетативное размножение, конкуренция, смывы с листьев, плотно-зависимая аллелопатия, фенольные вещества, чужеродный вид, *Pulmonaria saccharata*

DOI: 10.31857/S1026347022040059

В ряде исследований особая роль в успешности инвазивных видов отведена аллелопатии – способности растений с помощью фитотоксичных экзометаболитов подавлять рост конкурентов. Мета-анализ глобальной библиотеки исследований в области аллелопатии выявил продуцирование большинством изученных инвазивных видов (51.4%) аллелопатических веществ и распространение аллелопатии в 71% семейств высших растений (Kalisz *et al.*, 2021). По данным еще одного мета-анализа 384-х исследований чужеродные, в том числе инвазивные виды, подавляют ростовые процессы аборигенных видов чаще и в большей степени, чем другие аборигенные виды (Zhang *et al.*, 2020).

Учитывая большое разнообразие экзометаболитов, производимых растениями, высока вероятность существования столь же разнообразных механизмов, лежащих в основе успеха инвазий – от прямых аллелопатических воздействий (Callaway, Ridenour, 2004; Fujii, 2017) до косвенных через взаимодействие с почвой (Dalton *et al.*, 1989; Blum *et al.*, 1999; Klironomos, 2002), почвенными микроорганизмами (Blum, Gerig, 2005; Zhu *et al.*, 2011), арбускулярной микоризой (Blossey, NoEtzold, 1995; Callaway *et al.*, 2008; Ehlers, 2011). К настоящему времени сложилось устойчивое мнение

о необходимости учета большого количества разнообразных факторов, влияющих на проявление аллелопатии, в том числе биогеографического (Yuan *et al.*, 2012; Lyytinen, Linsdstrom, 2019), фенологического (Reigosa, Carballeira, 2016), метеорологического (Goldenstein, Suding, 2014). Гипотеза “плотно-зависимой аллелопатии” предполагает зависимость дозы фитотоксина, получаемой каждой особью вида-мишени, от плотности его популяции (“density-dependent allelopathy”: Thijs *et al.*, 1994; Belz *et al.*, 2005; Barto, Chipollini, 2009; Симагина, 2010). Степень детерминированности аллелопатических эффектов, в особенности механизмов транспорта экзометаболитов, от биотических и абиотических факторов, ставит под сомнение феномен аллелопатического преимущества инвазивных видов.

В то же время растет число сообщений о более высокой конкурентности видов с аллелопатическими свойствами (Nilsson, 2004; He *et al.*, 2012; Quasem, 2017; Liu *et al.*, 2020). При этом сами аллелопатические эффекты оценены как сравнительно слабые, вклад аллелопатии в общую конкурентность изученных видов в среднем не превышал 10–25%, влияние фактора корневой конкуренции значительно превалировало. В настоящее время вопрос о возможности экспериментального раз-

деления эффектов аллелопатии и ресурсной конкуренции остается дискуссионным (Weidenhamer, 1989; Weidenhamer *et al.*, 1989; Inderjit, del Moral, 1997; Uddin, Robinson, 2017). В свете изложенных проблем актуальным является экологически реалистичное изучение механизмов интерференции конкурентных признаков и аллелопатического фактора, выявление условий реализации аллелопатического потенциала растений. Предполагается, что иерархия ответной реакции целевых видов образует ряд: аллелопатия < конкуренция < аллелопатия + конкуренция (Fernandez *et al.*, 2016).

Чужеродный вид медуница сахарная или белопятнистая *Pylmonaria. saccharata* Mill. является интересным объектом для изучения эколого-физиологического аспекта аллелопатии в целях лучшего понимания механизмов биоинтерференции, способствующих инвазиям. По нашим наблюдениям, в многолетних куртинах медуницы практически отсутствует сорная растительность. В своем предыдущем исследовании мы обнаружили биологическую активность экстрактов листьев и вытяжек почвы из подкрановой области *P. saccharata* (Chernyaeva, Viktorov, 2020). Обнаруженная фитотоксичность почвы означает, что средообразующее воздействие *P. saccharata* может вызывать трансформацию почвенного банка семян. Хотя исследования в этом направлении установили высокую вариабельность эффектов, чаще незначительные изменения разнообразия и численности банков семян, и меньшую чувствительность по сравнению с вегетирующей растительностью (Gooden, French, 2014; Giorgia *et al.*, 2014; Веселкин и др., 2018), этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Мы предположили, что экзометаболиты медуницы транспортируются в почву в виде смывов естественными осадками. Целью работы было определение вклада аллелопатического фактора *P. saccharata* в подавление конкурирующей растительности в сопоставлении с другими конкурентными, или влияющими на конкурентность факторами – плотностью листового полога, интенсивностью вегетативного развития и размножения, условиями освещения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследования. *P. saccharata* – короткокорневищный травянистый поликарпик, мезоксерофит южноевропейского происхождения из семейства Boraginaceae (Juss.), введен в культуру в XVIII в. в качестве лекарственного и декоративного почвопокровного растения, вторичный ареал охватывает весь умеренный пояс (Purpi, Cristofolini, 1996). Размножается преимущественно вегетативно, образует напочвенный покров высотой 0.35–0.45 м. Летние листья в условиях Подмосковья вегетируют до установления снежного

покрова, далее часть из них остаются зелеными до конца весны следующего года. *P. saccharata* свойственен весенне-летне-осеннезеленый феноритмотип, в условиях интродукции сезонные ритмы устойчивы, вид адаптировался к новым условиям обитания (Васильева, Фомина, 2016). Для представителей семейства Boraginaceae характерно густое опушение из железистых волосков (трихом), способных накапливать вторичные метаболиты фенольной природы (Тамахина, Ахкубекова, 2018).

Эксперимент разработали с учетом представления о динамическом течении процесса конкуренции (Trinder *et al.*, 2013). Для этого в опытной посадке (новопосадке) проводили определение биологической активности и содержания сумм фенольных соединений в почве и смывах с листьев (1) в течение одного вегетационного сезона, фиксировали интенсивность вегетативного размножения особей *P. saccharata* (2) при разной плотности посадки (3) и освещенности (4). Одновременно под листовым пологом медуниц собирали образцы свободно произрастающей из семян почвенного банка растительности (травостоя) для определения влияния названных факторов на ее биомассу.

Закладка опытных посадок. Посадочный материал *P. saccharata* получили из коллекции почвопокровных растений учебно-опытного участка кафедры ботаники МПГУ (Черняева и др., 2014). Опытные посадки заложили в третьей декаде августа 2019 г. на территории городского округа Пушкино Московской области на многолетней залежи близ опушки соснового бора (56°06'00" с.ш., 37°83'84.5" в.д.). Две пары гряд (2 × 3.5 м каждая гряда) с дерново-подзолистой почвой суглинистого состава расположили на расстоянии 3 м друг от друга на открытой хорошо освещенной площадке. Первая пара гряд – вариант опыта “L” (“light”). Вторую пару гряд затенили притеночными щитами таким образом, чтобы интервалы прямого солнечного освещения не превышали 4 ч в день в совокупности – вариант опыта “S” (“shade”). Все локации находились вдали от крупных деревьев и кустарников, в окружении естественно произрастающего разнотравья. На каждую гряду высадили по 50 особей *P. saccharata*. Пары гряд отличались плотностью высадки растений – 25 × 25 см и 45 × 45 см (варианты опыта “L25”, “L45”, “S25”, “S45”). При посадке в почву не вносили удобрения, предварительно выбрали корневища многолетних растений, обработку гербицидами и ручную прополку в течение эксперимента не проводили. В образцах почвы с каждой гряды определили рН_{водный} в соотношении почвы и воды 1 : 5 с помощью анализатора Checker® рН Tester HI 98103 “Hanna Instruments” (рН 6.5–6.7). В течение вегетационного сезона 2020 г. проводили сбор образцов и мониторинг развития растений.

Смывы с листьев. Пластиковые кюветы с закрепленной по верху пластиковой сеткой 5×5 мм расставили на отрезки геотекстиля (для устранения попадания почвы) под листовым пологом медуниц по 5 шт. на гряде рандомизированно (всего 20 шт.). Смывы собирали после дождя немедленно, объединяли в один смешанный образец, фильтровали через двойной бумажный фильтр “Красная лента” и помещали в закрытые стеклянные емкости. В качестве контроля использовали дождевую воду, собранную в кюветы с сеткой на открытой площадке без растительности не далее 10 м от опытных растений. Искусственные смывы с листьев получали двумя методами. Срезанные листья помещали в сосуды с дистиллированной водой в соотношении 1 : 4 масса листьев/объем экстрагента на 24 ч. Срезанные листья весом 300 г раскладывали на решетке и омывали мелкодисперсным потоком водопроводной воды объемом 500 мл. Полученные образцы использовали для биотестов и определений в тот же день или хранили при 4°C в течение 1–2 сут до анализа.

Образцы почвы. Образцы почвы собирали в первой декаде каждого месяца из-под полога медуниц с глубины 0–5 см методом “конверта” по 10 образцов с каждой гряды, из них получали один смешанный образец. Первый образец взяли с гряд до высадки растений. Почву высушили до воздушно-сухого состояния и просеяли через сито с ячейкой 2 мм, далее хранили при комнатной температуре в бумажных пакетах.

Образцы травостоя. В первой декаде каждого месяца с мая по октябрь с гряд собирали по 5 образцов травостоя по 1 дм^2 каждый, рандомизированно. Первые образцы собрали через две недели после посадки в первой декаде сентября 2019 (“X19”). Почву с растениями вырезали садовым ножом на глубину 10 см, корни отмывали водопроводной водой, полученные образцы высушивали до воздушно-сухого состояния и хранили при комнатной температуре в бумажных пакетах. Для определения сухого веса (биомассы) собранные образцы поместили на 72 ч в термостат при 70°C и затем взвесили на аналитических весах.

Биотесты. Биологическую активность смывов и образцов почвы определяли по стандартной методике. В контрольных вариантах использовали дождевую воду и почву с гряд до высадки расте-

ний. В качестве тест-культуры во всех биотестах использовали кресс салат сорта Весенний, предварительно тестировали семена на всхожесть по ГОСТу (97%). Биотесты проводили в 2-х биологических и 5-ти аналитических повторностях. Ежедневно в течение 5 дней отмечали всхожесть, длину корней и гипокотилия.

Определение суммарного содержания растворимых фенольных соединений. В образцах почвы и смывах с листьев содержание суммы фенолов определяли спектрофотометрическим методом Фолина и Чокальтеу в модификации Синглтона и Росси (Singleton *et al.*, 1999; Коннова и др., 2015). Фенольные соединения почвы экстрагировали 24 ч в соотношении 1 : 1.5 *w/v*, в качестве экстрагента использовали 80%-ный этиловый спирт. Вытяжки центрифугировали 5000 об./мин 20 мин на центрифуге, супернатант использовали для определений. Оптическую плотность измеряли при 765 нм на спектрофотометре SmartSpec Plus Spectrophotometer “BioRad Laboratories” (США). При построении градуировочной зависимости в качестве стандарта применяли галловую кислоту. Определение проводили в 2-х биологических и 5-ти аналитических повторностях. Содержание суммы фенолов выражали в эквивалентах галловой кислоты в пересчете на единицу массы воздушно-сухой почвы или объема смывов.

Коэффициент вегетативного размножения (КВР). Число эпигеогенных корневищ с почками у каждой особи медуницы во всех вариантах опыта подсчитали во второй декаде мая.

Анализ данных. Относительную скорость роста (Relative Growth Rate) корня и гипокотилия проростков тест-культуры в биотестах рассчитали для второго, третьего и четвертого дней после посева семян по формуле:

$$RGR_n = (H_n - H_{n-1}) / H_{n-1},$$

где H_n – средняя длина корня или гипокотилия в день n после посева

Соотношение длины подземной и надземной частей проростков “Root/Aerial part ratio” (RA) рассчитали по данным 4-го дня от посева для опытных и контрольных растений в биотестах по формуле:

$$RA = \text{длина корня (мм)} / \text{длина надземной части (мм)}.$$

Для статистической обработки данных использовали дисперсионный факторный анализ ANOVA с повторными измерениями и однофакторный анализ. Факторы освещенности, плотности посадки, коэффициента вегетативного размножения (КВР) считали детерминирующими, биомассу тра-

востоя и накопление фенолов почвой – зависимыми. Также оценивали влияние факторов освещенности и плотности посадки на КВР. Характер связи между динамикой накопления почвой фенольных соединений и динамикой изменений биомассы исследовали с помощью нелинейного регрессионного

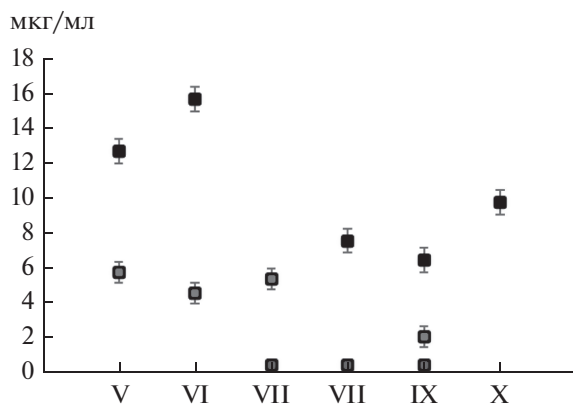


Рис. 1 Содержание фенолов в смывах. Бары – стандартная ошибка среднего. V–X – месяцы.

анализа и непараметрического корреляционного анализа с вычислением коэффициента ранговой корреляции Спирмена (ρ). Значения признаков анализировали после логарифмирования. Парные сравнения выборок по одному или нескольким параметрам проводили с помощью Тьюки-теста (Tukey HSD). Учетная единица во всех случаях – среднее значение признака \pm стандартная ошибка ($m \pm SE$). Расчеты выполнены в программе STATISTICA 12 (StatSoft USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Содержание фенольных соединений и биологическая активность смывов с листьев. Концентрация фенолов в дождевых смывах в течение периода наблюдений варьировала от 0 до 15.7 мкг/мл (рис. 1), кислотность – от 5.8 до 6.2.

В смывах после слабых или длительных затяжных дождей, а также полученных искусственным способом, биологическая активность отсутствовала, содержание фенолов было ниже порога чувствительности метода определения. Самые высокие концентрации получали после кратковременных обильных осадков, однако и в этих случаях нередко фиксировали средние, низкие или нулевые значения (рис. 1, 2).

Образцы смывов с содержанием фенольных соединений 9–15 мкг/мл оказали следующее влияние на ростовые процессы тест-культуры. Первые 1–2 сут всхожесть семян в опыте превышала контрольные значения на 25–30%, затем показатели выравнивались. Первые и вторые сутки с момента прорастания наблюдали ускорение роста гипокотили и корня проростков в 1.8–1.9 раза в сравнении с контролем (рис. 3).

На третий день относительная скорость роста гипокотили затормозилась до значения в 2.5 раза ниже контрольного, на четвертый – сравнялась с контролем.

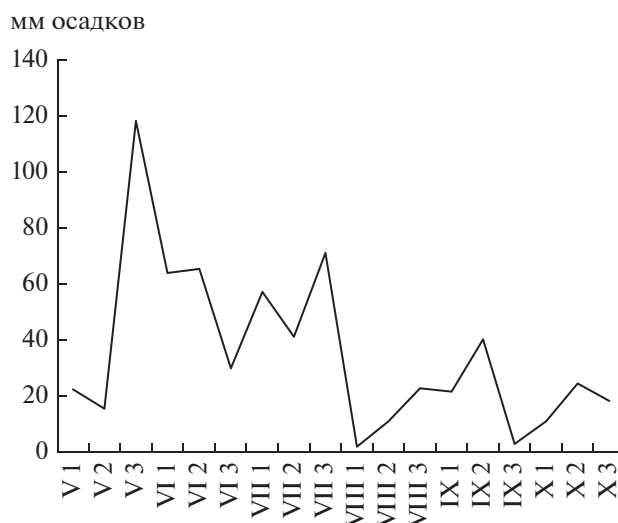


Рис. 2 Распределение осадков по месяцам и декадам в период вегетации *P. saccharata* в 2020 г. (по данным метеостанции в Шереметьево МО).

На четвертые сутки корни проростков опытного варианта значительно превосходили по длине корни контроля, что привело к достоверной, более чем трехкратной, разнице в соотношении надземной и подземной частей растений, ($RA = 1.71 \pm 0.11$ и 0.47 ± 0.03 соответственно, $p < 0.001$, Тьюки тест при $n = 21$). Корни опытных растений отличались повышенной жесткостью и прочностью, отсутствием всасывающих корешков (рис. 4).

При концентрации фенольных веществ 4–7 мкг/мл смывы обладали меньшей активностью (удлинение корней на 10–35% по сравнению с контролем). Примерно в трети образцов регистрируемая активность отсутствовала.

Содержание фенольных соединений и биологическая активность в образцах почвы. Образцы почвы с подготовленных гряд до высадки растений, содержали следовые количества фенолов. К весне следующего года концентрация фенолов увеличилась в 4–5 раз по вариантам опыта, в вариантах L25 и L45 к началу мая, в S25 и S45 – к началу июня (рис.5).

В вариантах L25 и L45 накопление фенолов почвой происходило неравномерно, с выраженными лаг-фазой в мае-июне. В течение июля содержание фенолов в почве более чем двукратно увеличилось и далее не изменялось до конца периода наблюдений. В вариантах S25 и S45 накопление происходило более равномерно.

Всхожесть семян в биотестах с почвой на второй день составляла 119%, удлинение корней проростков к пятому дню привело к достоверной разнице значений RA контрольных и опытных растений (0.51 ± 0.06 и 1.16 ± 0.08 соответственно, $p = 0.0161$ согласно Тьюки тесту).

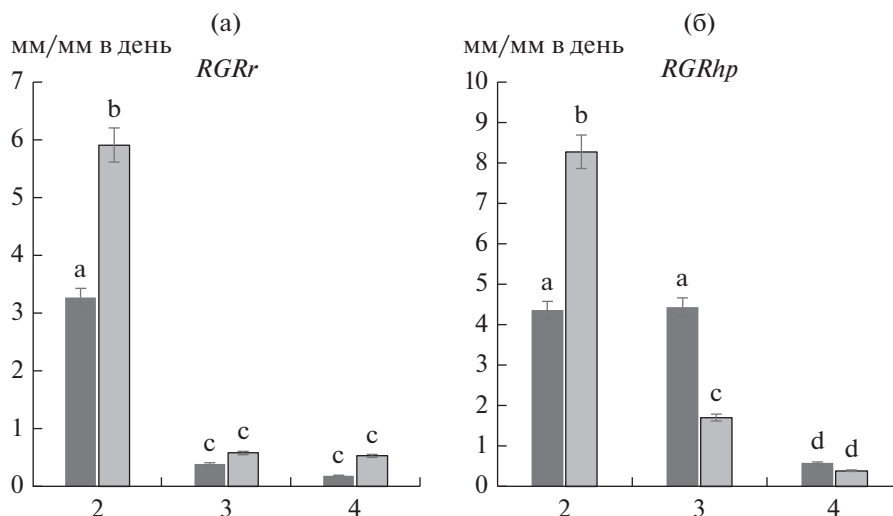


Рис. 3 Влияние смывов с листьев *P. saccharata* на длину корня и hypocотилия проростков кресс-салата, содержание фенолов в образце 12.7 мкг/мл. *RGR_r* – относительная скорость роста корня (а), *RGR_{hp}* – относительная скорость роста hypocотилия (б); 2–4 – дни опыта. Темные столбцы – контроль, светлые столбцы – опыт. Бары – стандартная ошибка среднего. Разные буквы над столбцами обозначают различия между группами данных согласно Тьюки тесту на уровне $p \leq 0.05$.

Изменения биомассы травостоя. Динамика изменения показателей биомассы была аналогичной во всех вариантах опыта (рис. 6). В начале мая значения достоверно различались на освещенных и затененных грядах в 10 раз. В течение мая и июня в вариантах L45 и L25 биомасса уменьшилась в 10 раз, в вариантах S45 и S25 – в 5 и 7 раз соответственно, далее в июле и августе во всех вариантах опыта – колебалась от относительно низких до близких к нулевым значениям.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные данные о специфической биологической активности в дождевых смывах с листьев подтвердили нашу гипотезу о механизме транспорта экзометаболитов *P. saccharata*.

В конце мая, июне и октябре концентрация фенолов в смывах была наибольшей (рис. 1), но в целом зависела от сложной динамики выпадения осадков (рис. 2). Высокая вариабельность концентрации экзометаболитов в смывах не позволила выявить связь с фенологией *P. saccharata*. Фенологические максимумы синтеза биологически активных веществ у значительной части инвазивных видов приходятся на весну и осень (Reigosa, Carballeira, 2016), у аборигенных видов медуниц – на середину лета (Худоногова, 2006). Вероятно, следующие факторы снижали концентрацию фенолов в смывах: а) разведение обильными осадками; б) малое количество зрелых трихом из-за частых осадков; в) устойчивость трихом к слабым осадкам (поэтому искусственные смывы не показали биологической активности); г) сни-

жение интенсивности синтеза вторичных метаболитов под влиянием биотических и абиотических факторов. Феномен устойчивости трихом к слабому дождю (в том числе к замачиванию и орошению при получении искусственных смывов) может быть объяснен его заведомой неэффективностью для промачивания почвы. Мы полагаем, что транспорт фенолов и их аккумуляция в почве происходили в том числе при запредельно низких для количественного определения концентрациях при условии большого объема осадков. Возможен перенос фенолов в почву талыми водами.

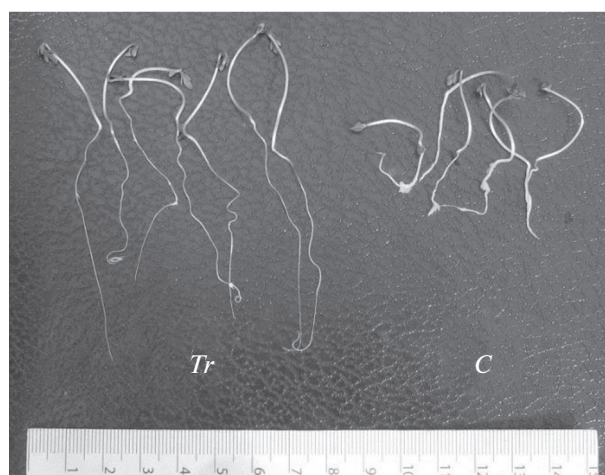


Рис. 4. Проростки кресс-салата на 4-ый день биотеста. *Tr* – влияние смывов с листьев *P. saccharata*, *C* – контроль (дождевая вода). Содержание фенолов в образце смывов 12.7 мкг/мл.

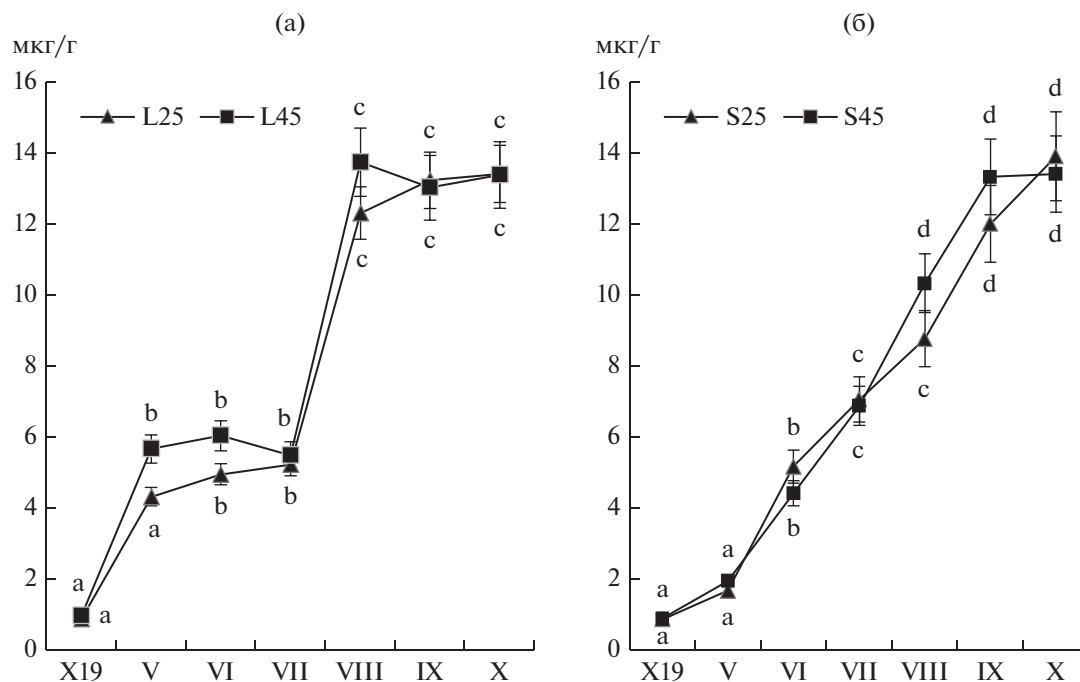


Рис. 5. Динамика содержания фенолов в почве подкроновой области *P. saccharata* по вариантам опыта L (а) и S (б). V–X – месяцы. Бары – стандартная ошибка среднего. Разные буквы обозначают различия между группами данных согласно Тьюки тесту (Tukey HSD) на уровне $p \leq 0.05$.

Биологическая активность смывов и почвенных образцов была стимулирующей. Аналогия реакций тест-культур на смывы с листьев и вытяжки из почвы подтверждает идентичность аллелопатических веществ *P. saccharata* в смывах и почве. В наших предыдущих экспериментах низкие концентрации экзопродуктов *P. saccharata* вызывали такие же первичные эффекты (Chernyaeva, Viktorov, 2020). За ними следовало торможение ростовых процессов на фоне нарушения водного обмена и снижения скорости накопления сухого вещества. Возможными причинами этого явления могли быть преждевременное истощение запасов питательных веществ семени, нарушения механизмов поглощения воды корнями и водного транспорта. Полученные данные согласуются с сообщениями о высокой скорости роста на экспоненциальной стадии прорастания семян, нарушении баланса надземной и подземной частей, недоразвитии тонких корней, лигнификации ксилемной части сосудистых пучков и нарушении водного обмена в качестве повреждающих факторов воздействия аллелопатических веществ фенольной природы (Кефели, 1974; Blum, Gerig, 2005; Li *et al.*, 2010; Симагина, Лыскова, 2010). Важно, что у тест-культур с низкой всхожестью экзопродукты *P. saccharata* значительно увеличивали долю проросших диаспор, то есть активировали прорастание в том числе покоящихся и невыполненных семян. Однако, не только в лабо-

раторных условиях, но и в естественной среде перечисленные метаболические нарушения были нелетальными и обратимыми, по крайней мере часть проростков могла выживать и продолжать развитие. Поскольку фенольные вещества *P. saccharata* накапливаются в почве, слабая токсичность важна для исключения аутоинтоксикации донора. Таким образом, этого слабого воздействия не достаточно для полного устранения конкурентов в подкроновой области.

Мы полагаем, что под влиянием экзопродуктов почвы и смывов происходила активация и синхронизация прорастания семян почвенного банка в опытных посадках *P. saccharata* с результирующим снижением жизнеспособности проростков.

В мае биомасса травостоя достоверно с высокой детерминацией зависела от освещенности, и не зависела от плотности посадки (табл. 1). Численность и разнообразие банка семян, вероятно, не отличались по вариантам опыта, но на затененных грядах проростки погибали от недостатка света. Всего мы обнаружили на всех грядах 14 видов трав. В начале мая, на пике развития, в образцах с гряд с полным освещением было по 10–22 особи, с затененных – по 6–10.

Тесная отрицательная корреляция между динамикой изменения биомассы и накоплением фенолов почвой подтверждает гипотезу о статистически значимом вкладе аллелопатического фактора *P. saccharata* в подавление конкурирую-

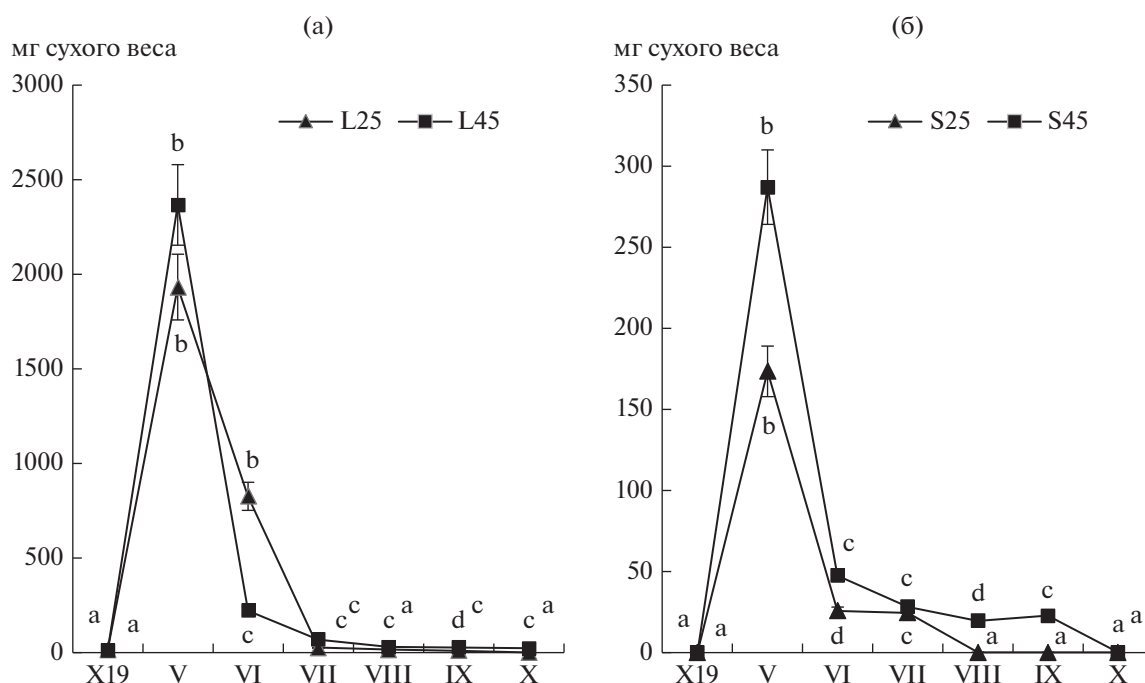


Рис. 6. Динамика изменений биомассы (сухого веса) сорной растительности по вариантам опыта L (а) и S (б). V–X – месяцы. Бары – стандартная ошибка среднего. Разные буквы обозначают различия между группами данных согласно Тьюки тесту (Tukey HSD) на уровне $p \leq 0.05$.

щей растительности (табл. 2). Данные анализа различались по вариантам опыта L и S. Коэффи-

циенты детерминации регрессионной модели были значительно ниже и также различались по

Таблица 1. Значимость влияния факторов на биомассу и содержание фенолов в почве в дисперсионном анализе ANOVA

Признаки	Факторы												
	Освещенность				Плотность посадки				КВП				
Коэффициенты	<i>F</i>	<i>df</i>	R_{adj}^2	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	R_{adj}^2	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	R_{adj}^2	<i>p</i>	
Биомасса	V	73.01	2	0.9600	0.0134	0.0405	2	0.4702	0.8590	292.67	2	0.9948	0.0412
	VI	2.5983	2	0.3475	0.2482	0.5057	2	0.1972	0.5507	887.56	2	0.9983	0.0237
	VII	0.8295	2	0.0602	0.4585	1.3940	2	0.1160	0.3591	106.36	2	0.9859	0.6840
	VIII	0.8731	2	0.0441	0.4487	4.200	2	0.5164	0.1768	0.5870	2	0.0379	0.6782
	IX	0.1908	2	0.3693	0.7048	17.522	2	0.8463	0.0526	0.3715	2	0.7211	0.7574
	X	0.9002	2	0.0032	0.4245	0.7353	2	0.0967	0.4815	76.50	2	0.9805	0.0805
Содержание фенолов в почве	V	21.58	2	0.8727	0.0433	0.1250	2	0.4117	0.7574	150.59	2	0.0990	0.0575
	VI	0.8679	2	0.0460	0.4498	0.2249	2	0.3483	0.6820	4.34	2	0.6905	0.3211
	VII	104.976	2	0.9719	0.0093	0.0011	2	0.4991	0.9755	82.04	2	0.9818	0.0778
	VIII	159.06	2	0.9813	0.0062	0.0251	2	0.4813	0.8885	83.38	2	0.9821	0.0772
	IX	0.0558	2	0.1738	0.5336	0.8299	2	0.061	0.4584	0.1493	2	0.5067	0.8775
	X	1.1196	2	0.0383	0.4009	1.1195	2	0.0383	0.4009	0.2827	2	0.9640	0.7992

Примечание. R_{adj}^2 – скорректированный на число параметров коэффициент детерминации (R^2). Значения $p < 0.05$ выделены полужирным шрифтом.

Таблица 2. Значимость корреляции и регрессии между накоплением почвой фенольных соединений и динамикой биомассы сорных растений

Признак	Фактор					
Биомасса	содержание фенолов в почве					
Вид анализа	корреляционный анализ		регрессионный анализ			
Вариант опыта Коэффициенты	ρ	p	F	R_{adj}^2	p	Log b
L + S	-0.7370	0.0133	9.1460	0.3115	0.0076	-0.59
L	-0.6690	0.0173	15.4365	0.5675	0.0282	-0.78
S	-0.8933	<0.0001	20.9639	0.6447	<0.001	-0.82

Примечание. R_{adj}^2 – скорректированный на число параметров коэффициент детерминации (R^2). Значения $p < 0.05$ выделены полужирным шрифтом.

вариантам опыта. Этому явлению требуется иное объяснение, чем логически и смыслово очевидная опосредованность связи между признаками или возможное несовершенство математических моделей. Необходимо учесть прямое влияние еще двух факторов, один из которых изменил динамику накопления фенолов почвой, а другой вызвал резкое снижение значений биомассы.

Эффект плотностно-зависимой аллелопатии (density-dependent allelopathy) заключается не только в обратной пропорциональности дозы фитотоксина плотности особей-мишеней, но и в его поглощении целевыми растениями, то есть расходовании. В вариантах L25 и L45 весенняя стимуляция прорастания семян почвенного банка экзометаболитами привела к ускоренному набору биомассы травостоя и одновременно повышенному расходованию экзометаболитов, как поступающих со смывами, так и аккумуляированных в почве. Смещение динамического баланса накопления, потерь и расходований фенолов в сторону убыли стало причиной лаг-фазы накопления фенолов почвой в мае и июне (рис. 5). Теснота связи корреляции между анализируемыми признаками в этих вариантах опыта была наименьшей (табл. 2). В вариантах опыта S25 и S45 в связи с сравнительно более низкими значениями биомассы баланс был смещен в сторону накопления, процесс развивался по линейной модели, теснота связи была наибольшей.

В условиях интродукции в сравнении с аборигенными представителями рода фенофазы у *P. saccharata* проходят на 7–10 дней позже (Васильева, Фомина, 2016). В начале второй декады апреля мы отметили первые цветущие особи в

опытных насаждениях. Перезимовавшая особь несла 3–4 прошлогодних вегетирующих листа и немногочисленные весенние листья на генеративно-вегетативных побегах. В период весеннего светового “окна” со второй декады апреля по вторую декаду мая под изреженным пологом насаждений *P. saccharata* сложились благоприятные условия для прорастания семян почвенного банка. Со второй декады мая до середины июня длилась фаза развития эпигеогенных корневищ с розетками. Значительное увеличение размеров отдельной особи *P. saccharata* происходило в короткий срок в результате формирования клона с погружающимися в почву 5–9 новообразованными корневищами длиной 6–8 см с придаточными корнями и парциальными розетками летних листьев. С этой фенофазой совпало по времени 5–10 кратное снижение биомассы травостоя (рис. 5).

Показатель КВР отражает интенсивность пространственной экспансии, накопления надземной биомассы и увеличения плотности листового полога, что в совокупности является важным конкурентным признаком вида в борьбе за пространство и ресурсы. Значения КВР в вариантах L25 и L45 составили 6.02 ± 0.1 и 5.5 ± 0.09 , в вариантах S25 и S45 – 7.62 ± 0.13 и 7.82 ± 0.14 . Как фактор детерминации КВР достоверно оказывал обратное пропорциональное влияние на динамику биомассы, с максимальными коэффициентами в мае и июне ($R_{adj}^2 = 0.9948, 0.9983, p = 0.0412, 0.0237$ соответственно) (табл. 1).

Значения КВР были в высокой степени детерминированы условиями освещения ($R_{adj}^2 = 0.9419, p = 0.001$), в вариантах L25 и L45 – еще и плотно-

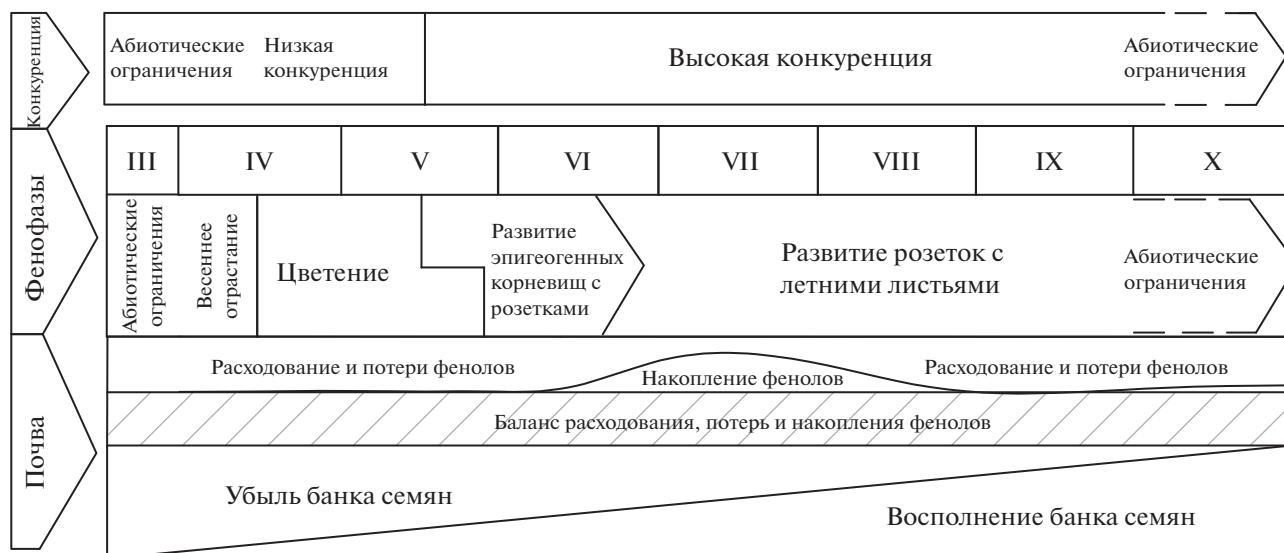


Рис. 7. Схема фенологически согласованных процессов в насаждениях *P. saccharata* в условиях интродукции.

стью высадки ($R_{adj}^2 = 0.6034$, $p < 0.01$). В природном ареале мезоксерофит *P. saccharata* обитает в полутени под пологом разреженных лесов, на открытых площадках растения могут страдать от перегрева и иссушения (Puppi, Cristofolini, 1996). Поэтому значения КВР достоверно различались между световым и теневым вариантами опыта, а также между L45 и L25 ($p = 0.0276$, согласно Тьюки тесту). В последнем случае разницу можно объяснить самозатенением растений.

Предположительно, значения КВР связаны обратно пропорциональной зависимостью с накоплением фенолов почвой ($p = 0.0575$, 0.0772 , 0.0778 в мае, июле, августе соответственно, близкие к достоверности) (табл. 1). Таким образом, в неблагоприятных условиях избыточной инсоляции возможна аллокация ресурсов с роста и развития на синтез экзометаболитов. В июле и августе на накопление фенолов косвенно оказал достоверное положительное влияние фактор освещенности (табл. 1), что объяснимо зависимостью фотосинтеза и образования вторичных метаболитов от интенсивности освещения.

На основе полученных данных мы создали экологически реалистичную модель конкурентности *P. saccharata* по отношению к банку семян аборигенных видов. В варианте L45 в неблагоприятных для *P. saccharata* условиях значение КВР было минимальным. Экзометаболиты индуцировали дружное прорастание семян почвенного банка и формирование проростков с низкой конкурентностью. В условиях достаточного освещения значение биомассы в этом варианте опыта было максимальным. Доза экзометаболитов в этом случае

снизилась (Tseng *et al.*, 2003), но фитотоксичность могла оставаться относительно высокой, если предположить сравнительно большую чувствительность вегетирующих растений. Затем дублирующее взаимодействие аллелопатического фактора и вегетативного развития особей *P. saccharata* с усилением конкуренции за ресурсы и пространство, привело к практически полной элиминации конкурирующей растительности в этом, и во всех других вариантах опыта (рис. 5). Мы полагаем, что своевременную весеннюю активизацию прорастания семян почвенного банка вызвали экзометаболиты, накопленные почвой в предыдущем сезоне, а не смывы, поскольку в фазах отрастания и цветения перезимовавшие особи находились в состоянии физиологического компромисса между ростом, развитием и синтезом экзометаболитов.

Таким образом, успех в борьбе с конкурирующей растительностью определялся фенологической согласованностью индукции прорастания банка семян фенолами и форсированного разрастания особей *P. saccharata* в фазе вегетативного развития и размножения (рис. 7).

Полученные нами данные, на первый взгляд, не противоречат ранее опубликованному в отношении банка семян. Его численность находится в динамическом равновесии между ежегодным восполнением и убылью проросших и погибших диаспор. Истощение возможно при условии, если плотный листовый полог *P. saccharata* летом и осенью препятствует заносу семян. Летне-осенняя лаг-фаза в накоплении фенолов в условиях высокой конкуренции могла быть связана с продолжающимися в меньших объемах процессами активации прораста-

ния и элиминации, или с сезонным снижением интенсивности синтеза метаболитов, или сложением этих факторов (рис. 5). Таким образом, вопросы восстановления численности и сохранения разнообразия банка семян остаются открытыми, хотя видовые различия могут сглаживаться в условиях эффективного взаимодействия аллелопатии и ресурсной конкуренции (Fernandez *et al.*, 2016).

Таким образом, проведенное исследование эколого-физиологических особенностей конкурентности *P. saccharata* может пролить свет на вопрос, насколько специфичными могут быть эффекты со стороны чужеродных видов на аборигенные виды и сообщества.

Предложенная нами модель конкурентности *P. saccharata* по отношению к банку семян обладает инвариантностью благодаря связи аллелопатического фактора с регулярными метеорологическими явлениями, и интеграции с конкурентными признаками вида в плоскостях фенологии, физиологии, морфологии, экологии. Согласно этой модели, экзометаболиты транспортируются в почву с осадками. Накопленные почвой в предыдущем сезоне фенольные вещества стимулируют раннее и дружное прорастание семян почвенного банка, затем ослабленные фитотоксинами растения не выдерживают конкуренции за ресурсы и пространство в результате форсированного вегетативного развития *P. saccharata*. В условиях интродукции процесс характеризуется фенологической согласованностью. Расход экзометаболитов на подавление конкурирующей растительности в период вегетации и естественные потери компенсируют регулярные поступления со смывами с листьев, поддерживающие динамический баланс фенольных соединений в почве.

Нам не удалось выявить фенологические максимумы секреции экзометаболитов, нет ясности в дальнейшей судьбе банка семян, что может быть предметом будущих исследований. Поскольку аллелопатическая интерференция является относительно слабым взаимодействием, просто секреции экзометаболитов не достаточно для реализации конкурентного преимущества. Представляется, что роль аллелопатии в конкурентном успехе видов целесообразно оценивать не столько по уровню фитотоксичности, сколько по согласованности и устойчивости динамического взаимодействия между конкурирующими растениями, включающего аллелопатический фактор.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильева О.Ю., Фомина Т.И. Особенности сезонного развития видов рода *Pulmonaria* L. в условиях интродукции // Вестник КрасГАУ. 2016. № 5. С. 50–56.
- Веселкин Д.В., Киселева О.А., Екшибаров Е.Д., Рафикина О.С., Коржиневская А.А. Богатство и численность проростков из почвенного банка семян в куртинах инвазивного вида *Acer negundo* L. // Рос. Журн. Биол. Инв. 2018. № 1. С. 18–25.
- Кефели В.И. Природные регуляторы роста и фитогормоны. М.: Наука, 1974. 253 с.
- Коннова С.А., Каневский М.В., З.О., Шувалова Е.П. Методы выделения и анализа флавоноидов высших растений и исследование их активности в отношении ризобактерий. Саратов: Изд-во Саратов. Ун-та, 2015. 31 с.
- Симагина Н.О. Особенности проявления фитотоксического эффекта в модельных системах. Уч. зап. Тавр. нац. унив. им. В.И.Вернадского // Сер. “Биол. и хим.”. 2010. Т. 23(62). № 4. С. 181–187.
- Симагина Н.О., Лыскова Н.Ю. Влияние аллелопатических взаимодействий на лигнификацию анатомических структур однолетних галофитов // Эко-системы, их оптимизация и охрана. 2010. Вып. 2. С. 18–20.
- Тамахина А.Я., Ахкубекова А.А. Микроморфологические особенности эпидермы и гистохимические методы идентификации вторичных метаболитов в листьях травянистых растений семейства *Boraginaceae* // Экол. раст. 2018. Т. 13. № 3. С. 31–41.
- Худоногова Е.Г. Связь между фазами фенологического развития медуницы мягонькой и накоплением активно действующих веществ // Вестник КрасГАУ. Сер. Биол. наук. 2006. № 11. С. 110–113.
- Черняева Е.В., Викторо В.П., Овчинникова Е.А. Формирование коллекции почвопокровных видов на учебно-опытном участке кафедры ботаники МПГУ // Труды IX межд. конф. по экол. морф. р-ий. М.: МПГУ. 2014. Т. 2. С. 454–455.
- Barto E., Chipollini D. Density-dependent phytotoxicity of *Impatiens pallida* plants exposed to extracts of *Alliaria petiolate* // J. Chem. Ecol. 2009. V. 35. P. 495–504.
- Belz R.G., Hurle K., Duke S.O. Dose-response – a challenge for allelopathy? // Nonlin. in biol., tox., med. 2005. V. 3(2). P. 173–211.
- Blossey B., NoEtzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive on-indigenous plants: a hypothesis // J. Ecol. 1995. V. 85. P. 887–889.
- Blum U., Shafer S.R., Lehman M.E. Evidence for inhibitory allelopathic interactions involving phenolic acids in field soils: concepts vs. an experimental model // Crit. Rev. Plant. Sci. 1999. V. 18. P. 673–693.
- Blum U., Gerig T.M. Relationships between phenolic acid concentrations, transpiration, water utilization, leaf area expansion, and uptake of phenolic acids: nutrient culture studies // J. Chem. Ecol. 2005. V. 31(8). P. 1907–1932.

- Callaway R.M., Ridenour W.M. Nowel weapon: invasive success and the evolution of increased competitive ability // *Front. Ecol. Environ.* 2004. V. 2. P. 436–443.
- Callaway R.M., Chipollini D., Barto K., Thelen G., Hallett S., Prati D., Stinson K., Klironomos J. Nowel weapons: invasive plants suppresses fungal mutualists in America but not in native Europe // *Ecology*. 2008. V. 89. P. 1043–1055.
- Chernyaeva E.V., Viktorov V.P. New bioassay method to study allelopathic activity of sugar lungwort *Pulmonaria saccharata* Mill. // *A. J.* 2020. V. 51(1). P. 93–112.
- Dalton B.R., Blum U., Weed S.B. Plant phenolic acids in soils: sorption of ferulic acid by soil and soil components sterilized by different techniques // *Soil Biol. and Biochem.* 1989. V. 21. P. 1011–1018.
- Ehlers B.K. Soil microorganisms alleviate the allelochemical effects of a thyme monoterpene on the performance of an associated grass species // *PLoS ONE*. 2011. V. 6. P. e26321.
- Fujii Y. Toxic chemicals from invasive alien plants // *Plant Toxins*. 2017. V. 17. P. 25–36.
- Fernandez C., Monnier Y., Santonja M., Gallet C., Weston L.A., Prevosto B., Souier A., Bady V., Bousquet-Melou A. The impact of competition and allelopathy on the trade-off between plant defense and growth in two contrasting plant species // *Front Plant Sci*. 2016. V. 7. P. 594.
- Gioria M., Jarosi K.V., Pysek P. Impact of invasions by alien plants on soil seed bank communities: emerging patterns // *Persp. Plant Ecol.* 2014. V. 16(3). P. 132–142.
- Goldenstein L.J., Suding K.N. Intra-annual rainfall regime shifts competitive interactions between coastal sage shrub and invasive grasses // *Ecology*. 2014. V. 95. P. 425–435.
- Gooden B., French K. Impact of alien grass invasion in coastal seed banks vary amongst native growth forms and dispersal strategies // *Biol. Cons.* 2014. V. 171. P. 114–126.
- He H.B., Wang H.B., Fang C.X., Lin Z.H., Yu Z.M., Lin W.X. Separation of allelopathy from resource competition using rice/barnyardgrass mixed-cultures // *PLoS ONE*. 2012. V. 7(5). e37201.
- Inderjit., del Moral R. Is separating resource competition from allelopathy realistic? // *Bot. Rev.* 1997. V. 63. P. 221–230.
- Kalisz S., Kilvin S., Bialic-Murphy L. Allelopathy is pervasive in invasive plants // *Biol. Invas.* 2021. V. 23. P. 367–371.
- Klironomos J. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities // *Nature*. 2002. V. 417. P. 67–70.
- Li Z.U., Wang Q., Ruan Y., Pan C.D., Jiang D.A. (2010) Phenolics and plants allelopathy // *Molecules*. 2010. V. 15. P. 8933–8952.
- Liu C., Bu Z.-J., Mallik A.U., Rochefort L., Hu X., Yu Z. Resource competition and allelopathy in two peat mosses: implication for niche differentiation // *Plant and Soil*. 2020. V. 446. P. 229–242.
- Lyytinen A., Lindstrom L. Responses of a native plant species from invaded and uninvaded areas to allelopathic effects of an invader // *Ecol. Evol.* 2019. V. 9. P. 6116–6123.
- Nilsson M. Separation of allelopathy and resource competition by the boreal dwarf shrub *Empetrum hermaphroditum* (Hagerup) // *Oecol.* 2004. V. 98. P. 1–7.
- Puppi G., Cristofolini G. Systematics of the complex *Pulmonaria saccharata*, *P. vallarsae* and related species (Boraginaceae) // *Webbia*. 1996. V. 51. P. 1–20.
- Quasem J.R. A new technology separating allelopathy from competition in pot experiments // *Int. J. Agr. Sci. and Food Tec.* 2017. V. 3(1). P. 19–25.
- Reigosa M.J., Carballeira A. Phenological phase influences allelopathic potential of water leachates of *Acacia dealbata* obtained using simulated rain // *JAI*. 2016. V. 2(2). P. 9–15.
- Singleton V.L., Orthofer R., Lamuela-Raventos R.M. Analysis of total phenols and other oxidations substrates and antioxidants by means of Folin-Ciocalteu reagent // *Met. in Enzym.* 1999. V. 299. P. 152–178.
- Thijs H., Shann J.R., Weidenhammer J.D. The effect of phytotoxins on competitive outcome in a model system // *Ecol.* 1994. V. 75. P. 1959–1964.
- Trinder C.J., Brooker R.W., Robinson D. Plant ecology's guilty little secret: understanding the dynamics of plants competition // *Func. Ecol.* 2013. V. 27. P. 918–929.
- Tseng M.-H., Kuo Y.-H., Chen Y.-M., Chou C.-H. Allelopathic potential of *Macaranga tanarius* (L.) (Muell) // *Arg. J. Chem. Ecol.* 2003. V. 29. P. 1269–1286.
- Uddin M.N., Robinson R.W. Allelopathy and resource competition: the effect of *Phragmites australis* // *Bot. Stud.* 2017. V. 8(1). P. 29.
- Weidenhammer J.D. Distinguishing resource competition and allelopathic interference in plants // *J. Ap. Ecol.* 1989. V. 26 (2). P. 613–624.
- Weidenhammer Y.D., Hartnett D.C., Romeo J.T. Density-dependent phytotoxicity distinguishing resource competition and allelopathic interference in plants // *J. Ap. Ecol.* 1989. V. 26. P. 613–624.
- Yuan Y., Bing W., Shanshan Z., Tang J., Tu C., Hu S., Yong J.W.H., Chen X. Enhanced allelopathy and competitive ability of invasive plant *Solidago canadensis* in its introduced range // *J. Plant Ecol.* 2012. V. 6(3). P. 253–263.
- Zhu Y., Zhang J., Ma K. Soil biota reduce allelopathic effects of the invasive *Eupatorium adenophorum* // *PLoS One*. 2011. V. 6(9). P. e25393.
- Zhang Z., Liu Y., Weber E., Lin Y., van Kleunen M. Effect of allelopathy on plant performance: a meta-analysis // *Ecol. Lett.* 2020. V. 24(2). P. 348–362.

Interference of Factors in the Competitive Interaction of the Alien Species *Pulmonaria saccharata* (Mill) with a Seed Bank in the Conditions of Introduction

E. V. Chernyaeva^{1, #} and V. P. Viktorov¹

¹ Moscow State Pedagogical University, 6/3 Kibalchicha str., Moscow, 129164 Russia

[#]e-mail: ev.chernyaeva@mpgu.su

In experimental plantings of an alien species sugar lungwort *Pulmonaria saccharata*, the transport of phytotoxic phenols with leaf leachates into the soil of the subcrown area was detected. At a concentration in leachates from 0 to 15.7 mcg/ml, the phenol content in the soil reached 13.9 mcg/g. The biomass of vegetation growing from the seed bank significantly depended on the accumulation of phenolic substances by the soil, the intensity of vegetative reproduction of *P. saccharata* and solar illumination. The effect of density-dependent allelopathy caused a lag-phase in the accumulation of phenols by the soil. A model of phenologically ordered interaction of competitive traits of a species, including an allelopathic factor, is proposed. It is noted that the proposed approach can help clarify the specificity of the influence of alien species on native species and communities.

Keywords: seed bank, vegetative reproduction, competition, leaf leachates, density-dependent allelopathy, phenolic substances, alien species, *Pulmonaria saccharata*

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 574.24

ДЕГРАДАЦИЯ ХЛОРОФИЛЛА В ЛИСТЯХ ОВСЯНИЦЫ ТРОСТНИКОВОЙ (*Festuca arundinacea*) ПРИ ДЕЙСТВИИ ЛЕТУЧИХ ОРГАНИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ И БЕНЗ(А)ПИРЕНА

© 2022 г. Е. Г. Тюлькова*, @, Г. Е. Савченко**, Л. Ф. Кабашникова**

*Гомельский государственный медицинский университет, ул. Ланге, 5, Гомель, 246000 Беларусь

**Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси, ул. Академическая, 27, Минск, 220072 Беларусь

@E-mail: tut-3@mail.ru

Поступила в редакцию 31.01.2021 г.

После доработки 26.03.2021 г.

Принята к публикации 07.04.2021 г.

Исследовали пути деградации хлорофилла *a* и *b* в листьях овсяницы тростниковой (*Festuca arundinacea*) при действии летучих органических соединений (пентана, гексана, бензола, *o*-ксилола, бутилацетата) и бенз(а)пирена. В качестве маркеров разрушения хлорофилла *a* и *b* использовали активность хлорофиллазы, удаляющей фитол, и степень феофитинизации хлорофилла *a*. Обнаружено дозозависимое снижение содержания мембраносвязанных хлорофилловых пигментов в результате действия всех использованных углеводов, наиболее ярко проявившееся при действии *o*-ксилола через одни сутки после обработки. Разрушение пигментов, содержащих фитол, происходило как путем феофитинизации, так и посредством дефитолизации. Корреляция между активностью хлорофиллазы и степенью феофитинизации отсутствовала.

Ключевые слова: хлорофилл, овсяница тростниковая, летучие органические соединения, бенз(а)пирен, хлорофиллаза, феофитин

DOI: 10.31857/S1026347022040151

В настоящее время накоплено значительное количество достаточно противоречивых результатов о структурно-функциональном состоянии фотосинтетического аппарата различных видов растений, произрастающих в стрессовых условиях, включающих техногенное воздействие. С одной стороны, установлено, что при антропогенной нагрузке фотосинтетическая система ряда городских растений способна компенсировать стрессовое состояние растений и увеличивать содержание фотосинтетических пигментов (хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов), что авторы рассматривают как защитную реакцию (Савинцева, 2015). С другой стороны, имеются данные о резком снижении количества пигментов в клетках растений при действии неорганических газообразных токсикантов, таких как оксиды серы, азота, угарный газ, аммиак, сероводород (Malallaha *et al.*, 1996; Garty *et al.*, 2007; Sarah *et al.*, 2009; Singh *et al.*, 2010, 2012; Arellanoab *et al.*, 2015; Araújo *et al.*, 2017; Jiaoas *et al.*, 2017; Shen *et al.*, 2017; Ноаи *et al.*, 2018; Popek *et al.*, 2018; Ryzdyński *et al.*, 2019; Sha Sha *et al.*, 2019), и загрязнении почв тяжелыми металлами, влияющими на дефицит железа в растениях (Шальго, 2004).

Значительный удельный вес в выбросах современных промышленных предприятий занимают

летучие органические загрязнители. Исследование их влияния на окружающую среду направлено, в основном, на развитие фитотехнологий, в которых растения выступают в роли своеобразной фильтрационной системы, способствующей снижению степени токсического действия загрязнителей, вплоть до поиска комнатных декоративных растений, наиболее эффективно и быстро поглощающих бензол, толуол, этилбензол, ксилол из воздуха закрытых помещений (Mosaddegh *et al.*, 2014). Для объективного суждения об эффективности их действия необходимы маркеры, на роль которых напрашиваются, в первую очередь, показатели фотосинтетического аппарата. Влияние органических соединений, в том числе летучих, на структуру и эффективность функционирования фотосинтетического аппарата растений изучено недостаточно. На примере травянистых растений показано, что нафталин, фенантрен и флуорантен повышали проницаемость биологических мембран, снижали содержание пигментов и скорость фотосинтеза в течение вегетационного периода (Пемобayo *et al.*, 2010; Kreslavski *et al.*, 2014); нафталин и фенантрен способствовали увеличению величины нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, развитию окислительного

стресса и повреждению липидного бислоя плазматических мембран (Kreslavski *et al.*, 2017).

Проблема влияния летучих органических соединений на деградацию фотосинтетических пигментов тесно связана с изучением путей катаболизма хлорофилла в растении в различных условиях: при старении, созревании фруктов, изменении условий освещения, действии неблагоприятных факторов. Долгое время ведущую роль в деградации хлорофилла отводили ферменту хлорофиллазе (хлорофилл-хлорофиллид-гидролаза, ЕС 3.1.1.14), отщепляющей фитол, что способствует уменьшению молекулярного взаимодействия между молекулами хлорофилла и снижает эффективность миграции энергии возбуждения между его молекулами (Takamiya, Nishimura, 1972). Освободившиеся от связи с мембраной молекулы хлорофиллида становятся фотодинамически опасными, что делает особенно интересной информацию о содержании последних при различных неблагоприятных воздействиях. Известно, что хлорофиллаза функционирует как гидрофобный димерный белок в диапазоне температур от 10 до 75°C (Arkus *et al.*, 2005). Взгляды на локализацию фермента претерпевают изменения, что еще более повышает интерес к этому ферменту. Важной для нас является информация о том, что инактивировать хлорофиллазу могут мембранные липиды – фосфатидилглицерин и сульфохинолизилдиацилглицерин (Lambers, Terpstra, 1985). Представляет интерес и тканеспецифичность активности хлорофиллазы в растениях с различной окраской листьев (Chen *et al.*, 2012, 2018), а также зависимость ее активности от интенсивности освещения у светолюбивых и теневыносливых растений (Фомішина и др., 2009). Интригующими являются данные об отсутствии корреляции между экспрессией хлорофиллазы и типичными моделями экспрессии генов, связанных со старением листьев (Büchert *et al.*, 2011).

Еще одним из путей деградации хлорофилла является замещение ионов магния на атомы водорода в молекуле пигмента, в результате чего образуется феофитин, обладающий антиоксидантными свойствами (Kusmita *et al.*, 2015; Kang *et al.*, 2018). Известно, что феофитинизация хлорофилла происходит при старении листьев, действии соляной кислоты, гербицидов, хелаторов металлов (Аверина и др., 1991). Некоторые авторы считают, что первой стадией разрушения хлорофилла в листьях является удаление магния, катализируемое феофитиназой (феофитин-феофорбид гидролазой, ЕС 3.1.1.14), в то время как хлорофиллаза ответственна за деградацию пигментов при созревании фруктов (Сиваш, Золотарева, 2013; Syvash, Zolotareva, 2017).

Анализ литературы показал, что исследованию путей деградации хлорофилла, приводящих к

удалению фитола и магния из молекулы хлорофилла, при действии органических загрязнителей уделяется недостаточно внимания, что в значительной степени мотивировало нашу работу. Мы попытались исследовать вклад дефитолизации посредством хлорофиллазы и феофитинизации в деградацию мембраносвязанных молекул хлорофилла *a* и *b* на примере овсяницы тростниковой (*Festuca arundinacea*) под действием различных концентраций летучих органических соединений (пентана, гексана, бензола, *o*-ксилола, бутилацетата) и бенз(а)пирена.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Летучие органические соединения и способ воздействия. Использование пентана, гексана, бензола, *o*-ксилола, бутилацетата обусловлено преобладающим количеством группы летучих органических соединений, представителями которой являются данные вещества, в выбросах отдельных промышленных предприятий Гомеля (ОАО “Гомельский завод литья и нормалей”) по сравнению с другими загрязняющими веществами. Что касается бенз(а)пирена, то, несмотря на невысокое наличие в выбросах предприятий теплоэнергетики (ТЭЦ), его использование в эксперименте связано с высокой токсичностью, способностью в небольших количествах вызывать значительный эффект, недостаточной изученностью характера и закономерностей влияния на параметры жизнедеятельности растений и возможностью проведения сравнительной оценки влияния полициклического ароматического углеводорода и одноядерных ароматических углеводородов (бензола, *o*-ксилола) на растения.

В модельном эксперименте листовые пластинки овсяницы тростниковой обрабатывали водными растворами углеводородов, дозы которых рассчитывали исходя из установленных для атмосферного воздуха предельно допустимых концентраций (ПДК) загрязняющих веществ. В соответствии с нормативами, ПДК пентана в атмосферном воздухе составляет 100000.0 мкг/м³; гексана – 60000.0 мкг/м³; бензола – 100.0 мкг/м³; ксилолов – 200.0 мкг/м³; бутилацетата – 100.0 мкг/м³; бенз(а)пирена – 5.0 нг/м³. Для всех соединений, кроме бенз(а)пирена, использовали величину максимальной разовой ПДК; для бенз(а)пирена – среднесуточную ПДК. В работе использовали следующие концентрации токсикантов: 0.0001–0.03 мг/мл – для пентана; 0.00006–0.018 мг/мл – для гексана; 0.0001–0.03 мкг/мл – для бензола; 0.0002–0.06 мкг/мл – для *o*-ксилола, 0.000005–0.0015 нг/мл – для бенз(а)пирена и 0.0001–0.03 мкг/мл – для бутилацетата (бутилового эфира уксусной кислоты). Растворимость пентана в воде составляет 0.036 г/100 г при 16°C; гексана – 0.014 г/100 г при 15°C; бензола – 0.082 г/100 г при 16°C;

ксилола — 0.015 г/100 г при 16°C; бутилацетата — 0.83 г/100 г при 25°C.

Обработку листовых пластинок осуществляли путем аэрозольного опрыскивания водными растворами (доза — 50 мл), исходя из их сходства с агрегатным состоянием летучих органических соединений в атмосферном воздухе. Контролем служили необработанные растения овсяницы тростниковой. Материал анализировали через одни и трое суток после обработки.

Исследование овсяницы тростниковой *F. arundinacea*. Объектом исследований служили растения овсяницы тростниковой (*F. arundinacea*) как одного из наиболее распространенных представителей травянистых растений в городских условиях. Растения выращивали в течение месяца в пластиковых контейнерах с грунтом при интенсивности освещения 120 мкмоль квантов $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$ с фотопериодом 14 ч при температуре 22°C. Для обработки растворами летучих органических соединений и бенз(а)пирена отбирали листья одинакового размера, визуально контролируя отсутствие повреждений и степень сформированности пигментного аппарата.

Исследование природных образцов. Для подтверждения предположения о влиянии используемых в эксперименте соединений на процессы дефитолиза хлорофилла *a* и *b* посредством хлорофиллазы и феофитинизации хлорофилла *a* в листьях травянистых растений нами были отобраны образцы листьев овсяницы тростниковой из естественной среды. Эти растения произрастают вблизи завода литья и нормалей (ОАО «ГЗЛиН») и предприятия теплоэнергетики, которые содержат в своих выбросах использованные в эксперименте соединения. В качестве контрольных условий использовали часть территории национального парка Припятский, свободную от влияния промышленной деятельности и интенсивного транспорта.

Определение активности хлорофиллазы. Разделение фитольных и бесфитольных форм хлорофилловых пигментов проводили после экстракции пигментов 80%-ным ацетоном (Narraz-Saad *et al.*, 2007). Для этого сначала сырые листья (200 мг в пробе) растирали в 6 мл 80%-ного ацетона. За-

тем квоты (по 2 мл каждая) полученного водно-ацетонового экстракта добавляли в пробирки, содержащие 0.5 мл 10 мМ КОН и 3 мл гексана, и центрифугировали. Разделение пигментов проводили в 3-кратной повторности. Концентрацию хлорофилла *a* и хлорофиллида *a* ($c_{\text{хл-ла } a}$, $c_{\text{хл-ла } a}$, мг/мл), а также хлорофилла *b* и хлорофиллида *b* ($c_{\text{хл-ла } b}$, $c_{\text{хл-ла } b}$, мг/мл) определяли спектрофотометрически (спектрофотометр Shimadzu UV-2401 PC) по формулам 1 и 2:

$$c_{\text{хл-ла } a}(c_{\text{хл-ла } a}) = 12.7D_{663} - 2.69D_{645}, \quad (1)$$

$$c_{\text{хл-ла } b}(c_{\text{хл-ла } b}) = 22.9D_{645} - 4.68D_{663}, \quad (2)$$

где D_{645} и D_{663} — оптическая плотность при длинах волн 645 нм и 663 нм. Содержание фитольных и бесфитольных форм в итоге пересчитывали на сырую массу.

Для определения активности хлорофиллазы отбирали две навески, в первой из которых определяли содержание нативных фитольных и бесфитольных форм пигментов, как описано выше. Во второй навеске определяли содержание хлорофиллида после действия хлорофиллазы (Narraz-Saad *et al.*, 2007). Для этого листья растирали в 60%-ном ацетоне в присутствии CaCO_3 и инкубировали в течение одного часа в темноте. Реакцию останавливали добавлением 99.5%-ного ацетона до конечной концентрации 80%. Об активности хлорофиллазы судили по количеству хлорофиллида, образовавшегося в пробе после одного часа инкубации в темноте, в процентах к общему содержанию зеленых пигментов в первой навеске. Измерения проводили в 3-кратной повторности.

Определение содержания феофитина. Для определения содержания феофитина *a* 25 мг сырых листьев растирали в 5 мл 90%-ного ацетона (Radojevič, Bashkin, 2006) и регистрировали оптическую плотность на длинах волн 664 и 750 нм. Далее в экстракты добавляли 0.1 мл 0.1 М HCl, перемешивали и регистрировали оптическую плотность на длинах волн 665 и 750 нм. Содержание хлорофилла *a* и феофитина *a* определяли по формулам 3 и 4:

$$c_{\text{хл-ла } a} = (((D_{664} - D_{750}) - (D_{665} - D_{750}))V_1) / 26.7V_2, \quad (3)$$

$$c_{\text{феоф } a} = ((1.7 \times (D_{665} - D_{750}) - (D_{664} - D_{750}))V_1) / 26.7V_2, \quad (4)$$

где $c_{\text{хл-ла } a}$, $c_{\text{феоф } a}$ — концентрация хлорофилла *a* и феофитина *a* (мг/мл); D_{644} , D_{645} , D_{750} — оптическая плотность при длинах волн 664, 665 и 750 нм; 26.7 — поправка на поглощение, равная произведению коэффициента поглощения для хлорофилла *a* при 664 нм (11) и отношения, выражающего коррекцию на подкисление (2.43); V_1 и V_2 — объемы образца и экстракта образца, соответственно (мл).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

На рис. 1 представлено изменение содержания фитольных (хлорофилл *a* + *b*) и бесфитольных (хлорофиллид *a* + *b*) форм хлорофилловых пигментов в результате действия на листья растений овсяницы тростниковой различных летучих органических соединений и бенз(а)пирена.

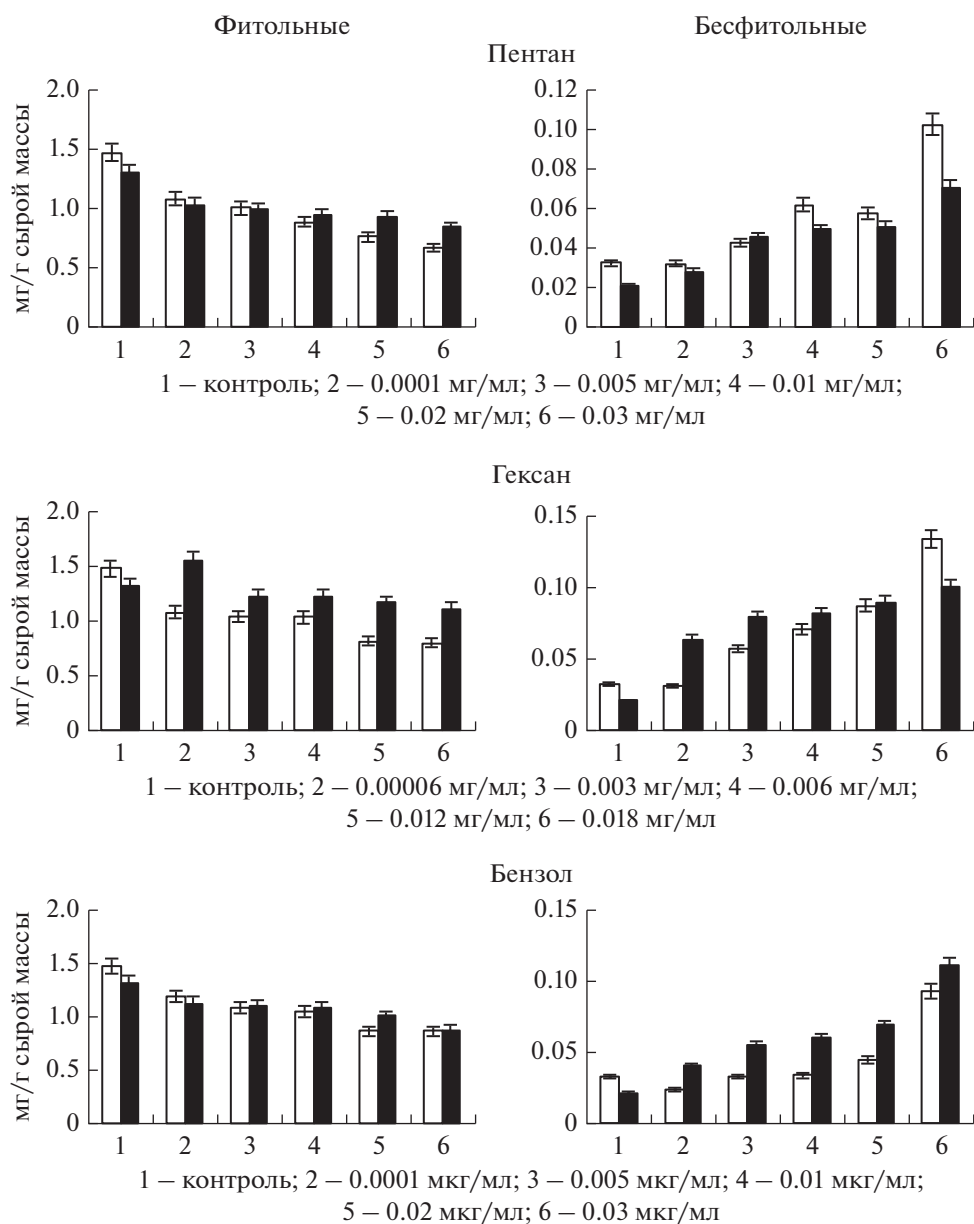


Рис. 1. Влияние летучих органических соединений и бенз(а)пирена на содержание фитольных (хлорофилл $a + b$) и бесфитольных (хлорофиллид $a + b$) форм хлорофилловых пигментов в листьях овсяницы тростниковой *F. arundinacea*.

Из данных рис. 1 видно, что во всех случаях степень убыли хлорофилловых пигментов, как правило, зависела от концентрации использованного токсического соединения, времени его действия и химической активности. Так, при воздействии практически всех концентраций пентана и гексана наблюдали снижение содержания фитольных форм пигментов и увеличение содержания бесфитольных форм по сравнению с контролем. При этом наиболее интенсивное снижение содержания фитольных форм пигментов и рост содержания бесфитольных происходили через одни сутки. Известно, что опасность воздействия

алканов на растения связана с их достаточно высокой стойкостью на фоне невысокой химической активности, поскольку для протекания реакций с участием алканов необходимы высокая температура или ультрафиолетовое излучение (Бандман и др., 1990).

Из двух использованных одноядерных ароматических соединений (бензол и *o*-ксилол) наибольшую токсичность в отношении фитольных форм пигментов наблюдали для *o*-ксилола через одни сутки после обработки. Его токсичное действие на фитольные формы снижалось через трое суток, но при этом повышалось содержание бесфи-

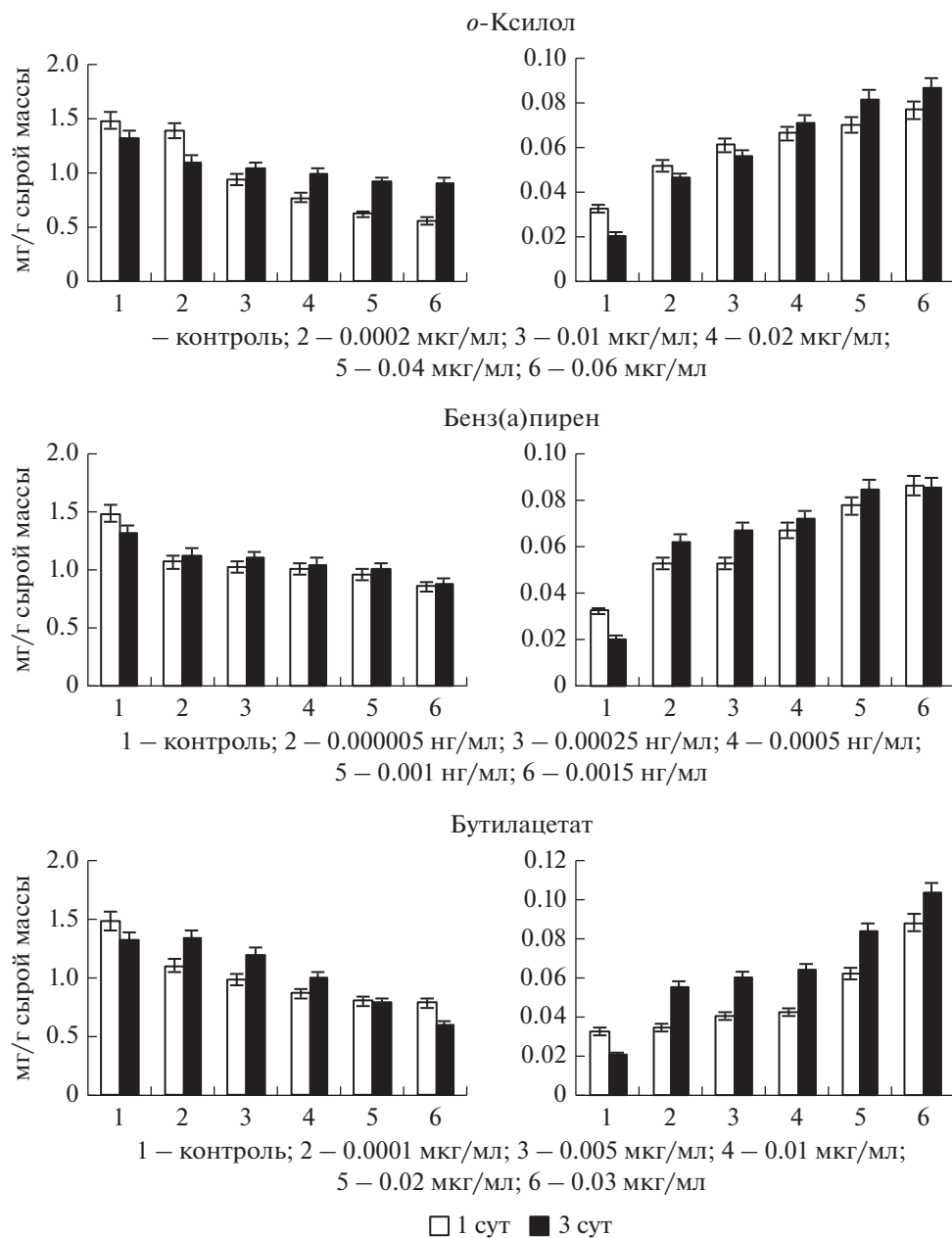


Рис. 1. Окончание

тольных пигментов. Активность действия бензола на дефитолизацию возрастала через трое суток. Известно, что особенностью поведения бензола в окружающей среде является волнообразный характер увеличения его концентрации в воздухе при максимальном уровне в первые 30 мин после выброса в атмосферу и далее через 4 ч (Бандман и др., 1990). Кроме того, бензол характеризуется слабым окислением во внешней среде. Полициклический бенз(а)пирен, обладающий высокой токсичностью, способностью к трансграничному переносу, биологической трансформации, аккумуляции в природных объектах и мутагенными

свойствами, разрушал фитольные пигменты, подобно бензолу, а по действию на содержание бесфитольных пигментов скорее напоминал *o*-ксилол (в количественном отношении).

Таким образом, наиболее интенсивное снижение содержания фитольных форм пигментов в листьях овсяницы тростниковой наблюдали через одни сутки после обработки *o*-ксилолом, а рост количества бесфитольных форм — через трое суток. Пролонгированное влияние на бесфитольные формы сохранялось и после обработки растений бенз(а)пиреном.

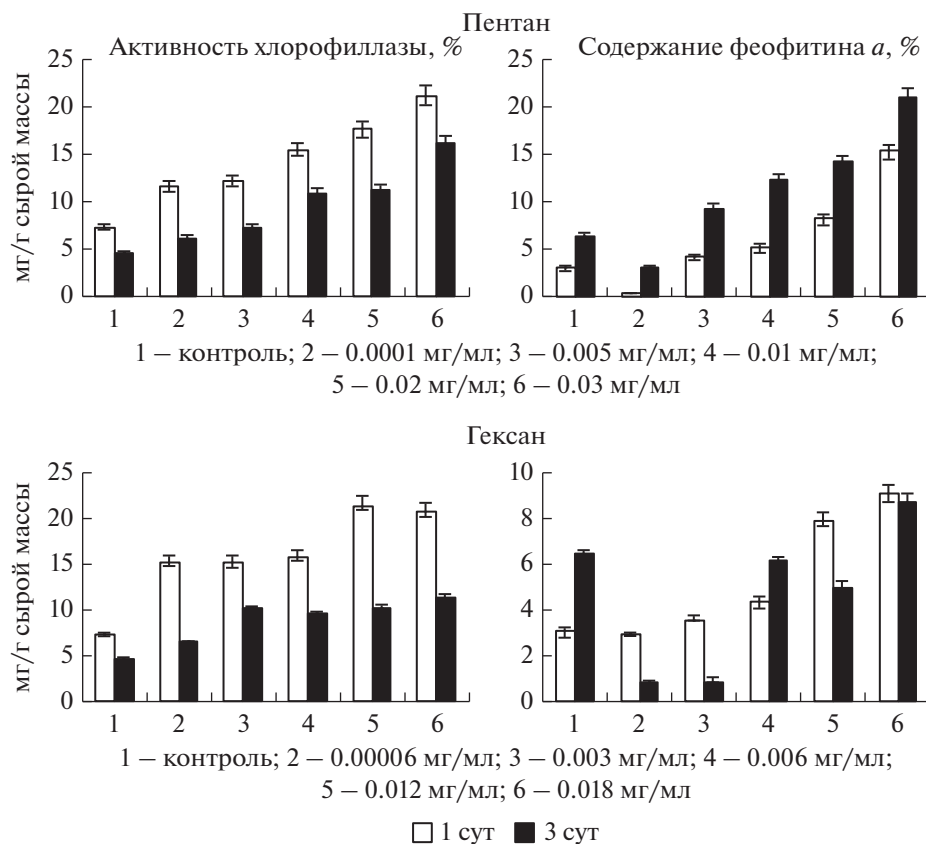


Рис. 2. Влияние алканов на активность хлорофиллазы и степень феофитинизации хлорофилла *a* в листьях овсяницы тростниковой *F. arundinacea*.

Содержание фитольных форм пигментов более интенсивно снижалось через одни сутки после обработки растений сравнительно небольшими концентрациями бутилацетата, в то же время увеличение содержания нативных бесфитольных форм происходило и через трое суток после обработки. Согласно данным статистической отчетности, за последние годы наблюдается резкое увеличение выбросов бутилацетата (бутилового эфира уксусной кислоты) в атмосферный воздух в результате деятельности отдельных промышленных предприятий Беларуси. Бутилацетат является одним из наиболее распространенных растворителей при получении и применении лакокрасочных материалов, он растворяет масла, жиры, хлоркаучуки, виниловые полимеры, эфиры целлюлозы и др.

Несмотря на то, что все использованные токсические соединения были гидрофобными, наиболее сильным деструктивным действием на содержание мембраносвязанных форм хлорофилловых пигментов в листьях овсяницы тростниковой обладал *o*-ксилол через одни сутки после попадания в листовые ткани.

На рис. 2–4 показано влияние различных групп органических соединений на активность хлорофиллазы и степень феофитинизации в ана-

логичных образцах овсяницы тростниковой. На осях ординат этих рисунков активность хлорофиллазы представлена как отношение содержания хлорофиллидов *a + b*, образовавшихся в результате действия хлорофиллазы, к общему содержанию хлорофиллов *a + b* (в %), а содержание феофитина *a* – как отношение содержания феофитина *a* к содержанию хлорофилла *a* (также в %). Следует отметить, что отщепление фитола от хлорофилла *a* и хлорофилла *b* – особый вопрос, обсуждаемый в литературе (Chen *et al.*, 2012), для ответа на который необходимо более точно определять содержание хлорофилла и хлорофиллида *b*, чем это сделано в нашей работе. Поэтому мы ограничиваемся при оценке активности хлорофиллазы ее суммарным действием на оба хлорофилла.

На рис. 2 более заметна обратная зависимость активности хлорофиллазы от продолжительности действия алканов, чего не скажешь о степени феофитинизации, несмотря на достаточно высокую устойчивость алканов, как было отмечено выше. Длина углеродной цепи (большая у гексана), возможно, имеет значение для феофитинизации, существенно более низкой после обработки гексаном. В целом, под действием алканов отщепление

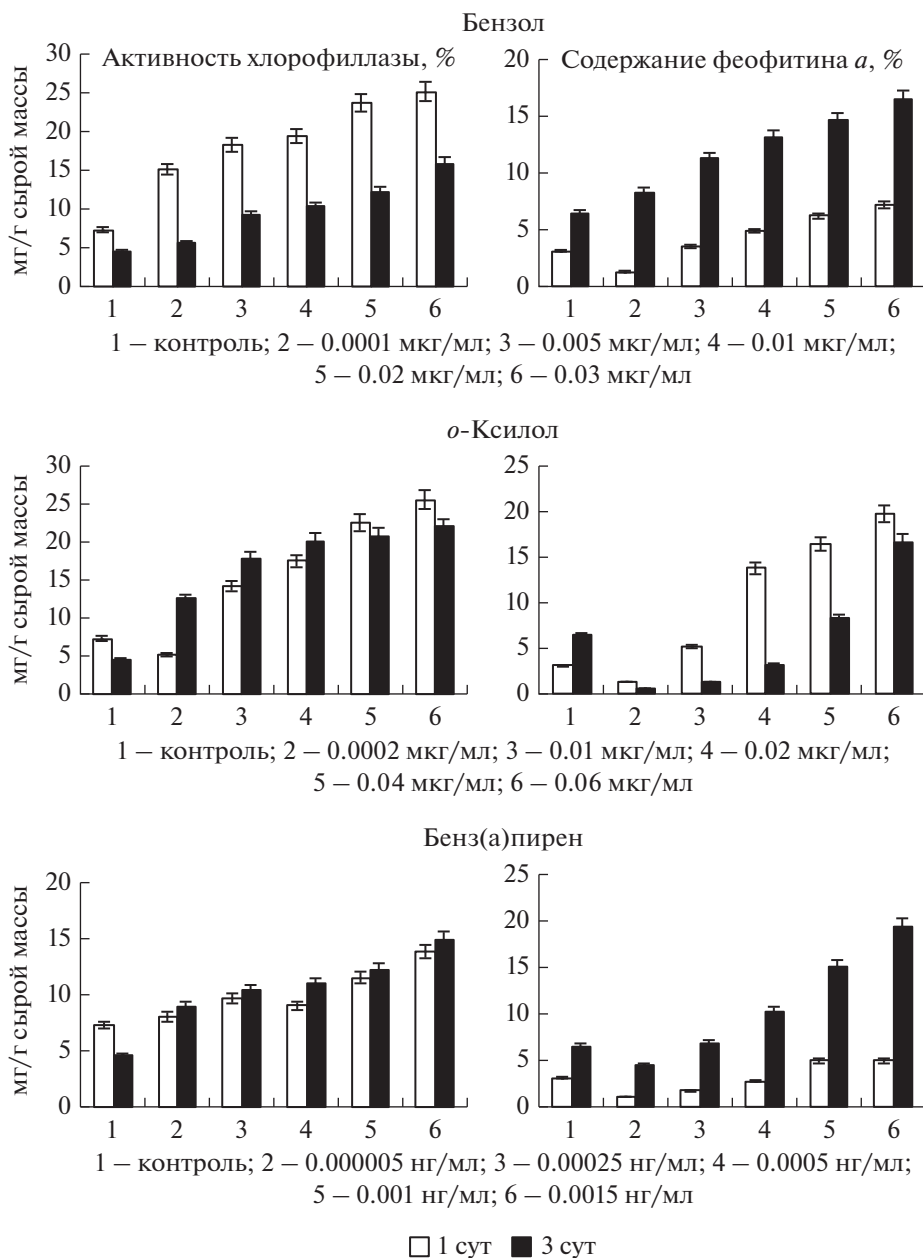


Рис. 3. Влияние ароматических углеводов на активность хлорофиллазы и степень феофитинизации хлорофилла *a* в листьях овсяницы тростниковой *F. arundinacea*.

фитола от молекулы хлорофилла происходило более активно по сравнению с процессом его феофитинизации в большинстве других вариантов опыта.

Результаты определения активности хлорофиллазы в эксперименте с бензолом (рис. 3) свидетельствуют о его более высокой активности как через одни, так и через три суток после обработки по сравнению с алканами. Отщепление фитола от молекул хлорофиллов под влиянием бензола происходило более интенсивно по сравнению с феофитинизацией хлорофилла *a*, особенно че-

рез одни сутки после обработки. Различия в действии бензола и *o*-ксилола, возможно, связаны с активными окислительными процессами последнего в боковой цепи.

Бенз(а)пирен, несмотря на сильное токсическое воздействие на живые организмы, в наших исследованиях был менее агрессивен, особенно спустя сутки, что особенно заметно отразилось на содержании феофитина *a* (рис. 3). Это можно было бы считать следствием его контакта с воздухом, приводящим к окислению бенз(а)пирена до хинонов и далее карбоновых кислот еще до мо-

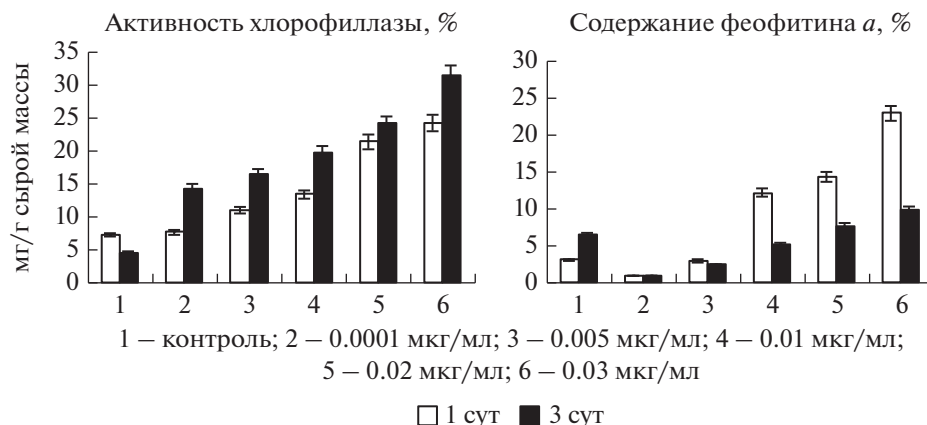


Рис. 4. Влияние сложного эфира (бутилацетата) на активность хлорофиллазы и степень феофитинизации хлорофилла *a* в листьях овсяницы тростниковой *F. arundinacea*.

мента попадания в растительную клетку. Однако совершенно неожиданно выглядит равномерный прирост содержания феофитина *a* через трое суток после обработки.

Известно, что, как и другие сложные эфиры, бутилацетат подвергается гидролизу с образованием карбоновой кислоты и спирта (уксусной кислоты и бутилового спирта). Несмотря на возможность закисления тканей в местах контакта с токсикантом, его влияние на фитолизацию практически отсутствовало, правда, при минимальных концентрациях (рис. 4). Активность хлорофиллазы была достаточно высокой, особенно через трое суток после обработки, что свидетельствует о наличии благоприятных условий для отщепления фитола от молекулы хлорофилла при воздействии бутилацетата.

Таким образом, наиболее интенсивное накопление феофитина *a* происходило в пробах, подверженных воздействию *o*-ксилола и бутилацетата через одни сутки после их попадания в листья, тогда как через трое суток в этих же пробах наблюдалась максимально высокая активность хлорофиллазы (рис. 2–4).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Прижизненное содержание бесфитольных пигментов (хлорофиллидов *a + b*) (данные, приведенные на рис. 1) является результатом действия хлорофиллазы и, возможно, отражает ингибирование фермента, ответственного за включение фитола, в результате чего молекулы хлорофиллидов *a* и *b* не могут использоваться в дальнейшем метаболизме хлорофилла. В таком случае, вполне вероятно, что суммарное содержание нативного хлорофиллида (ов) в ткани листа (при разделении фитольных и бесфитольных пигментов), должно быть выше, чем обнаруживаемое нами при определенной активности хлорофиллазы. Наблюдавшееся нами более низкое содержание нативных хлоро-

филлидов (*a + b*) по сравнению с количеством этого же пигмента, возникающего в результате действия хлорофиллазы, можно объяснить неоптимальными условиями для работы фермента при простой экстракции ацетоном. Расчет коэффициента корреляции между изменением содержания нативных бесфитольных пигментов и содержанием хлорофиллида, образующегося в результате хлорофиллазной реакции (табл. 1, левая колонка), указывает на наличие достаточно высокой положительной корреляции между обоими параметрами. Таким образом, участие хлорофиллазы в деструкции хлорофиллов *a* и *b* при действии токсических веществ, использованных в нашей работе, неоспоримо.

Данные, полученные нами, указывают также на участие в процессе разрушения хлорофилла *a* фермента, осуществляющего феофитинизацию. Из табл. 1 видно, что изменение содержания нативных бесфитольных пигментов для всех токси-

Таблица 1. Коэффициенты корреляции между различными формами хлорофилловых пигментов

Исследуемые соединения	Коэффициенты корреляции между формами Пигментов	
	нативные бесфитольные – хлорофиллазные бесфитольные	нативные бесфитольные – феофитин <i>a</i>
Пентан	0.72*	0.40
Гексан	0.56	-0.12
Бензол	0.20	0.62*
<i>o</i> -Ксилол	0.83*	0.20
Бенз(а)пирен	0.84*	0.25
Бутилацетат	0.90*	0.15

Примечание. * Обозначены достоверные коэффициенты корреляции при $t_{st} > t_{табл}$; $t_{табл} (9) = 2.3$ при $p \leq 0.05$.

Таблица 2. Коэффициенты корреляции между показателями активности хлорофиллазы и содержанием феофитина *a*

Исследуемые соединения	Коэффициенты корреляции
Пентан	-0.02
Гексан	-0.06
Бензол	-0.46
<i>o</i> -ксилол	-0.04
Бенз(а)пирен	0.32
Бутилацетат	-0.08

Таблица 3. Изменение активности хлорофиллазы и относительного содержания феофитина *a* в листьях овсяницы тростниковой *F. arundinacea* в различных техногенных зонах Гомеля в процессе вегетации

Место отбора проб	Время отбора проб	Активность хлорофиллазы, %	Содержание феофитина <i>a</i> , %
Контроль	Май	4.80 ± 0.20	3.95 ± 0.15
	Июль	4.85 ± 0.21	4.01 ± 0.19
	Сентябрь	6.15 ± 0.30	4.15 ± 0.17
ОАО "ГЗЛиН"	Май	10.05 ± 0.48*	5.48 ± 0.24*
	Июль	11.85 ± 0.50*	6.42 ± 0.30*
	Сентябрь	19.24 ± 0.95*	10.11 ± 0.48*
ТЭЦ-2	Май	8.00 ± 0.35*	2.40 ± 0.11*
	Июль	9.05 ± 0.42*	2.90 ± 0.10*
	Сентябрь	11.58 ± 0.51*	7.60 ± 0.35*

Примечание. * Обозначены достоверные коэффициенты при $t_{st} > t_{табл}$; $t_{табл} (9) = 2.3$ при $p \leq 0.05$.

кантов, за исключением бензола, не коррелировало с изменением содержания феофитина *a*. Положительная корреляция не обнаружена также при сравнении активности хлорофиллазы и степени феофитинизации (табл. 2). Отсутствие корреляции между активностью этих двух процессов указывает на высокую вероятность их независимого протекания.

Таким образом, разрушение мембраносвязанных молекул хлорофиллов *a* и *b* при действии на листья овсяницы тростниковой летучих органических соединений и бенз(а)пирена осуществляется в результате корреляционно не связанных процессов удаления фитола и атома магния, что отличает наблюдаемую нами картину от механизмов разрушения хлорофиллов при старении (Syvash, Zolotareva, 2017).

В табл. 3 показано изменение активности хлорофиллазы и относительного содержания феофитина *a* в листьях овсяницы в разных техногенных условиях г Гомеля. Совершенно очевидно, что самая неблагоприятная обстановка, тестируемая по деградации хлорофилла, обнаружена вблизи завода литья и нормалей, в выбросах которого в преобладающем количестве содержатся ксилолы и бутилацетат. Особенно выразительно выглядит изменение активности хлорофиллазы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами результаты показали, что эффективным тестом на разрушительное действие токсических органических соединений является активность хлорофиллазы и степень феофитинизации хлорофилла *a* на фоне изменений общего содержания мембраносвязанных пигментов. Впервые показано, что исследованное с этой целью растение овсяницы тростниковой может служить модельным объектом для определения степени токсичности практически любой органики. Используя различные концентрации токсических веществ и разные сроки их действия, можно прогнозировать интенсивность и продолжительность их влияния на растение и окружающую среду. Кроме того, прямые показатели деградации хлорофилла могут служить тревожным сигналом при оценке техногенной обстановки вблизи любых предприятий. В целом, полученные результаты создают научную основу для разработки метода индикации загрязнения атмосферного воздуха пентаном, гексаном, бензолом, *o*-ксилолом, бенз(а)пиреном и бутилацетатом с использованием травянистых растений. Представленные данные дополняют научные представления о влиянии органических загрязнителей на процессы де-

градации хлорофилла в растительных клетках, будут полезны в методическом плане при расширении диапазона исследуемых видов растений, проведении мониторинга и экологического зонирования загрязненных территорий, разработке рекомендаций по озеленению территорий и новых экологических нормативов допустимых техногенных нагрузок на экосистемы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверина Н.Г., Шалыго Н.В., Линник Н.Н. Изучение феофитинизации хлорофилла под действием хелаторов металлов пиридинового ряда // Физиология растений. 1991. Т. 38. Вып. 6. С. 1059–1065.
- Бандман А.Л., Воитенко Г.А., Волкова Н.В., Дикун П.П., Иванова В.А., Ивин Б.А., Каган Ю.С. Кротов Ю.А., Левина Е.Н., Минкина Н.А. и др. Вредные химические вещества. Углеводороды. Галогенпроизводные углеводородов. Ленинград: Химия, 1990. 732 с.
- Савицкая Л.С. Экологический анализ адаптивных механизмов растений в урбанизированной среде: Автореф. дис. канд. биол. наук. Петрозаводск: Вят. гос. с.-х. акад., 2015. 23 с.
- Сиваш А.А., Золотарева Е.К. Катаболизм хлорофилла в растениях // Вісник Харківського національного аграрного університету. 2013. Вип. 3(30). С. 6–17.
- Шалыго Н.В. Биосинтез хлорофилла и фотодинамические процессы в растениях. Минск: ИООО “Право и экономика”, 2004. 156 с.
- Фомішина Р.М., Сиваш О.О., Захарова Т.О., Золотарева О.К. Роль хлорофілази в адаптації рослин до умов освітлення // Ukr. Botan. J. 2009. V. 66. № 1. P. 94–102.
- Araújo R.P., Almeida A.A., Pereira L.S., Mangabeira P.A.O., Souza J.O., Pirovani C.P., Ahnert D., Baligar V.C. Photosynthetic, antioxidative, molecular and ultrastructural responses of young cacao plants to Cd toxicity in the soil // Ecotoxicology Environ. Safety. 2017. V. 144. P. 148–157.
- Arellano P., Tansey K., Balzera H., Boyd D. Detecting the effects of hydrocarbon pollution in the Amazon forest using hyperspectral satellite images // Environ. Pollution. 2015. V. 205. P. 225–239.
- Arkus K.A.J., Cahoon E.B., Jez J.M. Mechanistic analysis of wheat chlorophyllase // Arch. Biochem. Biophys. 2005. V. 438. P. 146–155.
- Büchert A.M., Civello P.M., MartínezBüchert G.A. Chlorophyllase versus pheophytinase as candidates for chlorophyll dephytylation during senescence of broccoli // J. Plant Physiology. 2011. V. 168. P. 337–343. <https://www.sciencedirect.com/science/journal/03088146>
- Chen M.C.M., Chao P.Y., Huang M.Y., Yang J.H., Yang Z.W., Lin K.H., Yang C.M. Chlorophyllase activity in green and non-green tissues of variegated plants // South African J. Botany. 2012. V. 81. P. 44–49. <https://www.sciencedirect.com/science/journal/03088146>
- Chen S.P., Wang S.Y., Huang M.Y., Lin K.H., Hua S.M., Lu H.H., Lai Y.C., Yang C.M. Physiological and molecular analyses of chlorophyllase in sweet potatoes with different-colored leaves // South African J. Botany. 2018. V. 114. P. 272–279. <https://www.sciencedirect.com/science/journal/03088146114>.
- Garty J., Tamir O., Levin T., Lehr H. The impact of UV-B and sulphur- or copper-containing solutions in acidic conditions on chlorophyll fluorescence in selected *Ramalina* species // Environ. Pollution. 2007. V. 145. P. 266–273.
- Harpaz-Saad S., Azoulay T., Arazi T., Ben-Yaakov E., Mett A., Shibolet Y.M. Chlorophyllase is a rate-limiting enzyme in chlorophyll catabolism and is post-translationally regulated // Plant Cell. 2007. V. 19. P. 1007–1022.
- Hoai T., Einav T., Gatic M., Esheld A., Wintersb G. Germination, physiological and biochemical responses of acacia seedlings (*Acacia raddiana* and *Acacia tortilis*) to petroleum contaminated soils? // Environ. Pollution. 2018. V. 234. P. 642–655.
- Петобayo O., Eissab F., Sakugawaa H. Negative effects of fluoranthene on the ecophysiology of tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill): Fluoranthene mists negatively affected tomato plants // Chemosphere. 2010. V. 78(7). P. 877–884.
- Jiaoac L., Dingac H., Wangac L., Zhouac Q., Huangb X. Bisphenol A effects on the chlorophyll contents in soybean at different growth stages? // Environ. Pollution. 2017. V. 223. P. 426–434.
- Kang Y.R., Park J., Jung S.K., Chang Y.H. Synthesis, characterization, and functional properties of chlorophylls, pheophytins, and Zn-pheophytins // Food Chemistry. 2018. V. 245. P. 943–950.
- Kreslavski V.D., Lankin A.V., Vasilyeva G.K., Luybimov V.Yu., Semenova G.N., Schmitt F.-J., Friedrich T., Allakhverdiev S.I. Effects of polyaromatic hydrocarbons on photosystem II activity in pea leaves // Plant Physiol. Biochem. 2014. V. 81. P. 135–142.
- Kreslavski V.D., Brestic M., Zharmukhamedov S.K., Lyubimov V.Yu., Lankin A.V., Jajoo A., Allakhverdiev S.V. Mechanisms of inhibitory effects of polycyclic aromatic hydrocarbons in photosynthetic primary processes in pea leaves and thylakoid preparations // Plant Biol. 2017. V. 19(5). P. 683–688.
- Kusmita L., Puspitaningrum I., Limantara L. Identification, isolation and antioxidant activity of pheophytin from green tea (*Camellia Sinensis* (L.) Kuntze) // Procedia Chemistry. 2015. V. 14. P. 232–238.
- Lambers J.W.J., Terpstra W. Inactivation of chlorophyllase by negatively charged plant membrane lipids // Bioch. Bioph. Acta. 1985. V. 831. P. 225–235.
- Malallaha G., Afzalb M., Gulshanb S., Abraham D., Kuriamb M., Dhamic M.S.I. Vicia faba as a bioindicator of oil pollution // Environ. Pollution. 1996. V. 92. P. 213–217.
- Popek R., Przybysz A., Gawrońska H., Klamkowski K., Gawroński S.W. Impact of particulate matter accumulation on the photosynthetic apparatus of roadside woody plants growing in the urban conditions // Ecotox. Environ. Safety. 2018. V. 163. P. 56–62.
- Mosaddegh M.H., Jafarian A., Ghasemi A., Mosaddegh A. Phytoremediation of benzene, toluene, ethylbenzene and xylene contaminated air by *D. deremensis* and *O. microdasys* plants // J. Environ. Health Sci. Eng. 2014. V. 12. P. 39–52.

- Radojevič M., Bashkin V.N. Practical Environmental Analysis. United Kingdom: Royal Society of Chemistry, 2006. 466 c.
- Rydzyski D., Piotrowicz Cieslak A.I., Grajek H., Michalczyk D.J. Chlorophyll degradation by tetracycline and cadmium in spinach (*Spinacia oleracea* L.) leaves // Intern. J. Environ. Sci. Technology. 2019. V. 16. P. 6301–6314.
- Sarah L., Honoura J., Nigel B., Trevor B., Ashendenc W., Neil J., Sally C., Powera A. Responses of herbaceous plants to urban air pollution: Effects on growth, phenology and leaf surface characteristics // Environ. Pollution. 2009. V. 157. P. 1279–1286.
- Sha Sha, Cheng M., Hu K., Zhang W., Yang Y., Xu Q. Toxic effects of Pb on *Spirodela polyrhiza* (L.): Subcellular distribution, chemical forms, morphological and physiological disorders // Ecotoxic. Environ. Safety. 2019. V. 181. P. 146–154.
- Shen Y., Li J., Gu R., Le Y., Zhan X., Xing B. Phenanthrene-triggered chlorosis is caused by elevated chlorophyll degradation and leaf moisture // Environ. Pollution. 2017. V. 220. P. 1311–1321.
- Singh G., Agnihotri R.K., Reshma R.S., Ahmad M. Effect of lead and nickel toxicity on chlorophyll and proline content of Urd (*Vigna mungo* L.) seedlings // Intern. J. Plant Physiol. Biochem. 2012. V. 4. P. 136–141.
- Singh S., Singh S., Ramachandran V., Eapen S. Copper tolerance and response of antioxidative enzymes in axenically grown *Brassica juncea* (L.) plants // Ecotoxic. Environ. Safety. 2010. V. 73. P. 1975–1981.
- Syvash O.O., Zolotareva O.K. Regulation of chlorophyll degradation in plant tissues // Biotechn. acta. 2017. V. 3. № 3. P. 20–30.
- Takamiya K.I., Nishimura M. Effect of chlorophyllase treatment on photooxidation of P700 in chloroplast fragments // Bioch. Bioph. Acta. 1972. V. 283. P. 115–123.

Degradation of Chlorophyll in the Leaves of Reed Fescue (*Festuca arundinacea*) under the Action of Volatile Organic Compounds and Benz(a)pyrene

E. G. Tulkova^{1, #}, G. E. Savchenko², and L. F. Kabashnikova²

¹ Gomel State Medical University, 5 Lange str., Gomel, 246000 Belarus

² Institute of Biophysics and Cell Engineering of the NAS of Belarus, Akademicheskaya, str. 27, Minsk, 220072 Belarus

[#]e-mail: tut-3@mail.ru

The pathways of degradation of chlorophyll *a* and *b* in the leaves of reed fescue (*Festuca arundinacea*) under the action of volatile organic compounds (pentane, hexane, benzene, *o*-xylene, butyl acetate) and benz(a)pyrene were studied. As markers of the destruction of chlorophyll *a* and *b*, we used the activity of chlorophyllase, which removes phytol, and the degree of pheophytinization of chlorophyll *a*. A dose-dependent decrease in the content of membrane-bound chlorophyll pigments was found as a result of the action of all used hydrocarbons, which was most pronounced with the action of *o*-xylene one day after treatment. The destruction of pigments containing phytol occurred both by pheophytinization and by dephytolization. There was no correlation between chlorophyllase activity and the degree of pheophytinization.

Keywords: chlorophyll, reed fescue, volatile organic compounds, benz(a)pyrene, chlorophyllase, pheophytin

УДК 597.828

ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ ПОСТМЕТАМОРФОЗНОГО РОСТА ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*Rana arvalis*) ИЗ МЕСТООБИТАНИЙ С КОРОТКИМ СЕЗОНОМ АКТИВНОСТИ

© 2022 г. С. М. Ляпков*, @, Д. В. Ибрагимова**, Н. В. Наконечный**

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Москва, 119991 Россия

**Институт естественных и технических наук бюджетного учреждения высшего образования ХМАО-Югры Сургутского государственного университета, Сургут, 628412 Россия

@E-mail: lyapkov@mail.ru

Поступила в редакцию 13.01.2021 г.

После доработки 13.03.2021 г.

Принята к публикации 13.03.2021 г.

Анализировали межпопуляционные и половые различия демографических характеристик и особенностей постметаморфозного роста остромордой лягушки из нескольких местообитаний в Ханты-Мансийском автономном округе – Югре (ХМАО) со сравнительно коротким (~3.5 мес.) сезоном активности. В трех из четырех популяций были выявлены более высокие средние значения возраста самок, но при этом половых различий по размерам не выявлено. Как самцы, так и самки всех популяций ХМАО характеризовались максимальной скоростью ежегодных приростов в промежутке между 1-й и 2-й зимовками; между 2-й и 3-й зимовками скорость приростов оставалась сравнительно высокой. По сравнению с популяциями Брянской, Московской и Кировской областей с более длительным сезоном активности (соответственно, 7, 6 и 5 мес.), популяции ХМАО характеризовались низкими ежегодными приростами, сравнительно небольшими средними значениями длины тела в каждом из возрастов и низкими среднепопуляционными значениями длины тела. Вместе с тем особенности возрастной динамики скорости приростов в популяциях ХМАО позволили выявить ранее не отмеченный в литературе эффект отбора против градиента условий среды, проявляющийся в том, что сравнительно высокая скорость ежегодных приростов сохраняется вплоть до 5-й зимовки.

Ключевые слова: возрастной состав, длина тела, постметаморфозный рост, половые различия, остромордая лягушка, ХМАО – Югра

DOI: 10.31857/S1026347022040096

Изменчивость характеристик жизненного цикла, направленная против градиента условий среды, представляет собой межпопуляционные фенотипические различия, проявление которых противоположно генетическим изменениям, формирующимся как адаптивный ответ в популяциях, расположенных вдоль данного градиента внешних условий (обзор см. Laugen *et al.*, 2003; Conover *et al.*, 2009). Уже сформированные адаптивные генетические изменения можно выявить только в полевых экспериментах с реципрокными межпопуляционными переносами особей или в одинаковых условиях лабораторных опытов (Beggs *et al.*, 1979). При изучении межпопуляционной изменчивости постметаморфозного роста амфибий существует, однако, еще один, косвенный способ выявления таких генетических изменений. Суть его в том, что используются данные не только по абсолютной величине ежегодных приростов после метаморфоза в течение каждого из последова-

тельных сезонов активности, но и по длительности сезона активности, т.е. времени, в течение которого происходят эти ежегодные приросты (Ищенко, 1999; Hjertquist *et al.*, 2012). Далее на основании этих данных получают оценки скорости ежегодных приростов (Ляпков и др., 2009). Наше предварительное исследование, проведенное на двух широкоареальных видах бурых лягушек Евразии, остромордой (*Rana arvalis*) и травяной (*Rana temporaria*), позволило выявить у них межпопуляционную изменчивость скорости таких ежегодных приростов (но не средневозрастных размеров). Эта изменчивость была направлена против градиента климатической температуры, обуславливающего различия в длительности сезонов активности местообитаний популяций, географически удаленных друг от друга (Ляпков и др., 2009). Однако в этой работе не были исследованы популяции из местообитаний с длительностью сезона активности, близкой к минимальной.

Такие данные были позднее получены нами для травяной лягушки: скорости приростов особей из популяций с предельно коротким сезоном активности были максимальны, т.е. соответствовали общей закономерности проявления изменчивости, направленной против градиента условий среды (Ляпков, 2019).

В результате исследования нами популяций остромордой лягушки в местообитаниях с коротким периодом активности (~3.5 мес.) в двух различных районах Ханты-Мансийского автономного округа – Югры (далее для краткости – ХМАО), было показано, что особи этих популяций характеризуются относительно небольшими размерами в каждом из возрастов и соответственно – низкими ежегодными приростами (Матковский и др., 2011; Ибрагимов, Ляпков, 2018). Была также выявлена слабая выраженность размерных различий между половозрелыми самками и самцами в этих популяциях ХМАО.

Позднее нами были исследованы другие популяции г. Сургу́та и вблизи него. В связи с этим, задачами данного исследования были: 1) определение возраста остромордых лягушек популяций ХМАО методом скелетохронологии, ретроспективная оценка длины тела и выявление особенностей их постметаморфозного роста (т.е. длины тела в каждом из возрастов и скорости ежегодных приростов) в условиях сильного ограничения продолжительности сезона активности; 2) выявление взаимосвязи половых различий по длине тела с абсолютной величиной ежегодных приростов и их скоростью в каждой из исследованных популяций; 3) сравнение по исследованным характеристикам популяций из городских местообитаний с сильной антропогенной нагрузкой с популяциями из местообитаний с относительно слабым антропогенным влиянием; 4) сравнение полученных результатов с ранее полученными нами данными по росту остромордых лягушек из популяций с более длительным сезоном активности из Брянской, Московской, и Кировской областей, а также с литературными данными.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили в местообитаниях нескольких популяций остромордой лягушки на территории ХМАО. Местообитание первой из городских популяций находилось в промышленной зоне г. Сургу́т (61°15'35" с.ш., 73°32'45" в.д.), вблизи плотины Сургутской ГРЭС-2. Местообитание второй городской популяции находилось в лесопарке (смешанный мелколиственно-хвойный лес и верховое болото, 61°14'38" с.ш., 73°25'06" в.д.), третьей – в пойме Оби (ивовые ветвиново-осоковые заливные луга, 61°14'04" с.ш., 73°25'44" в.д.).

Данные по всем этим городским популяциям, с сильной или средней антропогенной нагрузкой, были объединены (далее для краткости – Сургу́т). Контрольная популяция, антропогенная нагрузка в местообитании которой практически отсутствовала, находилась в 28 км северо-восточнее Сургу́та (далее для краткости – Контроль, 61°38'35" с.ш., 73°48'35" в.д.). Более подробное описание местообитаний популяций Сургу́та и Контроля приводилось ранее (Ибрагимов, Стариков, 2013). Отлов животных в местообитаниях этих популяций осуществляли с помощью ловчих цилиндров, с мая по сентябрь 2011 г., длительность сезона активности в местообитаниях данной популяции – 3.7 мес. Местообитание еще одной исследованной популяции, также характеризующееся низкой антропогенной нагрузкой, находилось в 50 км южнее Сургу́та, в окрестностях дер. Юган (далее для краткости – Юган, 60°52'41" с.ш., 73°41'20" в.д.). Это местообитание включает лесные и пойменные растительные сообщества, длительность сезона активности – также 3.7 мес. Сбор материала проводили в конце мая 2017 и 2018 гг., вручную, на суше в период миграций взрослых особей к нерестовым водоемам, а также в нерестовых водоемах. Кроме того, мы использовали наши данные по 3-м популяциям северной части ХМАО (далее – СеверХМАО). Возрастной и размерный состав этих трех популяций не различается достоверно между собой (подробнее – Матковский и др., 2011), поэтому мы объединили данные по ним в одну выборку. Длительность сезона активности в местообитаниях популяций СеверХМАО – 3.5 мес.

Постметаморфозный рост изучали с помощью данных по возрасту и рассчитанной длине тела неполовозрелых и взрослых остромордых лягушек исследованных популяций. У каждой особи измеряли длину тела и определяли возраст путем изготовления срезов середины диафиза голени, окрашенных гематоксилином Эрлиха. Для определения возраста и оценки темпов резорбции эндостальной кости были использованы также немногочисленные неполовозрелые особи. Основная проблема точного определения возраста состоит в оценке количества резорбированных линий останков роста (называемых иначе “линиями склеивания”), соответствующих первой и второй (реже) зимовкам (Nemelaag, 1985; Смирин, Макаров, 1987). Согласно проведенным измерениям, у особей популяций Сургу́та, Контроля и Югана диаметр линии склеивания, соответствующей первой зимовке, не превышал 0.87 мм, соответственно, при определении возраста мы принимали, что у особей с диаметром костномозговой полости более 0.87 мм произошла полная резорбция этой первой линии. Аналогичные данные (0.77 мм) были

использованы для определения количества особей с резорбированной первой линией склеивания популяции СеверХМАО.

Поскольку поперечные срезы голени обычно имеют форму, близкую к эллипсу (а не правильной окружности), величину внешнего диаметра поперечных срезов и каждой из линий склеивания определяли как полусумму минимального и максимального значения измеренных диаметров (подробнее – см. Смирина, 1983). Ретроспективную оценку длины тела проводили с помощью наиболее часто используемого уравнения Даля-Лео (Marunouchi *et al.*, 2000): $L_i = LD_i/D_{\text{внеш}}$, где L_i – рассчитанная длина тела в данном возрасте i , D_i – диаметр соответствующей линии склеивания, $D_{\text{внеш}}$ – внешний диаметр среза, измеренный у пойманной особи, L – длина тела пойманной особи. По рассчитанным длинам тела перед данной (L_{i+1}) и предыдущей (L_i) зимовками были вычислены ежегодные приросты: $L_{i+1} - L_i$, а по ним – скорость прироста за данный сезон: $V(i \rightarrow i+1) = (L_{i+1} - L_i)/t$, где t (мес.) – длительность сезона активности в местообитании данной популяции. Для сравнения с популяциями ХМАО, такие же расчеты были проведены с использованием наших неопубликованных данных по популяциям Брянской, Московской и Кировской областей, для которых длительность сезона активности составляла, соответственно, 7, 6 и 5 мес. Следует особо отметить, что необходимость использовать ретроспективную оценку длины тела объясняется тем, что, поскольку в популяциях ХМАО большинство особей становится половозрелыми не раньше чем после 3-й зимовки (см. раздел “Результаты”), рассчитанные значения позволяют оценить длину тела перед 1-й и 2-й зимовками по выборкам большего объема, в сравнении с многочисленными выборками неполовозрелых особей с измеренной длиной тела.

При статистической обработке материала применили двухфакторную схему дисперсионного анализа (факторы: “пол” и “популяция”, модель с фиксированными эффектами) и последующие множественные сравнения средних значений, с использованием пакета статистических программ STATISTICA 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Возрастной состав и качественные особенности постметаморфозного роста и структуры ростовых слоев

В популяции Юган относительно небольшая часть особей размножалась впервые уже после 3-й зимовки, остальные – после 4-й зимовки, а максимальный выявленный возраст составил 10 лет

(рис. 1). В остальных популяциях, т.е. СеверХМАО, Сургут и Контроль, в возрасте 3 лет размножалась большая доля особей, причем не только самцов, но и самок, и соответственно – меньшая доля 4-летних особей (рис. 1). В отличие от популяции Юган, максимальные значения возраста особей этих трех популяций были 7 лет (СеверХМАО) и 5 лет (Сургут и Контроль).

Линия склеивания, соответствующая первой зимовке, была полностью (или почти полностью, что исключало возможность измерения ее диаметров) резорбирована у 40.9% особей популяции Сургут, у 64.1% особей популяции Контроль, у 46.9% особей популяции Юган (рис. 2) и у 85.3% особей популяции СеверХМАО. Линия склеивания, соответствующая второй зимовке, была полностью резорбирована, у 5.1, у 20.5, у 3.1 и у 27.7% особей соответственно.

Межпопуляционные и половые различия по средним значениям возраста и длины тела

Сравнение исследованных популяций ХМАО в пределах одного пола выявило максимальные среднепопуляционные значения возраста (достоверно отличающиеся от всех других популяций) и у самок, и у самцов Югана, минимальные значения – и у самок, и самцов популяции Сургута (табл. 1).

Максимальной среднепопуляционной длиной тела характеризовались и самки, и самцы популяции Югана (все различия достоверные – см. табл. 1), что соответствовало максимальному значению их среднего возраста. В сравнении с двумя другими популяциями, самки популяций Сургута и Контроля характеризовались достоверно меньшими значениями средней длины тела и не различались между собой. Таким же соотношением среднепопуляционных размеров характеризовались самцы исследованных популяций (табл. 1).

Общей тенденцией половых различий во всех популяциях, кроме Контроля, были более высокие средние значения возраста самок (в популяции СеверХМАО – различия достоверные). В соответствии с выявленными различиями по возрасту, самки популяции СеверХМАО были немного (недостоверно) крупнее самцов, однако в остальных 3-х популяциях средняя длина тела самцов была несколько больше (также недостоверно), чем у самок.

Следует также отметить, что популяции из городских местообитаний Сургута с сильной антропогенной нагрузкой были наиболее сходны по средним значениям длины тела и возраста с ближайшей к ней загородной популяцией (Контроль) и все они (т.е. и Сургут, и Контроль) отличались от

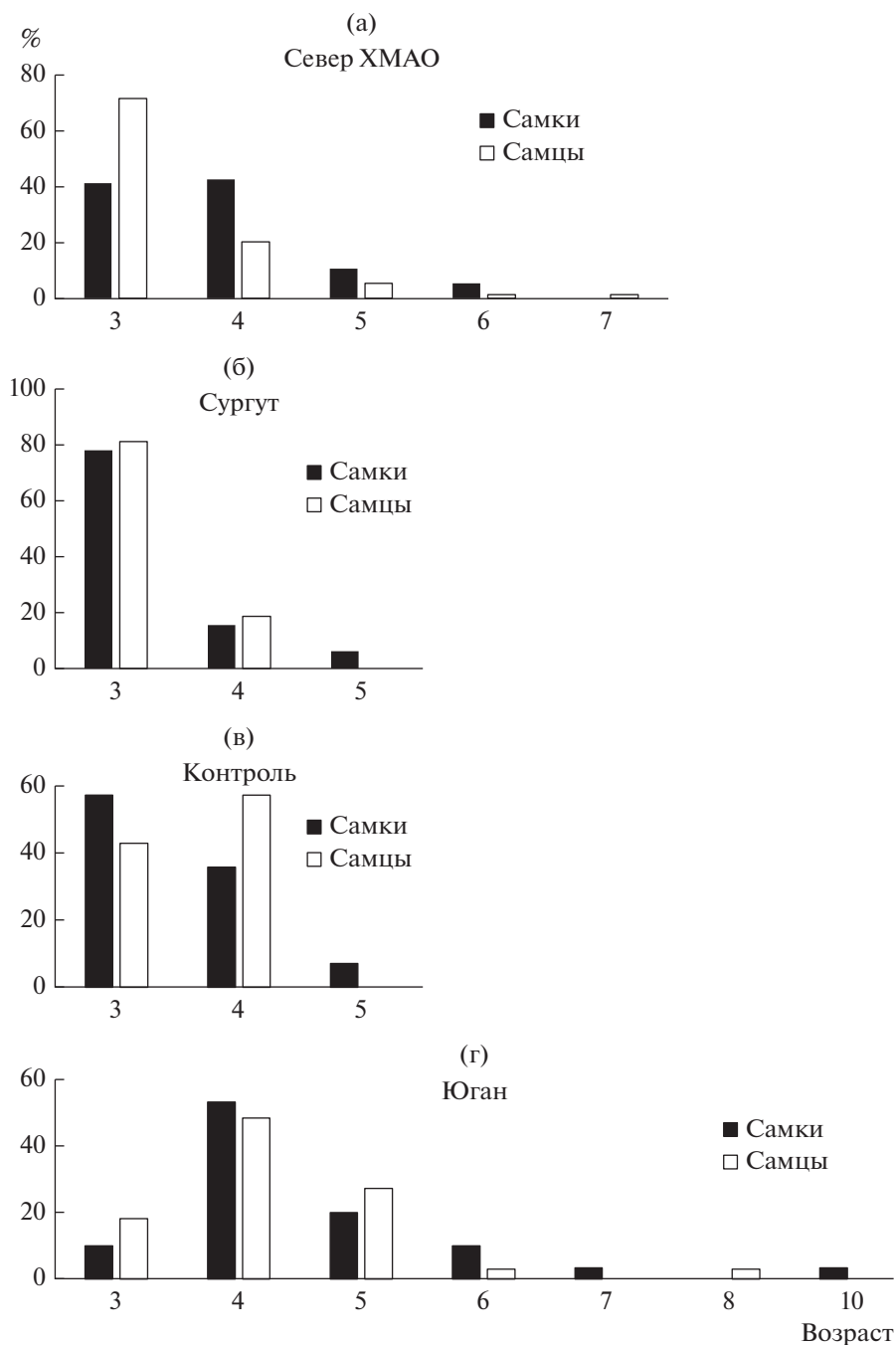


Рис. 1. Распределение (% , вертикальная ось) возрастов (горизонтальная ось) половозрелых особей исследованных популяций ХМАО. (а) – СеверХМАО, (б) – Сургут, (в) – Контроль, (г) – Юган.

пространственно удаленных от них популяций Югана и СеверХМАО.

Возрастная динамика длины тела и скорости ежегодных приростов

Согласно полученной ретроспективной оценке длины тела (табл. 2), особи популяции Юган характеризовались минимальными размерами

перед уходом в первую зимовку (у самцов – достоверно отличающимися от всех других популяций – см. табл. 2), а также перед 2-й зимовкой (у самок – достоверно отличающимися от всех других популяций – см. табл. 2). В дальнейшем их рост ускорялся, и перед 4-й зимовкой они были уже крупнее особей трех других популяций. При этом половых различий по средним размерам не было выявлено ни в одной из популяций и ни в

одном из возрастов (исключение — особи популяции Юган перед 1-й зимовкой — см. табл. 2).

И самцы, и самки каждой из четырех популяций ХМАО характеризовались максимальной скоростью ежегодных приростов в промежутке между 1-й и 2-й зимовками (рис. 3). Между 2-й и 3-й зимовками скорость приростов оставалась такой же высокой в популяции Юган и замедлялась — у остальных трех популяций. Между 3-й и 4-й зимовками скорость приростов в популяции Юган начинала замедляться, но оставалась выше, чем у остальных популяций. Такие особенности изменения скорости ежегодных приростов популяции Юган обусловили отмеченное выше преобладание в размерах особей этой популяции в возрасте 4 и 5 лет (табл. 2).

Половых различий по скорости приростов не было выявлено ни в одной из популяций и ни в одном из возрастов (единственное исключение — прирост между 2-й и 3-й зимовками в популяции СеверХМАО — рис. 3).

Отметим также, что популяции из городских местообитаний (Сургут) были наиболее сходны, как по средневозрастным значениям длины тела, так и по скорости ежегодных приростов и их возрастной динамике, с ближайшей к ней загородной популяцией (Контроль), и обе эти популяции существенно отличались от пространственно удаленной от них популяции Югана. Как уже отмечалось выше, такая же направленность межпопуляционных различий наблюдалась и по средним значениям длины тела и возраста. На этом основании можно сделать вывод, что на все рассмотренные демографические и ростовые характеристики наибольшее влияние оказывают пространственная разобщенность и соответствующие климатические различия, а не собственно антропогенная нагрузка.

По сравнению с популяциями Брянской, Московской (Звенигородская биостанция, далее для краткости — ЗБС) и Кировской областей, особи популяций ХМАО характеризовались сравнительно высокой средней скоростью ежегодных приростов в более широком диапазоне возрастов (рис. 3). В период между 1-й и 2-й зимовками высокой скоростью приростов характеризовались практически все исследованные популяции, независимо от длительности сезона активности. Однако уже в следующем теплом сезоне (между 2-й и 3-й зимовками) скорость приростов у особей популяции Брянской обл. становилась существенно ниже, чем годом раньше. Далее, между 3-й и 4-й зимовками, снижались также скорости прироста в двух более северных (чем популяция Брянской обл.) популяциях ЗБС и Кировской обл., в то время как темпы роста оставались сравнительно высокими у особей из всех 4 популяций ХМАО (за

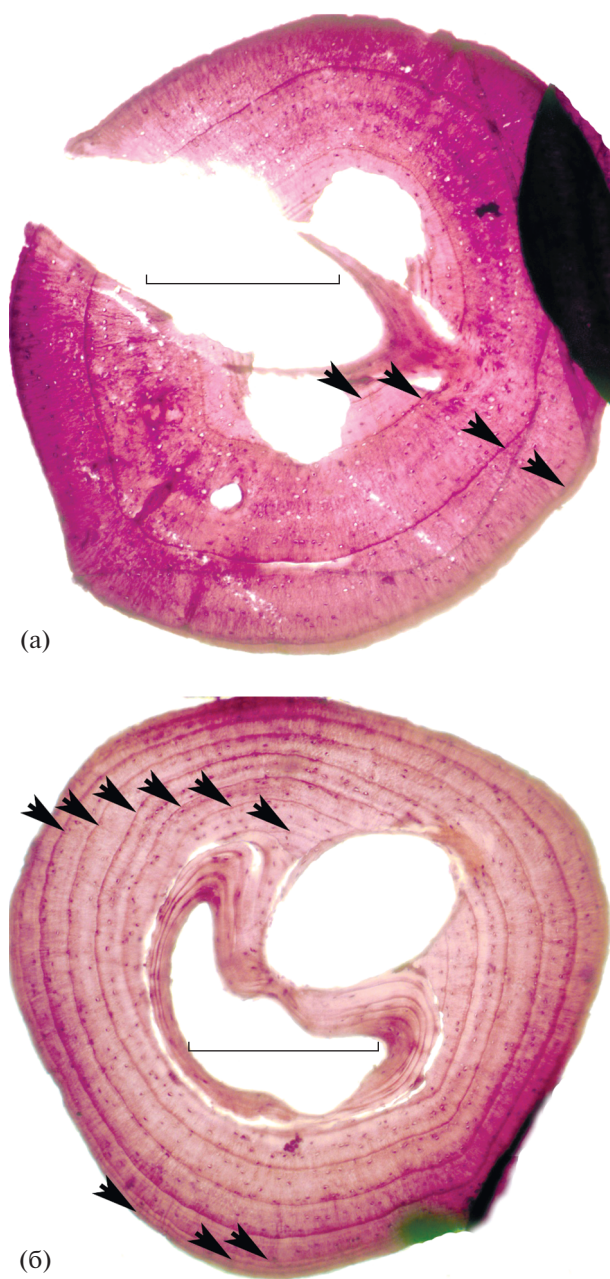


Рис. 2. Микрофотографии срезов голени половозрелых остромордых лягушек. Длина масштабной линейки 1 мм. (а) — Юган, самец, длина тела 54 мм, 5 зимовок; (б) — Юган, самка, длина тела 57 мм, 10 зимовок. Стрелки указывают на линии склеивания, соответствующие зимовкам. У обеих особей линия, соответствующая первой зимовке, резорбирована не полностью, а линия последней зимовки не отмечена, поскольку не отошла от наружного края среза.

одним исключением — самцы популяции Сургут). Наиболее вероятное объяснение выявленной возрастной динамики состоит в том, что в южных популяциях большинство особей (причем не только самцов, но и самок) достигает половозре-

Таблица 1. Средние значения длина тела (мм) и возраста у остромордой лягушки исследованных популяций ХМАО

Популяция	Пол	<i>n</i>	Возраст	Длина тела, мм
СеверХМАО (а)	♀	75	3.80	48.24
	♂	74	3.41	47.80
Сургут (б)	♀	32	3.28	45.21
	♂	48	3.19	46.27
Контроль (в)	♀	14	3.50	45.27
	♂	14	3.57	45.90
Юган (г)	♀	30	4.60	51.10
	♂	33	4.27	52.88

Примечание. Жирным шрифтом отмечены достоверные различия ($p < 0.05$) средних значений самок и самцов. Достоверные различия между популяциями (буквенные обозначения популяций – в левом столбце таблицы): возраст, самки: а–б, а–г, б–г, в–г; возраст, самцы: а–г, б–г, в–г; длина тела, самки: а–б, а–в, а–г, б–г, в–г.; длина тела, самцы: а–г, б–г, в–г.

Таблица 2. Рассчитанная длина тела (мм) в каждом из возрастов у остромордой лягушки исследованных популяций

Популяция		СеверХМАО(а)		Сургут (б)		Контроль (в)		Юган (г)	
возраст	пол	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
1	X	22.23	23.24	23.03	22.65	23.93	24.48	21.98	19.34
	<i>n</i>	10	3	68	73	13	9	19	14
	min	16.58	21.34	15.41	15.00	19.87	20.85	15.84	16.60
	max	24.82	24.19	29.37	28.38	27.23	29.96	27.51	23.00
2	X	33.17	33.24	33.27	32.92	33.98	34.75	30.96	31.17
	<i>n</i>	68	64	65	77	22	16	30	31
	min	23.83	22.31	23.10	19.85	24.68	29.61	21.43	23.41
	max	44.18	43.14	43.78	47.52	40.72	39.37	41.36	41.20
3	X	40.54	41.81	42.29	42.85	41.16	41.61	42.08	43.88
	<i>n</i>	72	73	21	29	11	13	30	33
	min	27.50	25.22	32.30	32.30	31.86	35.94	31.42	33.20
	max	55.00	53.77	50.78	52.36	47.98	46.46	51.72	52.00
4	X	46.67	46.97	48.24	49.79	47.40	46.51	49.16	52.06
	<i>n</i>	44	22	2	3	3	3	28	28
	min	36.77	39.87	46.97	48.41	45.40	40.70	40.51	46.61
	max	56.62	52.93	49.52	50.49	50.66	49.91	57.00	59.09
5	X	51.88	49.56	51.87				52.85	55.25
	<i>n</i>	13	6	2	0	0	0	9	11
	min	45.30	46.02	51.64				44.99	52.00
	max	57.07	52.13	52.10				58.00	62.00

Примечания. X – среднее, *n* – объем выборки, min – минимальное значение, max – максимальное значение. Жирным шрифтом отмечены достоверные различия ($p < 0.05$) средних значений самок и самцов. Достоверные ($p < 0.05$) различия между популяциями (буквенные обозначения популяций – в заголовке таблицы): возраст 1 год, самцы: а–г, б–г, в–г; возраст 2 года, самки: а–г, б–г, в–г; возраст 2 года, самцы: в–г; возраст 4 года, самки: а–г; возраст 4 года, самцы: а–г, в–г; возраст 5 лет, самцы: Юган-СеверХМАО.

лости и в дальнейшем растут существенно медленнее (поскольку ежегодно перераспределяет существенную долю ресурсов на размножение) уже перед 2-й зимовкой, в более северных популяциях — перед 3-й зимовкой, и только в популяциях ХМАО с самым коротким сезоном активности — перед 4-й зимовкой.

В отличие от популяций ХМАО, половые различия по скорости приростов между 1-й и 2-й и 2-й и 3-й зимовками были выявлены в большинстве более южных популяций (рис. 3). Во всех этих случаях самцы росли быстрее самок, что соответствует выявленной нами общей тенденции половых различий по величине ежегодных приростов, проявляющейся в том, что обычно самцы крупнее самок в каждом из возрастов (Ляпков и др., 2007).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Данные по скоростям ежегодных приростов у остромордой лягушки (кроме наших данных по нескольким популяциям — Ляпков и др., 2009) в литературе отсутствуют, и поэтому мы можем сравнивать популяции вида из разных регионов только по возрастной динамике размеров. Наиболее полный набор таких литературных данных содержится в нашем обзоре (Ляпков, 2013). Уточним, что представленные в обзоре средневозрастные значения длины тела — не ретроспективная оценка на основе “обратного расчисления”, а данные, полученные непосредственно измерением лягушек. Эта возрастная динамика размеров представляет собой итог возрастных динамик приростов, специфичных, как мы показали, для популяций из регионов, сильно различающихся между собой по длительности периода активности. Рекордно низкие средние значения длины тела в каждом из возрастов выявлены в крайней северной популяции вида на Ямале (Ishchenko, 2005). При сравнении с популяциями других регионов с более длительным сезоном активности, особи исследованных четырех популяций ХМАО также характеризовались сравнительно небольшими средними значениями длины тела в каждом из возрастов и среднепопуляционными значениями длины тела (см. Ляпков, 2013, табл. 3 и рис. 3 и 4). Сходство в средних размерах популяций ХМАО наблюдалось лишь с популяциями из местообитаний с длительностью сезона активности, близкой к максимальной (более 7 мес.) (Ляпков и др., 2010), что объясняется существенно более высоким вкладом в репродукцию южных популяций (Ляпков и др., 2008) и соответственно — сравнительно медленным ростом по достижении половой зрелости. Не исключено также, что в некоторых южных популяциях режим влажности не

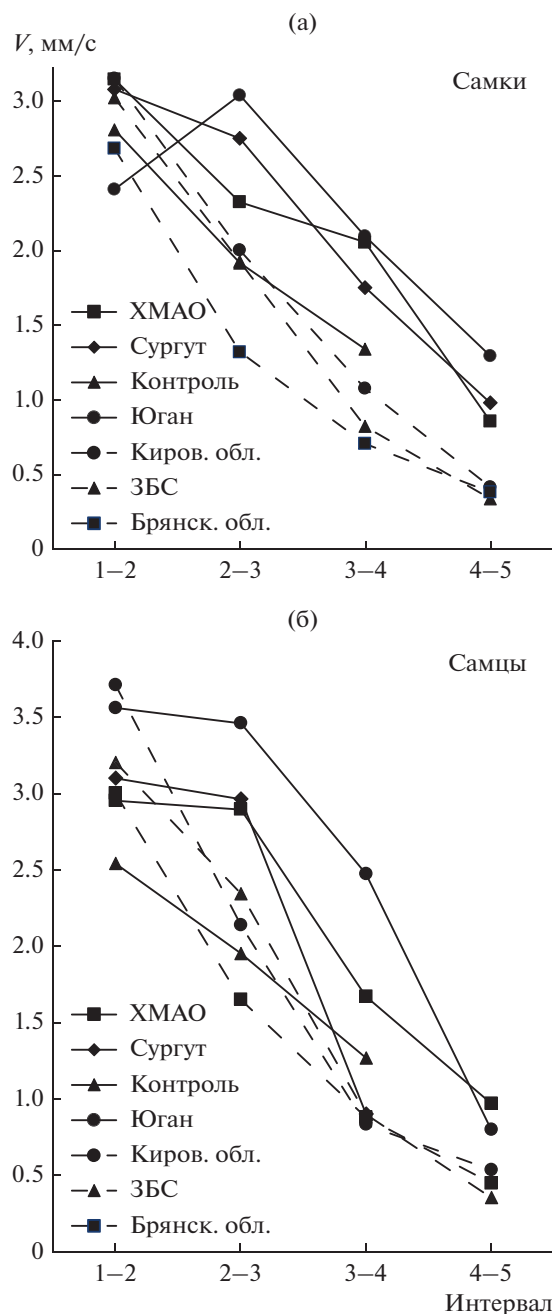


Рис. 3. Скорость ежегодных приростов (мм/мес.) в течение первых 4 лет жизни на суше после первой зимовки (1–2 — от выхода из 1-й зимовки до ухода во 2-ю зимовку, 2–3 — от выхода из 2-й зимовки до ухода в 3-ю зимовку, 3–4 — от выхода из 3-й зимовки до ухода в 4-ю зимовку, 4–5 — от выхода из 4-й зимовки до ухода в 5-ю зимовку) у остромордой лягушки исследованных популяций ХМАО, и из других, географически удаленных популяций с более длительным сезоном активности. (а) — самки; (б) — самцы. Примечания. Достоверные различия между самцами и самками выявлены: в интервале 1–2 — в популяциях Кировской обл., ЗБС и Брянской обл.; в интервале 2–3 — в популяциях СеверХМАО, Кировской обл. и ЗБС; в интервалах 3–4 и 4–5 достоверных различий между самцами и самками не выявлено. Достоверности различий между популяциями — см. табл. 3.

Таблица 3. Уровни значимости различий между среднепопуляционными значениями скорости ежегодных приростов (V) в течение первых 5 лет жизни на суше (1–2 – от выхода из 1-й зимовки до ухода во 2-ю зимовку, 2–3 – от выхода из 2-й зимовки до ухода в 3-ю зимовку, и т.д.)

Популяция	СеверХМАО	Сургут	Контроль	Юган	Киров. обл.	ЗБС	Брянск. обл.
V(1–2)							
СеверХМАО	×	0.803	0.301	0.015	0.982	0.618	0.061
Сургут	0.845	×	0.279	0.002	0.620	0.668	0.002
Контроль	0.612	0.141	×	0.164	0.146	0.346	0.580
Юган	0.437	0.136	0.020	×	0.000	0.002	0.153
Киров. обл.	0.309	0.002	0.001	0.611	×	0.207	0.000
ЗБС	0.735	0.558	0.065	0.207	0.001	×	0.000
Брянск. обл.	0.950	0.557	0.196	0.044	0.000	0.080	×
V(2–3)							
СеверХМАО	×	0.045	0.126	0.000	0.023	0.001	0.000
Сургут	0.794	×	0.006	0.212	0.000	0.000	0.000
Контроль	0.004	0.004	×	0.000	0.737	0.969	0.018
Юган	0.020	0.072	0.000	×	0.000	0.000	0.000
Киров. обл.	0.000	0.000	0.538	0.000	×	0.438	0.000
ЗБС	0.001	0.004	0.179	0.000	0.074	×	0.000
Брянск. обл.	0.000	0.000	0.303	0.000	0.000	0.000	×
V(3–4)							
СеверХМАО	×	0.465	0.036	0.768	0.000	0.000	0.000
Сургут	0.075	×	0.428	0.412	0.102	0.022	0.012
Контроль	0.351	0.520	×	0.030	0.439	0.119	0.064
Юган	0.000	0.000	0.005	×	0.000	0.000	0.000
Киров. обл.	0.000	0.870	0.298	0.000	×	0.012	0.004
ЗБС	0.000	0.997	0.365	0.000	0.588	×	0.242
Брянск. обл.	0.000	0.958	0.345	0.000	0.737	0.838	×
V(4–5)							
СеверХМАО	×	0.656		0.004	0.004	0.000	0.009
Сургут		×		0.262	0.047	0.015	0.045
Контроль			×				
Юган	0.388			×	0.000	0.000	0.000
Киров. обл.	0.057			0.188	×	0.521	0.852
ЗБС	0.000			0.001	0.285	×	0.777
Брянск. обл.	0.007			0.029	0.650	0.425	×

Примечание. Выше диагонали – самки, ниже диагонали – самцы.

является близким к оптимуму в течение всего сезона активности.

Кроме уменьшения величины ежегодных приростов при сильном сокращении длительности сезона активности, уменьшению среднепопуляционных размеров способствует также сравнительно высокая смертность (и прежде всего от неблагоприятных абиотических факторов), обуславливающая снижение доли старших возрастов среди половозрелых особей, что характерно, вероятно, для

многих популяций с коротким сезоном активности. Так, во всех исследованных нами популяциях ХМАО не были выявлены сравнительно высокие значения возраста, свойственные, например, некоторым горным популяциям вида (Алтай – до 17 зимовок и при этом сравнительно крупные размеры – Ishchenko, 1996).

Предложенное объяснение снижения среднепопуляционных размеров не противоречит выявленной нами компенсации сравнительно невы-

соких приростов в популяциях остромордой лягушки с коротким периодом активности. Эта компенсация не может быть полной, прежде всего — из-за необходимости направлять существенную долю ресурсов не на рост, а на запасание резервных веществ, необходимых для переживания длительной зимовки (обзор см. Берман и др., 2017, Берман, Булахова, 2019). Вероятно также, что при полном отсутствии такой компенсации все половозрелые особи популяций с коротким периодом активности были бы сравнительно мелкими, несмотря на более высокие среднепопуляционные значения возраста, чего не наблюдается в действительности (Ляпков, 2013, рис. 1 и 2).

Отдельно следует отметить отсутствие достоверных половых различий по размерам в каждой из исследованных популяций ХМАО. Несмотря на более высокие средние значения возраста самок (в популяции СеверХМАО — различия достоверные, см. табл. 1), самки и самцы достоверно не различались по длине тела, хотя в трех других популяциях сохранялась тенденция более крупных размеров самцов. Такие слабые половые различия в популяциях ХМАО соответствуют выявленной направленности половых различий по размерам (самцы крупнее, и в целом, и в каждом из возрастов) на большей части ареала, кроме регионов с самым коротким периодом активности (Ляпков, 2013).

Итак, наиболее очевидный эффект отбора против градиента условий среды — более высокая скорость приростов в одни и те же периоды у популяций из регионов с более коротким сезоном активности — выявлен при сравнении ряда популяций вида, местообитания которых охватывают широкий диапазон длительности сезона активности. Такие различия выявляются, например, при сравнении популяции Брянской обл. с более северной популяцией Кировской обл. (между 1-й и 2-й зимовками, а также между 2-й и 3-й зимовкой — рис. 3). При этом наблюдается большое сходство при сравнении средневозрастных значений длины тела, например, той же популяции Кировской обл. с другими популяциями вида из местообитаний со сходной длительностью сезона активности (Байтимилова, Вершинин, 2017). Другой, менее очевидный, но не менее важный для локальных адаптаций, эффект отбора против градиента условий среды проявляется в том, что в популяциях с наиболее коротким сезоном активности (в нашей работе — это популяции ХМАО — рис. 3), не происходит столь сильного, как в более южных популяциях, замедления скорости приростов между 2-й и 3-й, а также между 3-й и 4-й и между 4-й и 5-й зимовками. Такая динамика скорости приростов представляет собой частичную компенсацию сравнительно небольших размеров пе-

ред первой и следующими зимовками, обусловленных сравнительно коротким сезоном активности. Отметим, что нам не удалось найти в литературе других примеров такого эффекта отбора против градиента условий среды, по крайней мере среди эктотермных позвоночных. Известные случаи вторичного ускорения роста некоторых видов рыб (Alekseyev *et al.*, 2013, Fig. 4) объясняются миграцией из небольших рек в озера и переходом на питание более крупной добычей, причем такое ускорение роста происходит уже после достижения половой зрелости. Необходимо также отметить, что иногда авторы скелетохронологических исследований амфибий ошибочно интерпретируют границу эндоста и периоста или даже линии эндоста, расположенные близко друг к другу, в качестве нескольких первых линий склеивания периоста (Kumbar, Lad, 2017, Fig. 2C; Yilmaz *et al.*, 2005, Fig. 2). Этим объясняется случаи кажущегося нарушения закономерности быстрого роста от 1-й до 2-й зимовки и более медленного роста — в дальнейшем.

ВЫВОДЫ

1. Сильное ограничение постметаморфозного роста остромордой лягушки из популяций с наиболее коротким сезоном активности приводит к сравнительно небольшим размерам в конце каждого сезона роста и обычно — к низким средним значениям длины тела взрослых особей, а также к слабой выраженности половых различий по размерам.

2. Несмотря на сильную антропогенную нагрузку, городские популяции г. Сургута были наиболее сходны как по средним значениям длины тела и возраста, так и по скорости ежегодных приростов и их возрастной динамике с ближайшей к ним загородной популяцией и обе этих популяции отличались сильнее от других, пространственно удаленных от них, популяций ХМАО.

3. При сравнении популяций остромордой лягушки из ряда регионов, различающихся длительностью сезона активности, только в популяциях из местообитаний с наиболее коротким сезоном активности выявлен ранее не отмеченный в литературе эффект отбора против градиента условий среды, проявляющийся в том, что сравнительно высокая скорость ежегодных приростов сохраняется вплоть до 5-й зимовки.

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 16-04-01771) и в рамках госзадания (Ч. 2 № ЦИТИС АААА-А16-116021660031-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Байтимилова Е.А., Вершинин В.Л. Межпопуляционная изменчивость темпов роста и полового созревания самцов остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) // Сибир. экол. журн. 2017. Т. 24. № 1. С. 12–20.
- Берман Д.И., Булахова Н.А. Граница на заморе, или Что не пускает травяную лягушку из Европы в Азию? // Природа. 2019. № 7. С. 12–26.
- Берман Д.И., Булахова Н.А., Мещерякова Е.Н. Адаптивные стратегии бурых лягушек (Amphibia, Anura, *Rana*) в отношении зимних температур на севере Палеарктики // Зоол. журн. 2017. Т. 96. № 11. С. 1392–1403.
- Ибрагимова Д.В., Лялков С.М. Демографические характеристики и морфометрические признаки остромордой лягушки (*Rana arvalis*) трансформированного местобитания (Ханты-Мансийский автономный округ – Югра) // Зоол. журн. 2018. Т. 97. № 2. С. 181–189.
- Ибрагимова Д.В., Стариков В.П. Амфибии в экосистемах города Сургута: проблема оптимизации городской среды. Сургут: Изд-во ООО “Библиографика”, 2013. 166 с.
- Ищенко В.Г. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий. Дис. ... докт. биол. наук. СПб: Зоол. ин-т РАН, 1999. 66 с.
- Лялков С.М. Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у остромордой лягушки: формирование и закономерности проявления // Праці Українського герпетологічного товариства. 2013. № 4. С. 64–86.
- Лялков С.М., Возрастной состав и особенности постметаморфозного роста травяной лягушки (*Rana temporaria*) из популяций с экстремально коротким сезоном активности // “Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки”. 2019. № 1. С. 96–104.
- Лялков С.М., Корнилова М.Б., Марченковская А.А., Мисюра А.Н., Гассо В.Я. Особенности возрастного состава, размерных половых различий и репродуктивных характеристик у остромордой лягушки в южной части ареала // Герпетол. исслед. в Казахстане и сопредельных странах: Алматы, 2010. С. 150–165.
- Лялков С.М., Корнилова М.Б., И.А. Сербинова, Корзун Е.В., Новицкий Р.В. Формирование направленной географической изменчивости особенностей жизненного цикла бурых лягушек // Совр. герпетология. 2009. Т. 9. № 3/4. С. 103–121.
- Лялков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., Половые различия темпов роста и выживаемости у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) после завершения метаморфоза // Зоол. журн. 2007. Т. 86. № 4. С. 475–491.
- Лялков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. Географическая изменчивость как результат различия в темпах эволюции признаков с широкой и узкой нормой реакции у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69. № 1. С. 25–43.
- Матковский А.В., Лялков С.М., Стариков В.П. Темпы постметаморфозного роста и возрастной состав популяций остромордой лягушки вблизи северной границы ареала по данным скелетохронологии // Совр. герпетология. 2011. Т. 11. № 3/4. С. 143–156.
- Смирин Э.М. Прижизненное определение возраста и ретроспективная оценка размеров тела серой жабы (*Bufo bufo*) // Зоол. журн. 1983. Т. 62. № 3. С. 437–444.
- Смирин Э.М., Макаров А.Н. Об установлении соответствия числа слоев в трубчатых костях у амфибий возрасту особей // Зоол. журн. 1987. Т. 66. № 4. С. 599–603.
- Alekseyev S.S., Gordeeva N.V., Samusenok V.P., Matveev A.N., Andreev R.S., Yur'ev A.L., Smirina E.M. Extant and extinct forms of arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from the Leprindo lake system (Transbaikalia): differentiation in life history, morphology, and genetics // J. Ichthyology. 2013. V. 53. № 10. 792–803.
- Berven K.A., Gill D.E., Smith-Gill S.J. Countergradient selection in the green frog, *Rana clamitans* // Evolution. 1979. V. 33. № 2. P. 609–623.
- Conover D., Duffy T., Hice L. The covariance between genetic and environmental influences across ecological gradients // Ann. N.Y. Acad. Sci. 2009. V. 1168. P. 100–129.
- Hemelaar A.S.M. An improved method to estimate the number of year rings resorbed in phalanges of *Bufo bufo* (L.) and its application to populations from different latitudes and altitudes // Amphibia-Reptilia. 1985. V. 6. P. 323–341.
- Hjernquist M.B., Soderman F., Jonsson K.I., Herczeg G., Laurila A., Merilä J. Seasonality determines patterns of growth and age structure over a geographic gradient in an ectothermic vertebrate // Oecologia. 2012. V. 170. № 3. P. 641–649.
- Ishchenko V.G. Problems of demography and declining populations of some Euroasiatic brown frogs // Russ. J. Herp. 1996. V. 3. № 2. P. 143–151.
- Ishchenko V.G. Growth of brown frogs of fauna of Russia: some problems of study of growth in amphibians // Russ. J. Herpetol. 2005. V. 12. Suppl. P. 153–157.
- Kumbar S.M., Lad S.B. Determination of age and longevity of road mortal Indian common toad *Duttaphrynus melanostictus* by skeletochronology. // Rus. J. Herpetology. 2017. V. 24. № 3. P. 217–222.
- Laugen A.T., Laurila A., Rasanen K., Merila J. Latitudinal countergradient variation in the common frog (*Rana temporaria*) development rates – evidence for local adaptation // J. Evol. Biol. 2003. V. 16. P. 996–1005.
- Marunouchi J., Kusano T., Ueda H. Validity of back-calculation methods of body size from phalangeal bones: an assessment using data for *Rana japonica* // Curr. Herpetology. 2000. V. 19. P. 81–89.
- Yilmaz N., Kutrup B., Çobanoğlu Ü., Özorun Y. Age determination and some growth parameters of a *Rana ridibunda* population in Turkey // Acta Zool. Acad. Scient. Hungaricae. 2005. V. 51. № 1. P. 67–74.

Age Composition and Postmetamorphic Growth Characteristics of Moor Frog (*Rana arvalis*) from Habitats with Short Activity Season

S. M. Lyapkov^{1, #}, D. V. Ibragimova², and N. V. Nakonechnyi²

¹ Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Moscow, 119991 Russia

² Institute of Natural and Technical Sciences of Khanty-Mansy Avtonomy Region – Yugra, Surgut State University, Surgut, 628412 Russia

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

The between-population and sexual differences in demographic and postmetamorphic growth characteristics were studied in *Rana arvalis* from several habitats of Khanty-Mansy Avtonomny Okrug – Yugra (KhMAO) with relatively short (about 3.5 months) activity season. Skeletochronology was used for age determination. Annual size increments and its rates were determined on the base of back-calculated body length at each age. In three of four populations, the higher average age in females but not significant sexual differences in average body length were revealed. In both males and females of all studied KhMAO populations, the rate of annual size increment between 1st and 2nd wintering was maximal. The rate of annual size increment between 2nd and 3rd wintering was kept relatively high. In comparison with *R. arvalis* populations of Bryansk, Moscow and Kirov regions with longer activity season (7, 6, and 5 months, respectively), frogs from KhMAO populations had relatively small average body length at each age and low population averages of body length. At the same time, the character of between-age dynamics in rate of size increments of KhMAO populations enabled to reveal yet not mentioned in literature effects of counter-gradient selection. These effects represent the maintenance of relatively high rate of annual increments up to 5th wintering, in *R. arvalis* from KhMAO populations with short activity season.

Keywords: age composition, body length, postmetamorphic growth, sexual differences, *Rana arvalis*, KhMAO – Yugra

УДК 598.112.3

АНАЛИЗ УРОТОМИИ И РЕГЕНЕРАЦИИ У АГАМОВЫХ ЯЩЕРИЦ РОДА *Mantheyus* (REPTILIA: SAURIA: AGAMIDAE: DRACONINAE) С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕТОДОВ РЕНТГЕНОСКОПИИ И КОМПЬЮТЕРНОЙ МИКРОТОМОГРАФИИ

© 2022 г. Н. Б. Ананьева*, @, Д. А. Гордеев**, ***, Тао Тьен Нгуйен****, Н. Л. Орлов*

*Зоологический институт РАН, Университетская наб. 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

**Волгоградский государственный университет, просп. Университетский, 100, Волгоград, 400062 Россия

***Волгоградский филиал ФГБНУ «ВНИРО», ул. Пугачевская 1, Волгоград, 400001 Россия

****Вьетнамский национальный музей природы и институт геномных исследований, Вьетнамская академия наук и технологий, Ханой Вьетнам

@E-mail: nananjeva09@gmail.com

Поступила в редакцию 11.01.2022 г.

После доработки 26.01.2022 г.

Принята к публикации 07.02.2022 г.

Представлен анализ проявлений и комбинаций уротомии и регенерации в хвостовом отделе позвоночника агамовых ящериц подсемейства *Draconinae* (Fitzinger, 1826). В связи с особым положением в системе этого подсемейства описаны результаты анализа этих явлений у агам — мантейусов рода *Mantheyus* Ananjeva et Stuart, 2001. Исследованы серийные материалы, хранящиеся в различных музеях мира. Используются методы рентгеноскопии и компьютерной микротомографии с привлечением данных по скелетной морфологии из электронного ресурса MorphoSource. Обсуждаются проявления уротомии и регенерации агамовых ящериц в филогенетическом и экологическом контекстах.

Ключевые слова: уротомия, специализированная псевдоавтотомия, агамовые ящерицы, *Mantheyus*, *Draconinae*

DOI: 10.31857/S1026347022040035

В настоящее время происходят принципиальные изменения в представлениях о происхождении и родственных связях клад чешуйчатых пресмыкающихся, методологически и методически обогащенных широким применением интегративного молекулярно-генетического и геномного подхода и беспрецедентного по разнообразию и представительству изученного материала (Gauthier *et al.*, 2012, Pyron *et al.*, 2013; Zheng, Wiens, 2016; Ananjeva, 2019). Полученные в результате этих исследований заключения нередко противоречат выводам, основанным на морфологических данных. Важно отметить, что внутри многих клад, очерченных ранее в “морфологических” деревьях, тем не менее, сохраняются те же паттерны филогенетических взаимоотношений. Подтверждена монофилия агамовых ящериц и отдельных эволюционных линий, рассматриваемых в системе акродонтных ящериц в статусе подсемейств: *Agaminae*, *Amphibolurinae*, *Draconinae*, *Hydrosaurinae*, *Leiolepidinae*, *Uromastycinae* (Macey *et al.*, 2000;

Ananjeva, 2004; Pyron *et al.*, 2013; Grismer *et al.*, 2016).

Подсемейство *Draconinae* — наиболее обширное подсемейство по числу родов (более 30) и видов (254 из общего числа 551) агам (Uetz *et al.*, 2022), ведущих преимущественно древесный и полудревесный образ жизни. Среди этих агам Юго-Восточной Азии есть как роды, включающие от одного до трех видов ящериц, например, *Aphaniotis* (Peters, 1864), *Cophotis* (Peters, 1861) и *Salea* (Gray, 1845), так и более разнообразные по видовому составу, в том числе *Draco* (Linnaeus, 1758), *Gonocephalus* (Kaup, 1825) и *Diploderma* (Hallowell, 1861). Для подавляющего большинства представителей *Draconinae* характерно развитие кожных рецепторов с волоском, отсутствие бедренных пор и различные комбинации развития механизмов автотомии и регенерации хвоста (Ананьева, 2004; Ananjeva *et al.*, 2021).

Особое положение занимает монотипический род *Mantheyus* (Ananjeva et Stuart, 2001), представленный одним видом дневных агам, относимых

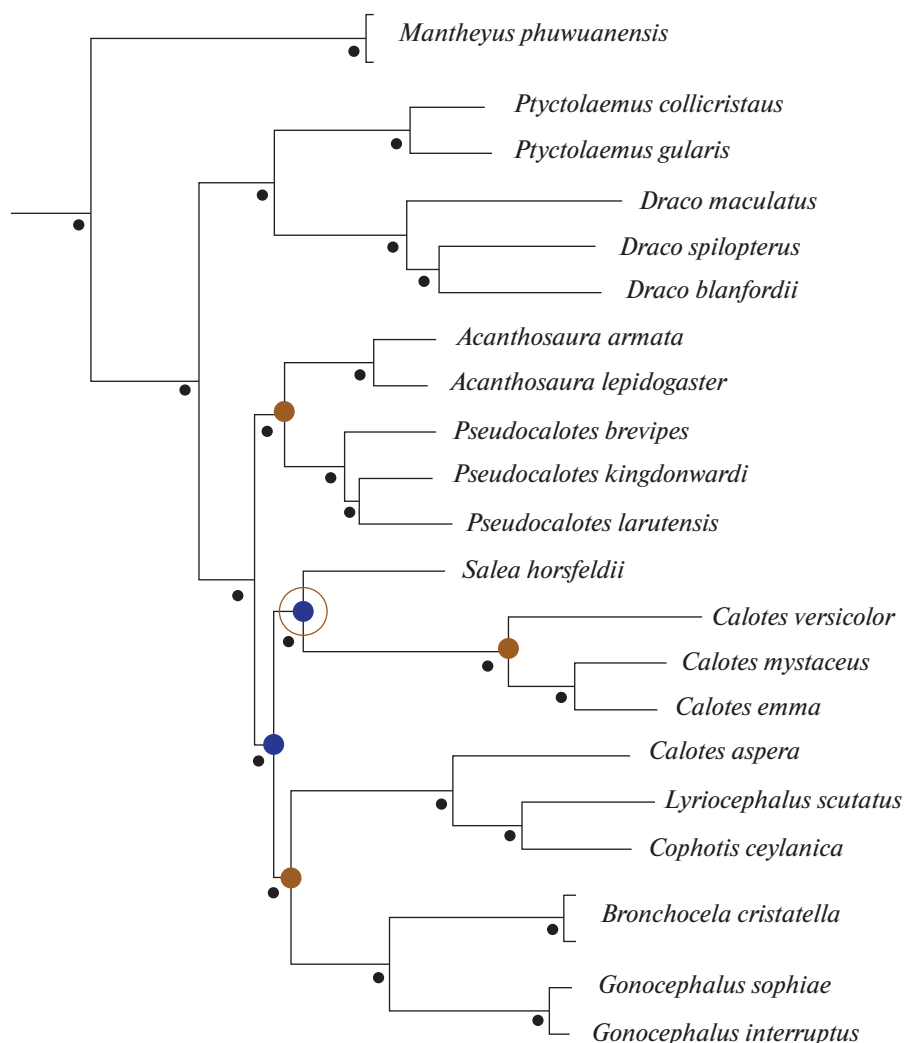


Рис. 1. Положение рода *Mantheyus* на филогенетическом древе агамовых ящериц Южной и Юго-Восточной Азии подсемейства *Draconinae* на основе молекулярно-генетического анализа (из Grismer *et al.*, 2016, с изменениями).

ранее к роду ассамских агам *Ptyctolaemus* (Peters, 1864), который отличается от остальных представителей этой эволюционной линии уникальной комбинацией наличия бедренных пор и кожных органов чувств, снабженных волоском. Эти ящерицы встречаются в горных тропических лесах на северо-востоке Таиланда и востоке Лаоса. Молекулярно-филогенетический анализ собственно драконин подтвердил гипотезу Мэйси с соавт. (Macey *et al.*, 2000) об эволюционных линиях внутри акродонтных чешуйчатых рептилий, а также особое положение клады *Mantheyus* (рис. 1), которая с высокой достоверностью представляет собой сестринскую группу по отношению ко всем остальным представителям подсемейства (Schulte *et al.*, 2004; Pyron *et al.*, 2013; Grismer *et al.*, 2016).

В связи с особым положением в системе агамовых ящериц специальной целью настоящего исследования стал анализ уротомии и морфоло-

гии регенератов хвоста агамовых ящериц рода *Mantheyus* (Ananjeva *et al.*, 2001) с использованием методов рентгеноскопии и компьютерной микрофотографии на основе собственного исследования и с привлечением данных по скелетной морфологии из электронного ресурса MorphoSource.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для данного исследования использовали экземпляры агамовых ящериц рода *Mantheyus* Ananjeva and Stuart, 2001, хранящиеся в пяти музеях мира (табл. 1). 3D реконструкция скелета *Mantheyus phuwuanensis*, полученная на основе компьютерной томографии, любезно предоставлена Дэвидом Блэкберном и хранится в репозитории MorphoSource (<https://www.morphosource.org/concern/media/000039730?locale=en>). Визуализа-

Таблица 1. Объем анализируемого коллекционного материала

№ п/п	Коллекции	Сокращенное название (акроним) музея	Инвентарные номера	Число экземпляров в серии
1.	Музей естественной истории (Берлин, ФРГ) The Natural History Museum (Museum für Naturkunde)	ZMB	49040 (голотип); 49041 (паратип); 59043; 59044; 59045; 59817; 59818; 59819; 59820; 64455; 64456; 64457; 64458; 83451	14
2.	Филдовский музей естественной истории (Чикаго, США) Field Museum of Natural History	FMNH	255493; 255494; 255495	3
3.	Музей зоологии Университета Киото (Киото, Япония) The Kyoto University Museum	KUZR	40 220; 40 221; 40 222; 40 223; 40 224; 40 225; 40 226; 40 227; 40 228; 40 229; 40 353; 40 355; 40 356; 40 365; 40 366; 40 367; 40 424; 40 425	18
4.	Зоологический институт РАН, (Санкт-Петербург, РФ)	ZISP	30 558; 30 559; 30 560; 30 629	4
5.	Музей естественной истории Северной Каролины (Роли, США) North Carolina Museum of Natural Sciences	NCSM	77 720	1
Σ				40

цию, анализ и перевод 3D изображения в 2D осуществляли в программе Blender 2.93.

Полученные нами ранее (Ananjeva *et al.*, 2021) серии снимков доступны в MorphoSource (<https://www.morphosource.org/concern/media/000376011?locale=en>).

При морфологическом исследовании коллекционных экземпляров использованы стандартные промеры: длина тела от кончика морды до анального отверстия (SVL) и длина хвоста (Lcd). Проведены промеры интактных хвостов, а в случаях проявлений специализированной псевдоатомии и регенерации – отдельные измерения нерегенерированных участков и регенератов: Lcd-nonreg. + Lcd-reg с использованием электронного штангенциркуля с точностью до 0.1. мм.

Рентгенографические исследования и фотосъемку проводили на оборудовании Зоологического института РАН.

Сокращенные названия (акронимы) музеев и институтов, где хранятся коллекционные материалы: Музей естественной истории, The Natural History Museum (Museum für Naturkunde) (ZMB); Вьетнамский национальный музей природы, National Museum of Nature, Vietnam Academy of Science and Technology, Hanoi (NMN), Зоологическая коллекция музея университета Киото, Zoo-

logical Collection, The Kyoto University Museum (KUZR); Филдовский музей естественной истории, Field Museum of Natural History (FMNH); Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург (ZISP). Музей естественной истории Северной Каролины (Роли, США), North Carolina Museum of Natural Sciences (NCSM).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Каудальная автотомия характерна для большинства семейств чешуйчатых рептилий (Arnold, 1984, 1988; Savage, Slowinski, 1996; Bowen, 2004; Costa *et al.*, 2014; Crnobrija-Isalović *et al.*, 2016). Она более обычна в форме интравертебральной автотомии, когда разрыв происходит через тело позвонка. Такой вариант автотомии характерен для отряда Rhynchocephalia, а также семейств Scincidae, Cordylidae, Teiidae, Xantusiidae, Anguinae, Lacertidae, некоторых Iguanidae и большинства Gekkota. Реже встречается интервертебральная (межпозвонковая) автотомия, при которой разрыв хвоста происходит между соседними позвонками. Она достоверно отмечена у ящериц семейства Agamidae, а также у некоторых змей, в основном, семейств Colubridae и Lamprophiidae. У змей автотомия не сопровождается последующей регенерацией. В образовании регенерата после утра-

ты исходной части хвоста важную роль играет иннервация. Экспериментально установлено (Belairs, Bryant, 1985), что запуск регенерационных процессов или образование дополнительной ветви хвоста (в случае бифуркации) происходит при нарушении эпендимы, тогда как другие повреждения не вызывают подобного эффекта. Эти наблюдения подтверждают успешные опыты по стимуляции регенерационного процесса конечности *Lacerta agilis* (отсутствует в норме) методом дополнительной иннервации (Кудкоцев, 1962).

Согласно предложенной Сэвиджем и Словинским терминологии (Savage, Slowinski, 1996; Costa et al., 2014), различаются уротомия (любой тип, как интер-, так и интравертебральный), собственно автотомия, к которой авторы относят только интравертебральный тип разлома с последующей регенерацией утраченной части, а также псевдоавтотомия (межпозвоночный неспонтанный тип разломов хвоста без регенерации). В классификации агамовые ящерицы не отнесены ни к одной из выше названных категорий, они заняли неопределенное положение “промежуточного состояния” (“intermediate condition” – Savage, Slowinski, 1996). В данной работе мы будем следовать указанной терминологии с небольшими изменениями. Под специализированной псевдоавтотомией, свойственной многим агамам (*Laudakia* Gray, 1845, *Paralaudakia* Baig, Wagner, Ananjeva, Böhme, 2012 и др.), мы будем понимать неспонтанный способ отбрасывания хвоста, отмеченный с высокой частотой в природных популяциях, за которой может следовать регенерация нового придатка. Под неспециализированной псевдоавтотомией мы будем понимать потерю хвоста механическим способом. Тем не менее, накопление сведений о способах потери хвоста, особенностях морфологии интактных хвостов и регенератов, вариации способности к образованию регенерата приводит к необходимости пересмотра имеющейся терминологии.

Ранее проведенный нами анализ частот автотомии агамовых ящериц различных подсемейств по собственным и литературным данным показал значительно более слабую изученность этого явления в подсемействе драконин, тогда как для представителей номинативного подсемейства различные аспекты автономии и регенерации достаточно хорошо отражены в публикациях (Gordeev et al., 2020; Ananjeva et al., 2021). Арнольд (Arnold, 1984) указывает автотомию лишь у *Psammophilus dorsalis*, *Otocryptis wiegmanni* и *Sitana ponticeriana*. Дальнейшие исследования показали, что наряду с ящерицами подсемейства Agaminae виды с различными вариантами псевдоавтотомии и образования регенерата также относятся и к драконинам. Среди исследованных коллекционных материалов драконин лишь у нескольких видов были отмечены достоверные случаи проявлений комбинации псевдо-

автотомии и последующей регенерации: *Bronchocelea cristatella*, *Coryphophylax subcristatus* и *Mantheyus phuwuanensis* (Ananjeva et al., 2021). Другие виды либо не формируют регенеративные отростки на месте разломов (*Calotes calotes*, *C. versicolor*, *Otocryptis wiegmanni*, *Psammophilus*, *Sitana*), либо вообще лишены способности к автотомии. В работе крупного австрийского морфолога Фридриха Зибенрока (Siebenrock, 1895) о строении скелета агамовых ящериц в таблице, представляющей данные о количестве позвонков хвостового отдела, отмечены случаи регенерации и у драконин, в том числе у *Gonocephalus subcristatus*, *Calotes calotes*, *C. mystaceus* и *Charasia blanfordiana*, хотя термин автотомия вообще в работе не используется. Есть основания предполагать, что в данном случае был использован универсальный на том этапе развития морфологии термин “регенерация” для обоих явлений – автотомии и регенерации. В более поздних публикациях по систематике рода *Calotes* (Zug et al., 2006; Wagner et al., 2021) авторы не используют термин “псевдоавтотомия”, а называют регенерацией механический разрыв хвоста между позвонками, за которым со временем следует заживление раневой поверхности. Согласно результатам нашего анализа коллекционных материалов, такой тип псевдоавтотомии без образования регенеративных отростков часто встречается у калотов (Ananjeva et al., 2021, Table 2). Так, из 59 исследованных экземпляров у 57 были зарегистрированы поврежденные хвосты: у некоторых кончик хвоста отсутствовал, был виден оголенный позвонок; у других наблюдалось заживление раны, но без образования регенерата.

По нашим предварительным данным, комбинация псевдоавтотомии и образования регенеративных отростков среди изученных в этом отношении драконид более часто проявляются у *Mantheyus phuwuanensis*. Изучение более широкого набора доступных материалов по *Mantheyus phuwuanensis* подтверждает этот вывод и демонстрирует следующие результаты (табл. 1–3).

Из 39 экземпляров 14 (35.90%) имели неповрежденные хвосты, а 25 (64.10%) – псевдоавтотомию в дистальной (15.38% самки, 7.69% самцы, 5.13% неполовозрелые) и проксимальной (17.95% самки, 7.69% самцы, 10.26% неполовозрелые) половине хвоста. В проанализированном музейном материале выявлен лишь один из шести известных типов регенератов (Gordeev et al., 2020) – конусовидный. Он отмечен у всех особей в выборке, имеющих регенерат, что составляет 64.10% от общего числа экземпляров. Его длина может превышать длину тела и достигать 123.8 мм (табл. 2).

Анализ изображения, полученного с помощью КТ (рис. 2) и рентгеновских снимков (рис. 3) показывает, что хвостовые позвонки имеют типичное для ящериц, способных к псевдоавтотомии

Таблица 2. Размерные параметры изученных экземпляров *Mantheyus phuwanensis*

Инвентарный номер экземпляра	Пол	Размерные параметры (SVL/Lcd: Lcd-nonreg.+Lcd-reg.)	Присутствие/отсутствие аутономии и регенерации; тип регенератов
ZMB 49040	Самец	86.0/182	Интактный хвост
ZMB 49041	Самка Паратип	84.2/163.3	Интактный хвост
ZMB 59043	Новорожденный из разведения	37.8/71.4	Интактный хвост
ZMB 59044	Новорожденный из разведения	35.4/65.3	Интактный хвост
ZMB 59045	Новорожденный из разведения	41.3/77.8	Интактный хвост?
ZMB 59817	Новорожденный из разведения	37.1/71.5	Интактный хвост
ZMB 59818	Новорожденный из разведения	38.4/77.8	Интактный хвост
ZMB 59819	Новорожденный из разведения	38.9/72.2	Интактный хвост
ZMB 59820	Новорожденный из разведения	32.7/67.8	Интактный хвост
ZMB 64455	Самец	90.8/64.5	Регенерация в начальной стадии
ZMB 64456	Новорожденный из разведения	40.1/34.3	Псевдоаутономия без регенерации
ZMB 64457	Новорожденный из разведения	31.4/64.7	Интактный хвост
ZMB 64458	Новорожденный из разведения	33.1/15.61	Псевдоаутономия без регенерации
ZMB 83451	Самец	88.4/17.8	Псевдоаутономия без регенерации
FMNH 255493	Самка	76.4/21.6 + 22.2	Регенерат конический, палочковидный
FMNH 255494	Самец	88.3/44.2 + 85.3	Регенерат конический, палочковидный
FMNH 255495	Самец	66.9/25.8	Псевдоаутономия без регенерации
KUZR 40220	Ювенильный экземпляр	33.7/68.5	Интактный хвост
KUZR 40221	Самец	89.2/96.3 + 70.0	Регенерат конический, палочковидный
KUZR 40222	Самка	79.8/156.7	Псевдоаутономия без регенерации, кончик обломан
KUZR 40223	Самка	81.9/38.5	Псевдоаутономия без регенерации
KUZR 40224	Ювенильный экземпляр	41.7/83.9	Интактный хвост
KUZR 40225	Ювенильный экземпляр	45.3/34.4	Псевдоаутономия без регенерации
KUZR 40226	Самец	84.8/156.1	Интактный хвост
KUZR 40227	Самка	77.3/89.0 + 71.3	Регенерат конический, палочковидный
KUZR 40228	Ювенильный экземпляр	47.6/36.4	Псевдоаутономия без регенерации
KUZR 40229	Ювенильный экземпляр	47.3/38.3	Псевдоаутономия без регенерации
KUZR 40353	Самка	80.6/38.6 + 123.8	Регенерат конический, палочковидный
KUZR 40355	Самка	99.6/97.4	Псевдоаутономия без регенерации
KUZR 40356	Самка	90.4/82.2 + 82.1	Регенерат конический, палочковидный
KUZR 40365	Самец	85.6/92.8 + 37.2	Регенерат конический, палочковидный
KUZR 40366	Самка	81.0/63.2	Псевдоаутономия без регенерации
KUZR 40367	Самка	88.2/180.2	Интактный хвост
KUZR 40424	Самка	82.4/148.3	Псевдоаутономия без регенерации, кончик хвоста отсутствует
KUZR 40425	Самка	75.8/44.8 + 24.3	Псевдоаутономия без регенерации, хвост обломан, видимо, дважды, сохранился один обломанный участок (24.3)
ZISP 30558	Самка	81.6/61.4	Псевдоаутономия без регенерации
ZISP 30559	Самец	91.6/66.1 + 52.4	Регенерат конический, палочковидный
ZISP 30560	Самец?	90.3/116.0 + 38.0	Регенерат конический, палочковидный
ZISP 30629	Самка	50.2/25.8 + 22.6	Регенерат конический, палочковидный

Таблица 3. Частота каудальной псевдоавтотомии и регенерации у агам рода *Mantheyus*

Коллекции	Число особей в серии, <i>n</i> (%)			Особей в серии с неповрежденными хвостами, <i>n</i> (%)			Псевдоавтотомия без регенерации, <i>n</i> (%)			Псевдоавтотомия с последующей регенерацией					
										в дистальной половине хвоста, <i>n</i> (%)			в проксимальной половине хвоста, <i>n</i> (%)		
	самцы	самки	juv.	самцы	самки	juv.	самцы	самки	juv.	самцы	самки	juv.	самцы	самки	juv.
ZMB (14)	2 (14.29)	1 (7.14)	11 (78.57)	1 (7.14)	1 (7.14)	8 (57.14)	1 (100.00)	0 (0.00)	2 (66.67)	0 (0.00)	0 (0.00)	1 (7.14)	1 (7.14)	0 (0.00)	2 (14.29)
FMNH (3)	2 (66.67)	1 (33.33)	0 (0.00)	0 (0.00)	0 (0.00)	0 (0.00)	1 (50.00)	0 (0.00)	0 (0.00)	1 (33.33)	0 (0.00)	0 (0.00)	1 (33.33)	1 (33.33)	0 (0.00)
KUZR (18)	3 (16.67)	10 (55.56)	5 (27.77)	1 (5.56)	1 (5.56)	2 (11.11)	0 (0.00)	6 (66.67)	3 (100.00)	2 (11.11)	5 (27.78)	1 (5.55)	0 (0.00)	4 (22.22)	2 (11.11)
ZISP (4)	1 (25.00)	3 (75.00)	0 (0.00)	0 (0.00)	0 (0.00)	0 (0.00)	1 (100.00)	0 (0.00)	0 (0.00)	0 (0.00)	1 (25.00)	0 (0.00)	1 (25.00)	2 (50.00)	0 (0.00)
Σ (39)	8 (20.51)	15 (38.46)	16 (41.03)	2 (5.13)	2 (5.13)	10 (25.64)	3 (50.00)	6 (46.15)	5 (83.33)	3 (7.69)	6 (15.38)	2 (5.13)	3 (7.69)	7 (17.95)	4 (10.26)

Примечание. При определении частот за 100% было принято общее число экземпляров в серии, кроме случаев псевдоавтотомии без регенерации, когда за 100% принимали число экземпляров каждого пола с отброшенным хвостом. В нижней строке приведена обобщающая выборка.

строение: узкие *postzygapophysis*, отсутствие на *neurapophysis* гребня и вертикально ориентированного отростка, сужение тела позвонка в его середине. Проксимальные хвостовые позвонки (в количестве 7–8) несут поперечные отростки, размеры которых уменьшаются в каудальном направлении. У изученных нами *M. phuwanensis* псевдоавтотомия между ними не проходила. Наиболее проксимальный случай псевдоавтотомии произошел между 12 и 13 позвонками (KUZR 40225). У экземпляра KUZR 40226 наблюдается поломка хвоста между 10 и 11 позвонками, но поскольку хвост не был отброшен, у нас нет полной уверенности в том, что это произошло прижизненно. Тем не менее, данный случай согласуется с общей картиной: вероятно, проксимальные 7–8 хвостовых позвонков, несущих поперечные отростки, являются пигальными (неавтотомными) и поломка хвоста между ними не происходит.

После того, как хвост был отброшен, из образовавшейся раны виден позвонок, предшествующий месту псевдоавтотомии, что характерно для многих ящериц с таким типом самоампутации. Далее происходит частичная абляция ставшего дистальным позвонка, которая, видимо, способствует заживлению раны. Частично аблитерированный позвонок хорошо заметен на рентгеновских снимках и КТ-изображениях (обозначен цифрой 2 на рис. 2 и 4– на рис. 3), а образующаяся хрящевая трубка кальцифицируется (рис. 3г, 3з).

Преобладание в анализируемом материале экземпляров с поврежденными хвостами не согласуется с полученными ранее данными по частоте уротомии у ящериц (Bowen, 2004; Bateman, Fleming, 2009; Arribas, 2014; Pafilis *et al.*, 2017; Gordeev *et al.*, 2020) и может быть объяснено рядом причин. Во-первых, преобладанием в природных популяциях особей с отброшенными хво-

стами, например, вследствие пресса хищников. В нашу выборку входит большое количество (табл. 1, ZMB) новорожденных экземпляров из разведения в неволе, у которых факты псевдоавтотомии наблюдались реже, чем у взрослых, что косвенно может объясняться отсутствием пресса хищников. Во-вторых, снижением скорости перемещения особей с отломанными хвостами по сравнению с неповрежденными, в связи с чем, исследователю их легче поймать и таким образом пополнить выборку. В-третьих, ошибкой репрезентативности. Наиболее вероятными причинами нам представляются последние две, поскольку преобладание особей с отброшенными хвостами биологически невыгодно из-за высокой вероятности инфицирования, снижения локомоторной активности и скорости перемещения, снижения репродуктивных возможностей. Последнее происходит за счет уменьшения самками размера кладки, что, видимо, характерно для ящериц, не обладающих значительными запасами абдоминального жира (Chappel, Swain, 2002) или изменения массы яиц (Dial, Fitzpatrick, 1981; Beatty *et al.*, 2021); при столкновении самцов в брачный период, использующие хвост как оружие, а также для видов, у которых хвост является символом статуса (Bellaris, Bryant 1985). Тем не менее, данный факт может свидетельствовать об относительной легкости, с которой псевдоавтотомия и формирование регенеративных отростков на месте разлома происходит у *M. phuwanensis*, что является интересным в виду слабой изученности рассматриваемого явления у *Draconinae*. Известно (Werner, 1968; Jaksic, Fuentes, 1980; Arnold, 1984; 1988), что среди многих групп ящериц (гекконы, игуаниды) уротомия чаще наблюдается у представителей того экоморфологического типа ящериц, которые живут на скальных поверхностях, чем у обитателей на-

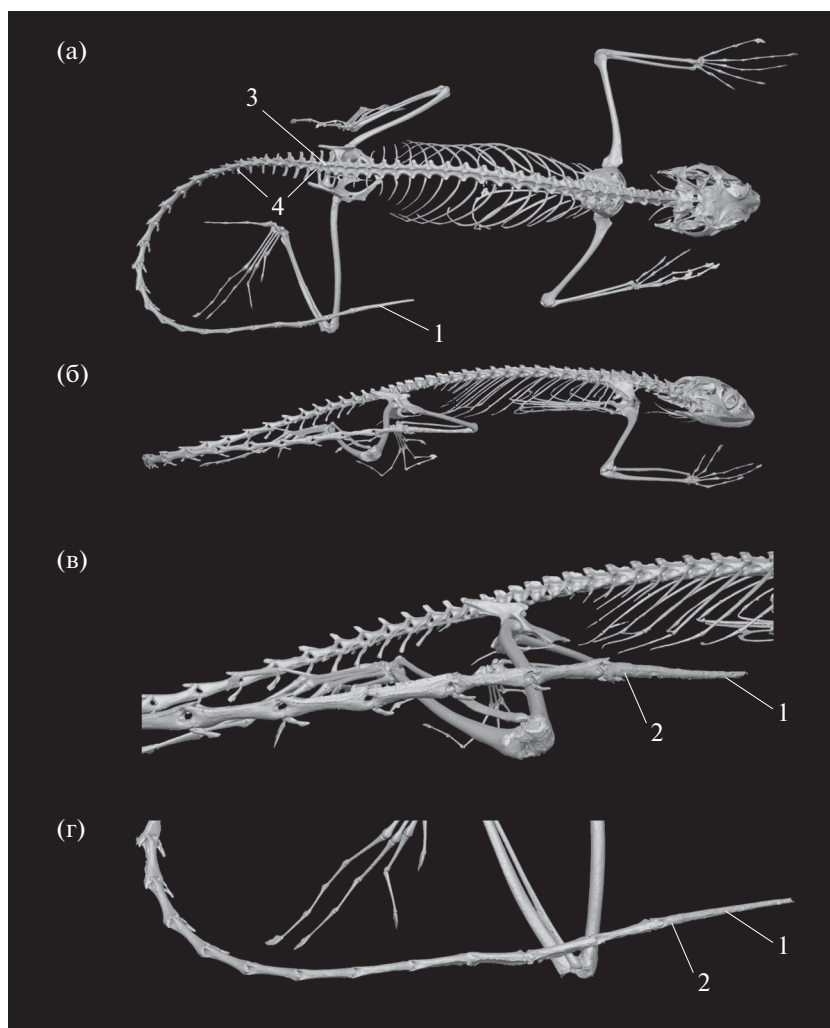


Рис. 2. Компьютерная томография *Mantheyus phuwanensis* из герпетологической коллекции Музея естественных наук Северной Каролины (ncsm:herp:77720), полученная из репозитория MorphoSource (<https://www.morpho-source.org/concern/parent/000S10062/media/000039730>). (а) – общий вид образца во фронтальной плоскости; (б) – общий вид образца в сагиттальной плоскости; (в) – увеличенный фрагмент дистальной части хвоста с регенератом в сагиттальной плоскости; (г) – увеличенный фрагмент дистальной части хвоста во фронтальной плоскости. 1 – хрящевая трубка развивающегося регенерата; 2 – дистальный (28-й) хвостовой позвонок, предшествующий месту разрыва и частично подвергшийся абляции; 3 – второй крестцовый позвонок; 4 – первые восемь хвостовых позвонков с поперечными отростками.

земных биотопов. Среди исследованных в этом отношении агамовых ящериц также наиболее высок процент специализированной псевдоавтотомии и формирования различных типов регенератов у горных агам родов *Paralaudakia* и *Stellagama* (Arnold, 1984; Gordeev *et al.*, 2020), специализированных петрофилов. Вероятно, такая эко-морфологическая корреляция может быть одной из причин частого проявления псевдоавтотомии у ящериц самостоятельной эволюционной линии подсемейства преимущественно древесных ящериц (рис. 1), в которую входит монотипический род *Mantheyus*. Эти ящерицы, как по литературным данным, так и по нашим наблюдениям практически всегда встречаются на поверхности скал, на

валунах у подножия плоскогорий из песчаника, на уступах скал вдоль реки, на крупных скоплениях камней на лесных полянах, и в небольших пещерах, образованных большой грудой валунов у берега реки (Manthey, Nabhitabhata, 1991; Ananjeva, Stuart, 2001; Manthey, Manthey, 2005).

Изложенные факты подтверждают необходимость дальнейшего изучения явлений псевдоавтотомии и регенерации в различных эволюционных линиях агам и уточнения терминологии.

**

Для изученных агам рода *Mantheyus* специализированная псевдоавтотомия с последующей ре-

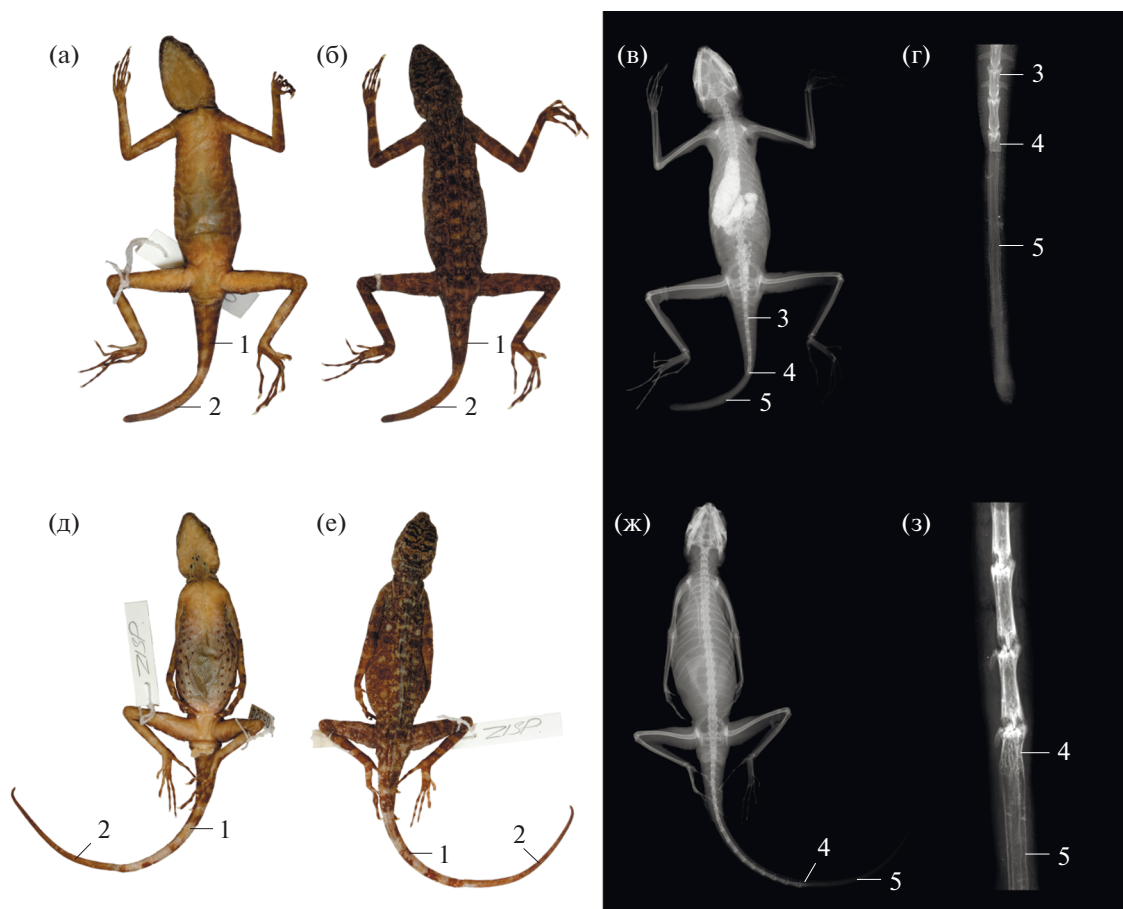


Рис. 3. *Mantheyus phuwanensis* (Тад Хай, Phou Khao Khad Nat. Prot. Area Rao PDR, 2016 Orlov N.L., Johansen L.K.) с отброшенным и регенерированным хвостом (ZISP 30629 – верхний ряд; ZISP 3559 – нижний ряд). (а) – фотография экземпляра с вентральной стороны; (б) – фотография экземпляра с дорсальной стороны; (в) – полное рентгеновское изображение экземпляра; (г) – рентгеновское изображение дистальной части хвоста с регенератом; (д) – фотография экземпляра с вентральной стороны; (е) – фотография экземпляра с дорсальной стороны; (ж) – полное рентгеновское изображение экземпляра; (з) – рентгеновское изображение дистальной части хвоста с регенератом. 1 – интактная часть хвоста; 2 конусовидный регенерат, развившийся после специализированной псевдоавтотомии; 3 – хвостовой позвонок с поперечными отростками; 4 – частично аблитерированный дистальный позвонок, предшествующей месту специализированной псевдоавтотомии; 5 – развивающаяся хрящевая трубка.

генерацией может считаться обычным явлением, однако, пропорции особей с регенерирующими и интактными хвостами различны в исследованных нами выборках. Отбрасывание хвоста происходит, как правило, в дистальной половине, что компенсирует затраты на последующую регенерацию, а также позволяет избежать нежелательного снижения двигательной активности и способности к репродукции. Внешне регенерат существенно отличается от интактного хвоста, имеет различную длину и относится лишь к одному типу – конусовидному.

Благодарности. Авторы выражают глубокую признательность Марку-Оливье Ределю (Mark-Oliver Rödel) и Франку Тиллаку (Frank Tillack) – ZMB; Брайану Стюарту (Bryan Stuart) – NCSM; Алану Разетару (Alan Rasetar) и Джошуа Матту (Joshua Mata) – FMNH; Хидетоши Ота (Hidetoshi

Ota) – Institute of Natural and Environmental Sciences, Museum of Nature and Human Activities, University of Hyogo, Sanda, Japan; Цутому Хикида (Tsutomu Hikida) – KUZR и Давиду Блэкборну (David Blackburn) – Florida Museum of Natural History, University of Florida за доступ к коллекциям музеев, предоставление данных по экземплярам *M. phuwanensis*, и помощь в работе над материалами статьи. Благодарим В.Г. Сиделеву и З.А. Жидкова (ЗИН РАН), Хидетоши Ота (Hidetoshi Ota) и Цутому Хикида (Tsutomu Hikida) за возможность провести рентгенографические исследования. Мы искренне благодарны Г.А. Ладе и Г.О. Черепанову за их вклад в работу с текстом рукописи.

Финансирование. Работа выполнена при поддержке гранта Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (075-15-2021-1069) в рамках Гостемы (122031100282-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б. Филогения и биогеография агамовых ящериц (Agamidae, Lacertilia, Reptilia): обзор концепций и результатов молекулярных и морфологических исследований // Успехи соврем. биологии. 2004. Т. 124. № 1. С. 44–46.
- Кудогоцев В.П. Стимуляция регенерационного процесса конечности ящериц методом дополнительной иннервации // Докл. Акад. наук СССР. 1962. Т. 142. № 1. С. 233–236.
- Ananjeva N.B. Current State of the Problems in the phylogeny of Squamate Reptiles (Squamata, Reptilia) // Biology Bulletin. 2019. V. 9. № 2. P. 119–128. <https://doi.org/10.1134/S2079086419020026>
- Ananjeva N.B., Gordeev D.A., Korost D.V. The Review of the Autotomy of Agamid Lizards with Considerations about the Types of Autotomy and Regeneration // J. Dev. Biol. 2021, V. 9(3). 32 p. <https://doi.org/10.3390/jdb9030032>
- Ananjeva N.B., Stuart B. The agamid lizard *Ptyctolaemus phuwanensis* Manthey et Nabhitabhata, 1991 from Thailand and Laos represents a new genus // Russ. J. Herpetology. 2001. V. 8. № 3. P. 165–170.
- Arnold E.N. Evolutionary aspects of tail autotomy in lizards and their relatives // Nat. Hist. 1984. V. 18. P. 127–169.
- Arnold E.N. Caudal autotomy as a defense // Biology of the Reptilia. V. 16. Ecology B / Eds Gans C., Huey R. N.Y.: Alan R. Liss, inc., 1988. P. 235–273.
- Arribas O.J. Autotomía caudal en las lagartijas de alta montaña de los Pirineos (*Iberolacerta* Arribas, 1997) // But. Soc. Catalana d'Herpetologia. 2014. V. 21. P. 115–126.
- Bateman P.W., Fleming P.A. To cut a long tail short: a review of lizard caudal autotomy studies carried out over the last 20 years // J. Zool. 2009. V. 277. P. 1–14.
- Beatty A.E., Mote D.M., Schwartz T.S. Tails of reproduction: Regeneration leads to increased reproductive investment // J. Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology. 2021. V. 335. № 5. P. 522–528. <https://doi.org/10.1002/jez.2472>
- Bellairs A.d'A., Bryant S.V. Autotomy and regeneration in reptiles. Biology of the reptilia. V. 15. Development B. / Eds Gans C., Billett F. N.Y.: Wiley and Sons, 1985. P. 303–410.
- Bowen K.D. Frequency of Tail Breakage of the Northern Watersnake, *Nerodia sipedon sipedon* // The Canad. Field Naturalist. 2004. V. 118. № 3. P. 435–437.
- Chapple D.G., Swain R. Distribution of energy reserves in a viviparous skink: Does tail autotomy involve the loss of lipid stores? // Austral Ecology, 2002. V. 27. № 5. P. 565–572. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2002.01217.x>
- Costa H.C., Moura M.R., Feio R.N. A tale of lost tails: pseudoautotomy in the Neotropical snake genus *Drymoluber* (Serpentes: Colubridae) // Can. J. Zool. 2014. V. 92. P. 811–816.
- Crnobrnja-Isalović J., Corović J., Halpern B. Deliberate tail loss in *Dolichophis caspius* and *Natrix tessellata* (Serpentes: Colubridae) with a brief review of pseudoautotomy in contemporary snake families // North-Western J. Zoology. 2016. V. 12(2). P. 367–372.
- Dial B., Fitzpatrick L. The Energetic Costs of Tail Autotomy to Reproduction in the Lizard *Coleonyx-Brevis* (sauria, Gekkonidae) // Oecologia. 1981. V. 51. № 3. P. 310–317. <https://doi.org/10.1007/BF00540899>
- Gauthier J.A., Kearney M. Maisano J.A., Rieppel O., Behlke A.B.K. Assembling the squamate tree of life: perspectives from the phenotype and the fossil record // Bull. Peabody Mus. Nat. Hist. 2012. V. 53. № 1. P. 3–308.
- Gordeev D.A., Ananjeva N.B., Korost D.V. Autotomy and Regeneration in Squamate Reptiles (Squamata, Reptilia): Defensive Behavior Strategies and Morphological Characteristics (Using Computer Microtomography Methods) // Biology Bulletin. 2020. V. 47. № 4. P. 389–398. <https://doi.org/10.1134/S1062359020040068>
- Grismer J.L., Schulte II, J.A., Alexander A., Wagner Ph., Travers S.L., Buehler M.D., Welton L.J., Brown R.M. The Eurasian invasion: phylogenomic data reveal multiple Southeast Asian origins for Indian Dragon Lizards // BMC Evolutionary Biology. 2016. V. 16(43). 11 p. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0611-6>
- Jaksic F.M., Fuentes E.R. Correlates of tail loss in twelve species of *Liolaemus* lizards // J. Herpetology. 1980. V. 14. P. 137–141.
- Macey J.R., Schulte J.A., Larson A., Ananjeva N.B., Wang Y., Pethiyagoda R., Rastegar-Pouyani N., Papenfuss T.J. Evaluating trans-tethys migration: an example using acrodont lizard phylogenetics // Syst. Biol. 2000. V. 49. P. 233–256.
- Manthey S., Manthey U. *Mantheyus phuwanensis* (Manthey & Nabhitabhata, 1991) – vom Fang bis zur Nachzucht in Terrarium // Reptiles. Münster. 2005. Bd. 10. № 1. S. 26–31.
- Manthey U., Nabhitabhata J. Eine neue Agame, *Ptyctolaemus phuwanensis* sp.n. (Sauria: Agamidae), aus Nordost-Thailand // Sauria. 1991. Bd. 13. № 4. S. 3–6.
- Pafilis P., Sagonas K., Kapsalas G., Fofopoulos J., Valakos E. Sex does not affect tail autotomy in lacertid lizards // Acta Herpetol. 2017. V. 12(1). P. 19–27.
- Pyron R.A., Burbrink F.T., Wiens J.J. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes // BMC Evol. Biology. 2013. V. 13. № 93. P. 1–53.
- Savage J.M., Slowinski J.B. Evolution of coloration, urotomy and coral snake mimicry in the snake genus *Scaphiodontophis* (Serpentes: Colubridae) // Biol. J. Linnean Society. 1996. V. 57. P. 129–194.
- Schulte II, J.A., Vindum J.V., Win H., Thin T., Lwin K.S., Shein A.K. Phylogenetic relationships of the genus *Ptyctolaemus* (Squamata: Agamidae), with a description of a new species from Chin Hills of Western Myan-

- mar // Proc. Cal. Acad. Sci. 2004. V. 55. № 12. P. 222–247.
- Siebenrock F. Das Skelet der Agamidae // Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. 1895. V. 104. P. 1089–1196.
- Uetz P., Freed P., Aguilar R., Hošek J. (eds.) (2021) The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org/> (accessed on 11 January 2022).
- Wagner P., Ihlow F., Hartmann T., Flecks M., Schmitz A., Böhme W. Integrative approach to resolve the *Calotes mystaceus* Duméril & Bibron, 1837 species complex (Squamata: Agamidae) // Bonn zoological Bulletin. 2021. V. 70. № 1. P. 141–171.
- Werner Ye.L. Regeneration frequencies in geckoes of two ecological types (Reptilia: Gekkonidae) // Vie et Milieu (C). 1968. V. 19. P. 199–222.
- Zheng Y., Wiens J.J. Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species // Mol. Phylogenetics Evol. 2016. V. 94. 537–547.
- Zug G.R., Brown H.H.K., Schulte II, J.A., Vindum J.V. Systematics of the garden lizards, *Calotes versicolor* group (Reptilia, Squamata, Agamidae), in myanmar: central dry zone populations // Proc. Cal. Acad. Sci. 2006. V. 57. № 2. P. 35–68.

Analysis of Urotomy and Regeneration in Agamid Lizards of the Genus *Mantheyus* (Reptilia: Sauria: Agamidae: Draconinae) Using X-Ray Methods and Computer Microtomography

N. B. Ananyeva^{1, #}, D. A. Gordeev^{2, 3}, Nguyen Thien Tao⁴, and N. L. Orlov¹

¹ Zoological Institute, RAS, Universitetskaya nab., 1, St. Petersburg, 199034 Russia

² Volgograd State University, University ave., 100, Volgograd, 400062 Russia

³ All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, Volgograd Branch, st. Pugachevskaya, 1, Volgograd, 400001 Russia

⁴ Vietnam National Museum of Nature and Institute of Genome Research, Vietnam Academy of Science and Technology, 18 Hoang Quoc Viet, Hanoi, Vietnam

[#]e-mail: nananjeva09@gmail.com

The results of the analysis of manifestations and combinations of urotomy and regeneration in the caudal part of the vertebral column in agamid lizards of the subfamily Draconinae (Fitzinger, 1826) are considered based on the material stored in museums around the world. The methods of X-Ray analysis and computer microtomography were used based on our own data and using the data on skeletal morphology from the electronic resource MorphoSource. The manifestations of urotomy and regeneration of agamid lizards in phylogenetic and ecological contexts are discussed.

Keywords: urotomy, specialized pseudoautotomy, agamid lizards, *Mantheyus*, Draconinae

УДК 599.325:591.32

ВЛИЯНИЕ КОПРОФАГИИ НА ПРОДВИЖЕНИЕ КОРМА ПО ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОМУ ТРАКТУ ДАУРСКОЙ ПИЩУХИ (*Ochotona dauurica*, Lagomorpha, Ochotonidae)

© 2022 г. Е. И. Наумова*, @, Г. К. Жарова*, Т. Ю. Чистова*

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

@E-mail: einaumova@gmail.com

Поступила в редакцию 25.01.2022 г.

После доработки 06.02.2022 г.

Принята к публикации 06.02.2022 г.

Рассмотрено продвижение клетчаткового корма в пищеварительном тракте даурской пищухи *Ochotona dauurica* путем многократного мечения инертными пластиковыми маркерами. Среднее время задержки корма в пищеварительном тракте, против ожидания, оказалось недолгим — менее 6 ч (как и у мелких полевок с вдвое меньшей массой тела). Отмечены возвраты маркеров в желудок, что может быть следствием копрофагии, а также задержка маркеров в сепараторной системе слепая-ободочная кишки. Остаточный вывод маркеров из пищеварительного тракта растянут до 23 ч из-за повторного попадания маркеров в пищеварительный тракт.

Ключевые слова: пищуха, пищеварительный тракт, мечение корма, копрофагия

DOI: 10.31857/S1026347022040102

Кинетика пищевых масс в пищеварительном тракте животных-фитофагов служит важным ключом к пониманию специфики сложного пищеварения с участием микробиоты. Результаты, полученные путем однократного мечения корма, не всегда поддаются однозначной интерпретации из-за неравномерности продвижения корма по пищеварительному каналу мелких млекопитающих-фитофагов. У грызунов и зайцеобразных в пищеварительном тракте развиты слепые выросты (преджелудок и слепая кишка), где пища может застывать на неопределенное время. Кроме того, у этих млекопитающих в толстом отделе кишечника сформирован сепараторный механизм (Björnhaug, 1972; Björnhaug, Snipes, 1999), благодаря которому мелкоструктурная часть содержимого может возвращаться из ободочной кишки назад в слепую, нарушая поступательное продвижение корма. Аналогичное действие оказывает также копрофагия, ритмическая, или нерегулярная, благодаря которой некоторая доза маркированного корма вторично попадает в желудок, завышая время задержки в нем маркера.

У большинства грызунов копрофагия носит нерегулярный, спорадический характер, ее интенсивность существенно зависит от качества корма (Cranford, Johnson, 1989), а поедаемые и не поедаемые экскременты не имеют таких явных различий, как например у зайцеобразных. Учитывая возможную задержку корма в преджелудке

и слепой кишке, а также работу сепараторного механизма, понятно, что результаты экспериментов, основанные на мониторинге выведения меченого корма, не позволяют оценить динамику движения корма внутри пищеварительного тракта.

На основе результатов недавних исследований копрофагия, распространенная у мелких млекопитающих, представляется важным эволюционным фактором адаптации мелких млекопитающих к бедным кормам. Ритмика копрофагии среди зайцеобразных детально исследована у домашнего кролика (Taylor, 1939; Thacker, Brandt, 1955), и ряда видов диких Leporidae (Пшенников и др., 1988; Hirakawa, 2001). Что касается пищух Ochotonidae, известны лишь несколько публикаций, содержащих данные о копрофагии у *Ochotona hyperborea* (Haga, 1960; Пшенников и др., 1990), *O. rufescens* (Matsuzawa et al., 1981), *O. curzoniae* (Fu, Li, 2022). Примененное нами многократное мечение твердой фракции корма цветными пластиковыми фрагментами позволяет визуализировать движение корма внутри пищеварительного тракта (Наумова и др., 2007; Жарова и др., 2010;). Как специализированные копрофаги, пищухи представляют особый интерес в исследовании этого вопроса.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В эксперименте были использованы 6 взрослых, не размножающихся особей даурских пищух

(*Ochotona dauurica*, Lagomorpha, Ochotonidae) обоих полов (4 самки и 2 самца), добытых в Забайкальском крае; средняя масса тела зверьков составила 114 г. Зверьков содержали индивидуально в стандартных клетках (размер 40 × 30 × 25 см).

В качестве инертного маркера волокнистой фракции корма использовали кусочки тонкой пластиковой пленки разного цвета (в данных опытах – красного, синего, желтого), которые резали на мелкие фрагменты длиной не более 1.5 мм. Небольшую дозу стружек (массой менее 0.001 г), полученных таким образом из кусочка тонкого пластика площадью 1 см², смешивали с хорошо поедаемой приманкой. В качестве приманки для пищух использовали тертую морковь (0.5 г), перемешанную с фрагментами пластика. После поедания приманки пищух пересаживали в чистые клетки во избежание прилипания маркера к лапкам и экскрементам. Основным кормом служили свежие листья одуванчиков, хорошо поедаемые пищухами (с низким содержанием сырой клетчатки – 13.6%). Перед получением пищухами каждого последующего маркера собирали экскременты.

Опыт длился 29 ч (время с момента поглощения зверьками первого маркера до вскрытия). Первую приманку с маркером для оценки полного периода выведения маркеров пищухи получили за 23–29 ч до вскрытия. На следующий день приманки были съедены в интервалах 9:30–10:30, 14:00–15:00 ч. В конце опыта зверьков умертвили путем декапитации для анализа распределения по пищеварительному тракту поглощенных в разное время маркеров, которые легко идентифицировали по цвету. Для количественной оценки распределения маркеров в желудочно-кишечном тракте содержимое каждого органа размывали на ситах; образцы промытого содержимого высушивали и в каждом образце визуально подсчитывали количество маркеров каждого цвета. Количество всех попавших в пищеварительный тракт маркеров одного цвета (выведенных с экскрементами и оставшихся в полости) принимали за 100%. Рассчитано процентное содержание маркеров в каждом органе и экскрементах. Среднее время задержки корма в пищеварительном тракте (MRT) рассчитано по формуле (Warner, 1981):

$$\text{MRT} = \frac{\sum_{i=1}^n m_i t_i}{\sum_{i=1}^n m_i},$$

где m_i – количество маркеров в экскрементах (i – дефекация за время t_i после дачи маркера), t_i – время экспозиции маркера, n – общее количество дефекаций до полного выведения маркера. MRT рассчитывали отдельно для каждого маркера. Результаты по темпам выведения маркеров с экскрементами (всего 33 образца) обработаны с по-

мощью методов непараметрической статистики (программа Statistica).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Распределение маркеров в ЖКТ. Время поедания приманки с маркерами разными особями не было синхронизировано. Первый маркер, предложенный зверькам в 13 ч, находился в пищеварительном тракте у разных особей от 23 до 29 ч. К этому времени у четырех пищух практически все маркеры были выведены из пищеварительного тракта, но у одной особи в слепой кишке задержалось более 20% поглощенных маркеров, и еще у одного зверька были обнаружены маркеры в желудке (рис. 1в, 1д).

Второй маркер, поглощенный пищухами за 7–11 ч до окончания эксперимента не задержался в желудке, но был обнаружен в небольшом количестве в слепой кишке – от 2 до 18% (рис. 1г, 1д). Третий маркер, съеденный зверьками за 2–4 ч до окончания эксперимента, очень быстро эвакуировался из желудка, в одном случае полностью (рис. 1б). В остальных случаях в желудке осталось от 5 до 21% маркеров. Уже через 2 ч после поступления в пищеварительный тракт наблюдалось активное поступление маркеров в слепую кишку, где сосредоточилось до 45% маркеров.

На обобщенном графике (рис. 2) отмеченные индивидуальные различия в распределении маркеров стираются, но во всех случаях зарегистрировано в целом быстрое продвижение корма по пищеварительному тракту. Расчеты по отдельным маркерам показывают, что среднее время задержки корма у даурской пищухи при потреблении зеленой массы растений составляет 5.45 ч (4.92–6.04).

Выведение маркеров с экскрементами. Выведение маркеров продолжалось на протяжении всего опыта. Первое появление маркеров в экскрементах отмечалось уже на протяжении первого часа после поступления маркера (рис. 3). Далее зарегистрировано два пика максимального выведения маркеров – через 4–6 ч, и через 11–15 ч после начала опыта.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Копрофагия у пищух. Максимально полное обобщение сведений о копрофагии у зайцеобразных – поедании специально производимых экскрементов было опубликовано в 2001 г. (Hirakawa, 2001). К этому времени было выяснено, что пищухи, как и зайцы, производят два типа экскрементов, различия между которыми по биохимическому составу и консистенции очень существенны. Leporidae и Ochotonidae различаются также по ритмике формирования экскрементов разного типа: если у зайцев и кроликов цекотро-

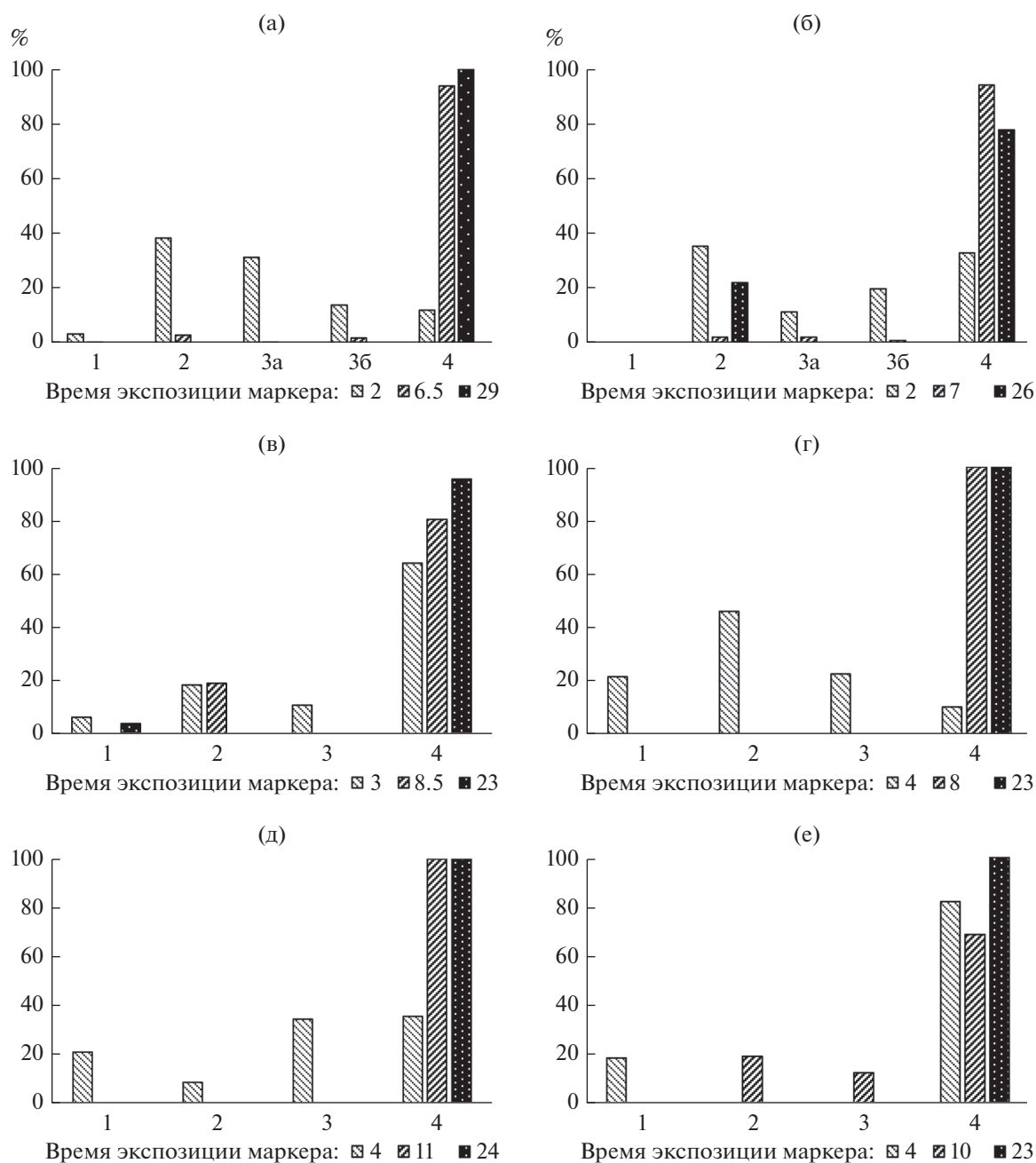


Рис. 1. Распределение маркеров в пищеварительном тракте даурской пищухи. (а), (б), (в), (г), (д), (е) – отдельные особи. Для рис. 1 и 2: 1 – желудок, 2 – слепая кишка, 3 – ободочная кишка, 3а – проксимальная часть ободочной кишки, 3б – дистальная часть ободочной кишки, 4 – экскременты; разной штриховкой обозначены разные маркеры.

фия происходит только утром, то у пищух выделение цекотрофов может происходить многократно в периоды покоя, причем часть их зверьки не поедают с ануса, а оставляют в стожках запасаемого корма. При этом интенсивность копрофагии, как и у грызунов (Пшеничников и др., 1990; Pei *et al.*, 2001), зависит от качества поедаемого корма. Хотя высокая пищевая ценность цекотрофов была раскрыта относительно давно, то лишь в последнее время были обнаружены различия в составе и

функциях микробиоты мягких и твердых экскрементов (Fu, Li, 2022).

Среднее время задержки корма в пищеварительном тракте (MRT). Сложное строение слепой и ободочной кишок у пищух, снабженных глубокой спиральной складкой, ячейками слизистой и мускульными кармашками (Наумова и др., 2014) предполагает длительную задержку корма в этих частях кишечника. Против ожиданий, среднее

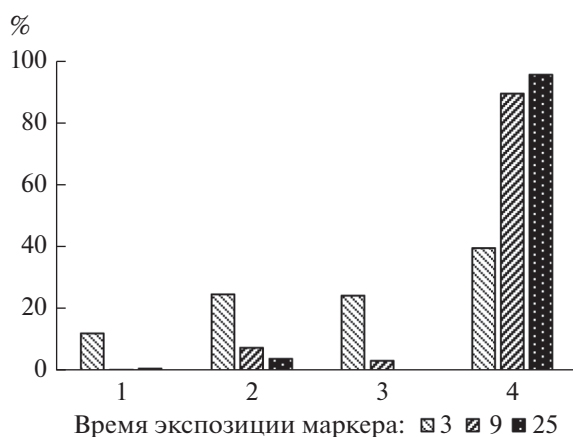


Рис. 2. Средние значения содержания маркеров в разных органах пищеварительного тракта даурской пищухи.

время задержки корма в пищеварительном тракте даурской пищухи составило менее 6 ч, что очень немного для животных с массой тела более 100 г, потребляющих клетчатковые корма. Подобные показатели ранее были получены для некоторых зеленоядных полевок с вдвое меньшей массой тела (Pei *et al.*, 2001; Наумова и др., 2007; Hagen *et al.*, 2018). Если учесть, что относительная масса ферментативного органа у мелко грызущих полевок, достигающая 9% от массы тела (Варшавский и

др., 2017), почти вдвое больше, чем у пищух – 4–6% от массы тела (Наумова и др., 2015), а кормовая масса застаивается в слепой кишке до 7 ч, то у полевок условия для ферментации клетчатки кажутся предпочтительнее. Очень быстрое прохождение пищевых частиц по ЖКТ, в среднем, за 4–5 ч (Hirakawa, Okada, 1995) ранее также было выявлено у другого, более крупного представителя зайцеобразных, японского зайца *Lepus brachyurus*. То есть, у зайцеобразных, облигатных копрофагов, поедающих специально произведенные цекотрофы, отмечена более высокая скорость прохождения корма по пищеварительному тракту, чем у мелких зеленоядных грызунов, факультативных копрофагов.

Эти цифры подтверждают гипотезу о значении копрофагии как способа удлинения времени ферментации растительного корма (путем повторного размещения пищевой массы в слепой кишке). Доказательством возможности интенсивного использования структурных углеводов в качестве нутриента служит и высокая активность ферментов целлюлазного комплекса в слепой и ободочной кишках даурской пищухи (Наумова и др., 2015).

Распределение маркеров в пищеварительном тракте. При однократном мечении корма распределение маркеров по пищеварительному тракту было исследовано у полевки Брандта путем оценки концентрации маркера у животных, умерщвленных

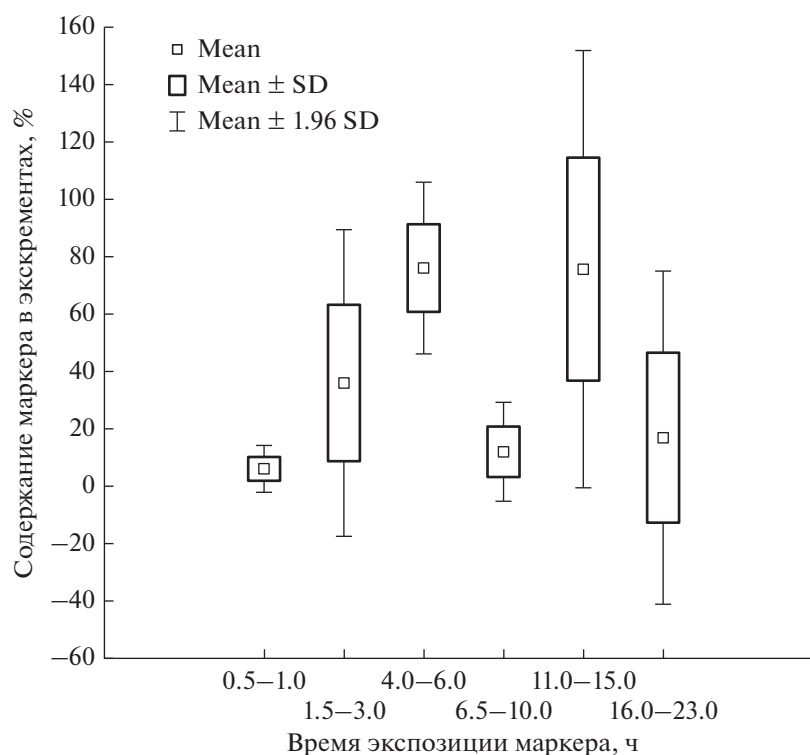


Рис. 3. Динамика выведения маркеров с экскрементами.

через определенные промежутки времени (Pei *et al.*, 2001). Многократное мечение цветными пластиковыми маркерами визуализирует локацию съеденного в разное время корма, конкретизируя пути его продвижения внутри пищеварительного тракта одного и того же животного. В нашем эксперименте было показано, что уже через час после поступления маркера в желудок у даурской пищухи оказывается выведенным до 10% съеденных маркеров. Увеличение количества маркеров в желудке у двух зверьков через 4 ч могло быть результатом повторного заглатывания экскрементов, вывод которых начался уже через 2 ч. Также удалось зафиксировать повторное попадание первого маркера (съеденного около суток назад) в желудок и слепую кишку (рис. 1б, 1д) и второго маркера (с экспозицией 7–10 ч) в слепую и ободочную кишку (рис. 1а, 1б, 1г, 1д). Периоды кормовой активности внутри экспериментальной группы даурских пищух не были синхронизированы, поэтому случаи копрофагии были отмечены не у всех особей. Кроме того, основной корм – листья одуванчиков возможно, содержал недостаточно балласта (13.6% сырой клетчатки) для интенсификации копрофагии.

Выведение маркеров с экскрементами. Перечисленные особенности циркуляции содержимого в пищеварительном тракте мелких млекопитающих на графиках выведения маркированной пищи отражаются в виде пиков концентрации маркера в экскрементах (Pei *et al.*, 2001; Clauss *et al.*, 2007; Hagen *et al.*, 2018). Аналогичные пики были получены при анализе выведения маркеров у даурских пищух (рис. 3). Во временном промежутке от 4 до 6 ч и от 11 до 15 ч с момента введения первого маркера, соответствующему 8–11 ч астрономического времени, была зафиксирована высокая активность копрофагии у пяти пищух. Зарегистрированные в нашем опыте пики и длительное остаточное выведение маркеров могли быть обусловлены копрофагией, а также циркуляцией маркированного содержимого в системе слепая–ободочная кишки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Варшавский Ал.А., Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., Варшавский Ан.А. Взаимосвязь размеров тела и органов пищеварительного тракта у некоторых *Myomorpha*: изометрия, или аллометрия? // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 4. С. 534–540.
- Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., Наумова Е.И. Особенности продвижения корма по пищеварительному тракту тамарисковой песчанки *Meriones tamariscinus* // Докл. РАН. 2010. Т. 435. № 4. С. 1–4.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю. Исследование продвижения корма по пищеварительному тракту полевок методом многократного введения пластиковых маркеров // Зоол. журн. 2007. Вып. 6. С. 739–750.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., Формозов Н.А. Структура поверхности эпителия пищеварительного тракта пищух (*Ochotona pallasi* и *O. dauurica*, *Lagomorpha*, *Ochotonidae*): функциональная и видовая специфика // Изв. РАН. Сер. биол. 2014. № 4. С. 1–8.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., Варшавский А.А., Формозов Н.А. Редукция растительных волокон в пищеварительном тракте двух видов пищух (*Ochotona pallasi* и *O. dauurica*, *Lagomorpha*, *Ochotonidae*) // Изв. РАН. Сер. биол. 2015. № 2. С. 163–168.
- Пшенинников А.Е., Борисов З.З., Васильев И.С. Копрофагия и ее ритмика у зайца-беляка (*Lepus timidus*) в Центральной Якутии // Зоол. журн. 1988. Т. 67. Вып. 9. С. 1357–1362.
- Пшенинников А.Е., Алексеев В.Г., Корякин И.И., Гнутов Д.Ю. Копрофагия у северной пищухи (*Ochotona hyperborea*) в Якутии // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 12. С. 106–114.
- Björnhag G. Separation and delay of contents in the rabbit colon // Swed. J. Agric. Res. 1972. № 2. P. 125–136.
- Björnhag, G., Snipes, R.L. Colonic separation mechanism in lagomorph and rodent species – a comparison // Zoosystematics and Evolution. 1999. V. 75. P. 275–281.
- Clauss M., Besselmann D., Schwarm A., Ortman S., Hatt J.-M. Demonstrating coprophagy with passage markers? The example of the plains viscacha (*Lagostomus maximus*) // Comp. Biochem. Physiol. A. 2007. V. 147. P. 453–459.
- Cranford J.A., Johnson E.O. Effect of coprophagy and diet quality on two microtine rodents (*Microtus pensylvanicus* and *Microtus pinetorum*) // J. Mammalogy. 1989. V. 70. P. 494–502.
- Fu H., Li W. Metagenomic Comparisons between soft and hard feces of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) // Animals. 2022. V. 12. P. 149.
- Haga R. Observations on the ecology of the Japanese pika // J. Mammalogy. 1960. V. 41. № 2. P. 200–212.
- Hagen K.B., Müller D.W.H., Ortman S., Kreuzerd M., Clauss M. Digesta kinetics in two arvicoline rodents, the field vole (*Microtus agrestis*) and the lemming (*Lagurus lagurus*) // Mammalian Biology. 2018. V. 89. P. 71–78.
- Hirakawa H. Coprophagy in leporids and other mammalian herbivores // Mammal Rev. 2001. V. 31. № 1. P. 61–80.
- Hirakawa H., Okada A. Hard faeces reingestion and the passage and recycling of large particles in the diet of the Japanese hare *Lepus brachyurus* // Mammalia. 1995. V. 59. P. 237–247.
- Matsuzawa T., Nakata M., Tsushima M. Feeding and excretion in the Afgan pika (*Ochotona rufescens rufescens*), a new laboratory animal // Laboratory Animals. 1981. № 15. P. 319–322.
- Pei Y.-X., Wang D.-H., Hume I.D. Selective digesta retention and coprophagy in Brandt's vole (*Microtus brandti*) // J. Comp. Physiol. B. 2001. V. 171. P. 457–464.
- Taylor E.L. Does the rabbit chew the cud? (Feces produced at night are swallowed and redigested) // Nature. 1939. V. 143. № 3632. P. 982–983.
- Thacker E.G., Brandt C.S. Coprophagy in the rabbit // J. Nutrition. 1955. V. 55. № 3. P. 375–385.
- Warner A.C.I. Rate of passage of digesta through the gut of mammals and birds // Nutr. Abstr. Rev. Ser. B. 1981. V. 51. P. 789–820.

The Effect of Coprophagy on the Digesta Passage through the Gut of Daurian Pika *Ochotona dauurica* (Ochotonidae, Lagomorpha)

E. I. Naumova^{1, #}, G. K. Zharova¹, and T. Yu. Chistova¹

¹ *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, 119071 Russia*

[#]*e-mail: einaumova@gmail.com*

Fibrous food passage through the digestive tract of Daurian pika (*Ochotona dauurica*) was studied by means of multiple dose marking of food by neutral plastic markers. Contrary to expectations, mean retention time in the gut was less than 6 h, (as in small voles with half the body mass). Returns of markers to the stomach were noted, which may be a consequence of coprophagia, as well as retention of markers in the caecum-colon separation system. The residual removal of markers from the digestive tract is extended to 23 h due to the re-entry of markers into the digestive tract.

Keywords: coprophagia, Digestive tract, marking of food

**ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ
И ЧЕЛОВЕКА**

УДК 591.152:579.61

**ПАРАЗИТАРНЫЕ ИНВАЗИИ И КИШЕЧНАЯ МИКРОБИОТА:
АСПЕКТЫ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ (ОБЗОР)**© 2022 г. Г. И. Извекова[®]*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 109,
Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742 Россия*[®]*E-mail: izvekova@ibiw.ru*

Поступила в редакцию 23.04.2021 г.

После доработки 29.05.2021 г.

Принята к публикации 20.12.2021 г.

В обзоре проанализированы работы, посвященные исследованиям взаимодействия паразитов, обитающих в кишечнике позвоночных животных, и микробиоты хозяина, а также влияния этих членов кишечной экосистемы на хозяина. Рассмотрено влияние гельминтов на состав микробиоты хозяина, его иммунитет, некоторые аутоиммунные заболевания и воспалительные заболевания кишечника, отмечена антимикробная активность гельминтов. Понимание сложных трехсторонних взаимодействий между хозяином, его микробиотой и паразитами – фундаментальная проблема паразитологии, лежащая в основе поиска новых подходов к оздоровлению животных и человека.

Ключевые слова: паразитические черви, кишечная микробиота, взаимоотношения хозяин–паразит–микробиота

DOI: 10.31857/S1026347022040072

К настоящему времени доказано, что существование высших организмов невозможно без постоянного взаимодействия с микроорганизмами, а многие физиологические процессы у человека, животных и растений неразрывно связаны с соответствующими процессами у населяющих их бактерий (Rowland *et al.*, 2018). Различные группы паразитов, в том числе гельминты, простейшие и членистоногие, прямо или косвенно взаимодействуют друг с другом и с микроорганизмами. Эти взаимодействия могут быть либо полезными, либо вредными для одного или обоих видов патогенов. Также и для хозяина эти взаимодействия могут быть вредными или выгодными. Выяснение масштабов и значения этого взаимодействия, а также оценка природы взаимоотношений паразитов и бактерий могут иметь большое значение для профилактики ряда инфекционных заболеваний (Ashour, Othman, 2020).

Симбионтные отношения между животными и микроорганизмами, населяющими пищеварительный тракт, – одна из наиболее важных характеристик пищеварительной системы. Животное-хозяин и его кишечная микробиота представляют комплексную экологическую систему, в которой микробиота оказывает значительное влияние на хозяина, а составляющие микробиоценоза – друг на друга. Нормальная микробиота пищеварительного тракта играет важную роль в формировании

иммунитета хозяина, синтезе ряда ферментов и витаминов, утилизации пищевых субстратов с продукцией незаменимых аминокислот (Извекова, 2008; Berrilli *et al.*, 2012; Rowland *et al.*, 2018). Существует обширная литература, посвященная количественному и качественному составу энтеральной микробиоты различных видов позвоночных животных (Austin, 2006; Goma, 2020). Исследования в этом направлении ведутся достаточно давно, а с развитием метагеномных методов расширяют и уточняют представления об экосистеме кишечника.

В последние годы особенно с развитием метагеномных исследований значительно возрос интерес к изучению микробиоты кишечника человека. Микробиота кишечника очень разнообразна и содержит триллионы микроорганизмов. Формирование и увеличение разнообразия кишечного микробиома начинается с рождения, в то время как изменение состава зависит от различных факторов. Изменения в составе и функциях кишечной микробиоты влияют на проницаемость кишечных оболочек, пищеварение и обмен веществ, а также иммунные ответы. Изменение баланса кишечной микробиоты приводит к нарушению метаболизма и развитию многих заболеваний желудочно-кишечного тракта, а также иммунологических и психоневрологических болезней. Поэтому исследования взаимосвязи между кишечной микро-

биотой и хозяином приобретают важное значение (Goma, 2020).

Микроорганизмы желудочно-кишечного тракта часто делят окружающую среду с паразитическими червями, что ведет к физическому и физиологическому взаимодействию между двумя группами. Такие ассоциации могут влиять на здоровье хозяина, а также на популяции бактерий и гельминтов. Исследования в области взаимодействия между микробиомом и паразитическими гельминтами находятся на ранних стадиях (Glendinning *et al.*, 2014; Zaiss, Harris, 2016). В то же время проблема взаимоотношений паразита и его хозяина – одна из фундаментальных проблем паразитологии. Для установления тесных специфических взаимоотношений при попадании в организм хозяина паразит всесторонне адаптируется к жизни в этих условиях. Хозяин, паразит и симбионтная микробиота представляют собой микробиоценоз со сложившимися за время совместной эволюции тесными взаимоотношениями, исследование которых важно для понимания происходящих в нем процессов (Извекова, 2008; Zaiss, Harris, 2016). Известно, что кишечные гельминты влияют на протекающие в кишечнике физиологические процессы, в первую очередь, секрецию слизи и продукцию антимикробных пептидов, которые, в свою очередь, могут влиять на выживаемость бактерий и их пространственную организацию (Dezfuli *et al.*, 2016). Взаимодействие между паразитом и его хозяином происходит в основном посредством секретлируемых белков, в совокупности называемых “секретомом”. Белки, секретлируемые паразитом, способны модифицировать окружающую среду хозяина и модулировать его иммунную систему. Состав и функция этих белков варьирует в зависимости от экологии, образа жизни и окружающей среды (Cuesta-Astroz *et al.*, 2017). Известно, что экскреторно-секреторные белки паразитарного происхождения играют важную роль при различных инфекциях и взаимодействиях хозяин–патоген (Ranganathan, Garg, 2009; Huang *et al.*, 2019), они регулируют баланс между паразитом и хозяином, в результате чего паразит может существовать в хозяине достаточно продолжительное время (Huang *et al.*, 2019). Кишечные паразиты сталкиваются не столько с реакциями иммунитета, сколько с задачей повышения устойчивости к протеолитическим ферментам хозяина, деструктивному воздействию которых обитатели кишечника постоянно подвергаются. Гельминты секретируют различные белки, в том числе протеазы, ингибиторы протеаз, аллергены, гликолитические ферменты и лектины. Однако относительное количество каждого из них варьирует у различных паразитов и на разных стадиях жизненного цикла (Hewitson *et al.*, 2009).

Некоторые исследователи считают, что гельминты, представляют собой важный компонент

биома позвоночных животных, во многом повлиявший на эволюцию их генов. Например, есть мнение, что отсутствие этих макроскопических организмов на раннем этапе развития и жизни людей в западной культуре, вероятно, приводит к возникновению различных иммунологических заболеваний человека (McKenney *et al.*, 2015). Однако взаимодействие между микробиомом и гельминтами остается плохо изученным.

Микробиота кишечника жизненно важна для здоровья хозяина, и поэтому различными авторами предпринимаются многочисленные попытки выяснить механизмы, влияющие на изменение ее состава и разнообразия. Взаимодействия хозяин–гельминт и хозяин–микробиота сравнительно хорошо изучены, в отличие от взаимоотношений микробиота–гельминт, которые обычно сосредоточены на экспериментальной инфекции одного вида гельминтов у лабораторных животных (Kreisinger *et al.*, 2015). Гельминты эволюционировали совместно с микробиотой кишечника и их хозяевами. В последнее время это трехстороннее взаимодействие начинают исследовать, что позволяет разработать новые терапевтические стратегии для лечения некоторых метаболических и воспалительных заболеваний (Loke, Lim, 2015).

Интересен взгляд на различия жизненных стратегий между симбиотическими видами микробиоты и паразитическими или патогенными организмами. Симбионтные виды микробиоты воздействуют на среду обитания с минимальным ущербом для хозяина. Напротив, большинство паразитов и патогенных бактерий нарушают слизистый барьер, истощают запас питательных веществ и более глубоко влияют на иммунную систему хозяина, что функционально значительно сложнее. По мнению некоторых авторов, этим можно объяснить, почему большое число видов комменсальных и симбиотических бактерий колонизируют желудочно-кишечный тракт, но число гельминтов и патогенных бактерий, которые могут это сделать, ограничено (Reynolds *et al.*, 2015).

Кишечник млекопитающих содержит разнообразные комменсальные и патогенные организмы, которые играют существенную роль в формировании иммунной системы. Накапливающиеся данные подтверждают мнение о том, что гельминты могут изменять относительный состав микроорганизмов в кишечнике хозяина, в результате чего паразиты влияют на иммунный гомеостаз. Подчеркивается глубокое влияние, которое микробиом кишечника и гельминты оказывают на здоровье и болезни, что, отчасти проливает свет на причины различных воспалительных заболеваний кишечника (Giacomin *et al.*, 2016).

В представленном обзоре проанализированы работы, посвященные некоторым аспектам взаимодействия паразитов, обитающих в кишечнике

позвоночных животных, и микробиоты хозяина, а также влияния этих членов кишечной экосистемы на хозяина.

ВЛИЯНИЕ ГЕЛЬМИНТНЫХ ИНВАЗИЙ НА СОСТАВ КИШЕЧНОЙ МИКРОБИОТЫ ХОЗЯИНА

Микробиота кишечника, как присутствующая в химусе, так и ассоциированная со слизистой кишечника и паразитирующими в нем гельминтами, играет важную многофункциональную роль в жизни макроорганизмов. Роль микроорганизмов в кишечнике неоднозначна, изменяется в зависимости от различных факторов внешней и внутренней среды. Известно, что качественный и количественный состав кишечной микробиоты изменяется под действием различных эндогенных (структура пищеварительного тракта, pH кишечного содержимого, анаэробные условия, ферменты кишечника, осмотическое давление, иммунитет хозяина) и экзогенных (абиотические и биотические факторы окружающей среды, в том числе пищевые вещества) факторов (Извекова, 2006, 2008; Austin, 2006). Выдвинуто предположение, что при гельминтных инфекциях происходят значительные изменения в численности и составе микробиоты желудочно-кишечного тракта (Eckburg *et al.*, 2005). Хотя конкуренция между гельминтами за пищевые ресурсы, секреция ингибиторов роста бактерий некоторыми видами (Hewitson *et al.* 2011), а также возраст и диета хозяина (Berrilli *et al.*, 2012; Glendinning *et al.*, 2014) были предложены как факторы, влияющие на состав микробиоты кишечника, взаимодействие между хозяином, гельминтами и микробиотой привлекает большое внимание из-за способности гельминтов вызывать прямые или косвенные изменения в составе микробиоты (Glendinning *et al.*, 2014).

Гельминтами, передающимися через почву, заражены более 1.5 млрд человек по всему миру, однако мало что известно о том, как они взаимодействуют с кишечной микробиотой. Этими паразитами преимущественно заражены представители из развивающихся стран, чем могут объясняться различия в количественном и качественном составе их кишечной микробиоты по сравнению с жителями развитых стран (Lee *et al.*, 2014). Основная часть работ посвящена исследованиям взаимоотношений в системе хозяин – паразит – микробиота, где в качестве паразита выступают различные виды нематод. Чаше всего это представители родов *Ascaris*, *Trichuris*, *Necator*. Так, установлено, что зараженные нематодами *Trichuris* пациенты имели большее видовое богатство кишечной микробиоты, что свидетельствует о влиянии гельминтов на разнообразие, структуру бактериальных сообществ и функции кишечной микробиоты (Lee *et al.*, 2014).

Благодаря анатомическому, физиологическому и иммунологическому сходству между видами

при исследовании заболеваний человека в качестве модели широко используются свиньи. Более того, у свиней и человека сопоставимо биологическое разнообразие кишечной микробиоты (Li *et al.*, 2012). Гельминтные инвазии распространены в системах свиноводства во всем мире и среди людей из районов с ограниченными ресурсами. Нематоды *Trichuris suis* у свиней – пример распространенного гельминтоза, вызывающего диарею, анорексию и замедление роста, что можно контролировать приемом антигельминтных препаратов. Исследование инфекции *T. suis* у свиней имеет важное значение для здоровья человека, поскольку с его помощью можно выяснять механизмы взаимодействий между хозяином, паразитом и микробиотой. Изучено влияние инфекции *T. suis* на состав кишечной микробиоты свиней (Li *et al.*, 2012) и связь между состоянием слизистой оболочки, иммунным ответом, зараженностью и изменениями в составе микробиоты (Wu *et al.*, 2012). У инфицированных животных обнаружено большое количество бактерий *Mucispirillum* и уменьшение количества целлюлолитических бактерий *Ruminococcus*, колонизирующих слизь (Li *et al.*, 2012). Было отмечено, что 21-дневная инфекция *T. suis* у свиней вызывала в просвете проксимального отдела толстой кишки глубокие изменения, как состава микробиоты, так и метаболического потенциала. Изменения в количестве *Succinivibrio* и *Mucispirillum* были связаны с вызванными паразитом изменениями в метаболизме углеводов и аминокислот и нарушениями ниш их обитания при патологии слизистой оболочки (Li *et al.*, 2012). Кроме того показано, что популяции кишечной микробиоты изменяются после заражения свиней нематодой *T. suis* и авторы предполагают, что это связано с наличием различных питательных источников для бактерий в результате повреждения паразитом кишечного эпителия (Wu *et al.*, 2012).

Исследований с использованием метатаксономического подхода для изучения связи между желудочно-кишечными гельминтами и составом и разнообразием микробиоты у млекопитающих не так много (Walk *et al.*, 2010; Rausch *et al.*, 2013; Cooper *et al.*, 2013; Cantacessi *et al.*, 2014). Экспериментальное заражение лабораторных мышей нематодой *Heligmosomoides polygyrus bakeri* приводило к увеличению количества бактерий в месте колонизации гельминтов как в подвздошной/тонкой кишке (Walk *et al.*, 2010), так и в слепой и толстой кишке (Rausch *et al.*, 2013). В то время как, экспериментальное удаление власоглава *Trichurus trichuria* у людей или заражение анкилостомой *Necator americanus* не влияло на разнообразие и состав фекальной микробиоты хозяина. Однако экспериментальное заражение гельминтами может увеличить микробное разнообразие,

например, у лабораторных животных (Kreisinger *et al.*, 2015; Zaiss, Harris, 2016).

Не обнаружено влияния нематоды *Trichuris trichiura* на состав микробиоты фекалий детей по сравнению с неинфицированными детьми, а лечение инфекции не влияло на состав микробиоты. Однако при смешанных инвазиях *A. lumbricoides* и *T. trichiura* отмечено уменьшение общего разнообразия бактерий и, в частности, снижение относительной численности некоторых членов класса клостридий (Cooper *et al.*, 2013).

Показано, что, хотя заражение анкилостомой *Necator americanus* приводит к незначительному увеличению разнообразия в составе микроорганизмов, не выявляется значимое влияние на структуру сообщества, разнообразие или относительное обилие отдельных видов бактерий. Выдвинуто предположение, что анкилостомы и другие гельминты могут вызывать изменения состава микробиоты в месте инфекции (например, слизистой двенадцатиперстной кишки для анкилостомы), которые не отражаются на составе фекальных микробных сообществ (Cantacessi *et al.*, 2014).

Установлено, что заражение крупного рогатого скота нематодой *Ostertagia ostertagi* приводит к нарушению функции желудочно-кишечного тракта (Li *et al.*, 2011). Дана характеристика микробиоты сычуга в ответ на повторное заражение паразитом. Показано, что повторная инфекция не вызвала значительного изменения состава микробного сообщества у животных. Инфекция, по-видимому, имела минимальное влияние на микробное разнообразие сычуга на уровне рода у иммунизированных животных. Авторы считают, что полученные результаты демонстрируют способность иммунизированных животных развивать и поддерживать надлежащую стабильность микробной экосистемы сычуга, а минимальное нарушение микробиоты сычуга крупного рогатого скота в результате повторного инфицирования может в равной степени способствовать восстановлению функции желудка у иммунизированных животных (Li *et al.*, 2011). В ходе эволюции хозяин и его микробиота установили мутуалистические отношения. Микробиота сычуга содержит бактерии, которые продуцируют мощный ингибитор секреции гастрина в организме хозяина, что приводит к снижению уровня гастрина примерно на 90% и напрямую влияет на физиологию хозяина. Показано, что сычужная микробиота может продуцировать значительное количество серпинов, большого класса ингибиторов протеаз, участвующих в регуляции широкого спектра физиологических процессов. Серпины, продуцируемые сычужной микробиотой, предотвращают прикрепление протеаз хозяина, играя важную роль во взаимодействии между сычужной микробиотой и хозяином. Возможно, пара-

зитарная инфекция изменяет состав микробиоты кишечника и, таким образом, снижает производство незаменимых аминокислот микробиотой (Li *et al.*, 2011).

Некоторыми авторами высказано предположение, что состав микробиоты в двенадцатиперстной кишке мыши может влиять на выживание *Heligmosomoides polygyrus* в хозяине, а нематода, в свою очередь, может активно модифицировать микробиоту, чтобы способствовать собственному выживанию (Reynolds *et al.*, 2014). Эти данные согласуются с полученными ранее при исследовании другой паразитической нематоды свиней *Trichuris muris*, для которой установлена зависимость ее выживания от присутствия кишечной микробиоты. Это позволило авторам предположить существование более богатых и более интерактивных отношений между микробиотой и гельминтами в желудочно-кишечном тракте млекопитающих (Reynolds *et al.*, 2014).

Контролируемые лабораторные эксперименты на животных продемонстрировали, что заражение гельминтами приводит к существенным изменениям в составе кишечной микробиоты. Хроническая инфекция *Heligmosomoides polygyrus* в двенадцатиперстной кишке мышей вызывает увеличение численности видов Lactobacillaceae и Enterobacteriaceae в тонкой кишке (Walk *et al.*, 2010; Rausch *et al.*, 2013; Reynolds *et al.*, 2014). Сходным образом, хроническая инфекция мышей нематодами *Trichuris muris*, колонизирующими слепую кишку, приводит к уменьшению разнообразия бактерий в пределах *Bacteroidetes phyla* в фекалиях хозяев, а также к увеличению численности представителей семейства Lactobacillaceae (Houlden *et al.*, 2015). Эти данные подтверждают гипотезу о том, что паразиты изменяют численность и относительное распределение бактерий в желудочно-кишечном тракте.

Наряду с влиянием на состав и функцию комменсальных и симбиотических видов микробиоты, заражение гельминтами также может изменять реакцию хозяина на инфекцию патогенными видами бактерий. Например, коинфекция у мышей нематод *H. polygyrus* или *Nippostrongylus brasiliensis* с патогенными бактериями *Salmonella enterica serovar typhimurium* (*S. typhimurium*), приводит к увеличению смертности мышей, отеку кишечника, эритроэрозиям и увеличению утолщения стенки кишки по сравнению с моноинфекцией *S. typhimurium* у этих млекопитающих (Reynolds *et al.*, 2015).

Аналогичные работы, связанные с исследованием цестод, единичны. Так, показано, что заражение крыс цестодой *Hymenolepis diminuta* приводит к изменениям в микробиоме слепой кишки хозяина. Большинство изменений происходит среди представителей Firmicutes: в присутствии

гельминтов уменьшается число видов *Bacilli* и увеличивается число видов *Clostridia*, что может свидетельствовать о существовании механизмов, с помощью которых этот гельминт может оказывать терапевтическое действие (McKenney *et al.*, 2015). В целом, присутствие гельминтов связано с высоким разнообразием микробиоты, что, по мнению некоторых авторов, может положительно влиять на здоровье хозяина (Ramanan *et al.*, 2016; Giacomini *et al.*, 2016). В системе диких грызунов вариации в составе и численности таксонов кишечных микроорганизмов, связанных с гельминтами, были специфичны для каждого вида гельминтов и наблюдались как выше, так и ниже положения гельминта в кишечнике. Наиболее выраженная ассоциация гельминтов и микробиоты была между присутствием ленточных червей в тонком кишечнике и увеличением количества *Bacteroidetes* в желудке (Kreisinger *et al.*, 2015). Авторы считают, что гельминты могут изменять гомеостаз кишечника, а свободноживущие грызуны с разнообразным сообществом гельминтов могут быть полезной моделью для выяснения взаимодействий между гельминтами и микробиотой.

Таким образом, исследование влияния гельминтов на состав и разнообразие микробиоты хозяина заслуживает пристального внимания.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ПАРАЗИТ–МИКРОБИОТА И ИММУНИТЕТ ХОЗЯИНА

Известно, что кишечная микробиота важна для развития зрелой иммунной системы позвоночных животных, а также для поддержания иммунологического гомеостаза в кишечном тракте (Zaiss, Harris, 2016). Хотя многие сотни видов бактерий колонизируют кишечник млекопитающих, баланс между этими видами варьирует в широких пределах между людьми в популяции.

Заражение гельминтами также может изменять метаболизм хозяина, что в свою очередь влияет на его иммунный ответ (Zaiss, Harris, 2016). Взаимодействия между кишечной микробиотой, иммунной системой и патогенами описывают кишечник как сложную экосистему, где все компоненты взаимодействуют между собой для поддержания гомеостаза (Berrilli *et al.*, 2012). Микробиота кишечника оказывает большое влияние на развитие метаболического и иммунологического статуса хозяина – млекопитающего. И микроорганизмы, и гельминты должны противостоять иммунной системе хозяина. Например, экспериментальная инфекция нематодами *Trichuris muris* у мышей уменьшила в фекалиях количество таких метаболитов, как производные витамина D2/D3, жирные кислоты и связанные с ними метаболиты, глицерофосфолипиды, углеводы растительного происхождения и промежуточные продукты синтеза аминокислот (Houlden *et al.*, 2015). У хо-

мяков, инфицированных анкилостомами *Necator americanus*, также установлено значительное изменение уровней метаболитов в моче, что может быть связано с изменениями состава микробиоты кишечника (Reynolds *et al.*, 2015). При заражении свиней нематодами *Trichuris suis* изменяется состав микробиоты толстой кишки, сопровождающийся метаболическим сдвигом, при этом инфекция приводит к снижению уровня кофакторов углеводного обмена и биосинтеза аминокислот (Li *et al.*, 2012; Wu *et al.*, 2012).

Считается, что кишечные гельминты и некоторые виды бактерий из состава микробиоты обладают сильными иммуномодулирующими свойствами. Так показано, что гельминты изменяют состав микробиоты кишечника и, наоборот, что присутствие и состав микробиоты влияет на колонизацию гельминтов у хозяев млекопитающих. Есть мнение, что понимание разнонаправленных комплексных взаимодействий между кишечными микроорганизмами, гельминтами и иммунной системой хозяина позволит применять более целостный подход при использовании про-, пре-, синбиотиков, антибиотиков и антигельминтиков, а также при разработке методов лечения аутоиммунных и аллергических состояний (Reynolds *et al.*, 2015).

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ПАРАЗИТ–МИКРОБИОТА И ВОСПАЛИТЕЛЬНЫЕ ЗАБОЛЕВАНИЯ КИШЕЧНИКА

Как отмечено выше, кишечные паразиты взаимодействуют с микробным сообществом, изменяя играющий решающую роль для здоровья организма баланс между хозяином и комменсальной микробиотой. Вследствие этого растет интерес к исследованию возможных взаимодействий между микробиотой, паразитами, иммунным ответом хозяина на заражение и воспалительными процессами в кишечнике (Berrilli *et al.*, 2012).

На мышах и человеке продемонстрировано, что инфекции желудочно-кишечными гельминтами могут защищать от некоторых воспалительных заболеваний кишечника (ВЗК), вызывая иммунные реакции, которые изменяют баланс комменсальных и патогенных бактерий в кишечнике (Ramanan *et al.*, 2016). Предложена схема взаимодействия гельминтов и бактерий при воспалительном заболевании кишечника (Giacomini *et al.*, 2016). Согласно этой схеме, ВЗК связано с ограничением разнообразия бактерий и ухудшением барьерной функции эпителия, а также с нарушением формирования плотных межклеточных контактов и выработкой слизи. В результате такие бактерии, как *Bacteroidales*, могут прикрепляться к эпителиальной стенке или преодолевать эпителиальный барьер. Кишечные гельминты вызывают иммунную реакцию, защищающую эпителиальный барьер,

включая выделение цитокинов 2-го типа и интерлейкина IL22, которые совместно усиливают выработку слизи бокаловидными клетками и экспрессию антимикробных пептидов, препятствуя прикреплению бактерий. Усиление барьерной функции способствует развитию разнообразных бактерий (например, Clostridiales), влияющих на выздоровление, что в сочетании с индукцией регуляторных Т-клеток червями и их секреторными продуктами помогает остановить воспалительный процесс в кишечнике, таким образом облегчая тяжесть ВЗК (Ramanan *et al.*, 2016; Giacomini *et al.*, 2016).

В связи с выявленным влиянием паразитов на состав микробиоты кишечника было предложено исследовать возможность использования паразитов, компонентов паразита или их продуктов в качестве терапевтических средств при лечении воспалительных процессов в кишечнике (Chen *et al.*, 2005) и оценить гельминтов как терапевтическое средство для лечения некоторых иммуноопосредованных расстройств, включая определенные виды воспалительных заболеваний кишечника (Summers *et al.*, 2005). Авторы считают, что полученные результаты, обеспечат основу для понимания иммуномодулирующего действия гельминтов. В свою очередь, это позволит разработать более эффективные способы лечения иммуноопосредованных заболеваний и кишечные вакцины для профилактики и лечения вызванных микроорганизмами заболеваний в районах с многочисленными инфекциями (Weng *et al.*, 2007).

На моделях животных показано, что гельминтозы улучшают состояние пациентов при некоторых воспалительных заболеваниях. Гельминты по мере созревания, миграции и питания внутри хозяина способны вызывать серьезные повреждения его тканей. В организме хозяина эти паразиты могут сохраняться в течение многих лет. В этом случае иммунный ответ хозяина должен быть хорошо адаптирован для удаления крупных многоклеточных патогенов, заживления ран и восстановления тканей и смягчения воспалительной патологии, связанной с хронической инфекцией. Выдвинуто предположение, в соответствии с которым для изгнания желудочно-кишечных паразитов запускается иммунный ответ, включающий повышенное производство слизи, изменения в ее составе и повышенный обмен эпителиальных клеток. Все это может положительно влиять на восстановление барьерной функции слизистой оболочки во время воспалительного заболевания кишечника и уменьшать воспаление, вызванное болезнетворными кишечными бактериями. Изучение защитных механизмов хозяина, активируемых во время кишечной гельминтной инфекции, может выявить новые пути для поддержания барьерной функции слизистых оболочек (Wolff *et al.*, 2012).

В то же время существуют данные о том, что инфекция нематодами *Heligmosomoides polygyrus* обостряет колит, вызванный инфекцией грамотрицательными бактериями *Citrobacter rodentium*. Тяжесть заболевания у коинфицированных мышей коррелировала с высокой нагрузкой *Citrobacter* в кишечнике. Эти результаты демонстрируют, что инфекция гельминтами может нарушать защиту хозяина от одновременной кишечной бактериальной инфекции и способствовать индуцированному бактериями повреждению кишечника (Weng *et al.*, 2007).

Исследования вспышек *Giardia lamblia*, паразитических жгутиковых простейших, показали, что 40–80% инфицированных пациентов испытывают длительные функциональные желудочно-кишечные расстройства после избавления от паразитов. Эти данные свидетельствуют о том, что иммунные реакции хозяина на собственную микробиоту из-за нарушения эпителиального барьера могут частично способствовать развитию постинфекционных расстройств кишечника. Понимание постинфекционных механизмов может помочь в разработке новых терапевтических подходов к лечению хронических заболеваний кишечника (Chen *et al.*, 2013).

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ПАРАЗИТ– МИКРОБИОТА И АУТОИММУННЫЕ ЗАБОЛЕВАНИЯ

Как было упомянуто, хорошо известно, что кишечные гельминты обладают мощными иммуномодулирующими свойствами. В связи с этим проводятся исследования влияния гельминтных инвазий на некоторые аутоиммунные заболевания. Например, продемонстрировано на мышах, что гельминтоз изменяет состав бактериальной микробиоты и увеличивает концентрацию короткоцепочечных жирных кислот, которые облегчают течение аллергической астмы (Zaiss *et al.*, 2015). Предложена возможная схема влияния инвазии нематодами, приводящая к ослаблению аллергического воспаления дыхательных путей (Reynolds *et al.*, 2015). Исследуются механизмы воздействия гельминтов на такие разнообразные заболевания хозяина, как аллергия, рассеянный склероз, ревматоидный артрит, псориатический артрит и аутизм (Wu *et al.*, 2012).

В ходе гельминтозных инфекций показано общее снижение провоспалительных цитокинов, связанных с хроническим воспалением. Кроме того, в географических регионах с более высокой распространенностью паразитарных инфекций реже встречаются аутоиммунные расстройства (Sewell *et al.*, 2002). Высказывается мнение, что снижение гельминтных инвазий в развитых странах может быть причиной увеличения числа аутоиммунных и аллергических заболеваний в популяциях людей (Reddy, 2010). На основании не-

скольких исследований, проведенных в условиях развивающихся стран, были представлены доказательства роли кишечных нематод в профилактике аллергических реакций (Summers *et al.*, 2005). Это явление известно как “гигиеническая гипотеза” (Berrilli *et al.*, 2012). Есть данные об использовании живых гельминтов в клинических испытаниях в попытках облегчить аллергические и аутоиммунные расстройства (Khan, Fallon, 2013). Хотя во многих исследованиях были зафиксированы положительные клинические результаты, терапия с использованием нематод *Trichuris suis*, тем не менее, вызывает критику из-за опасности инвазии червей для физиологии человека (Van Kruiningen, West, 2005), а также потенциальных побочных эффектов со стороны желудочно-кишечного тракта (Bager *et al.*, 2011). Такие исследования имеют как сторонников, так и противников. В качестве аргументов “за” отмечаются сильные иммунные свойства живого паразита, небольшие материальные затраты на него, хорошие результаты этой терапии. В то же время аргументов “против” значительно больше. К ним относится, в первую очередь, этический аспект применения живых червей. Кроме того, на пациента оказывает действие полный спектр экскреторно-секреторных продуктов гельминтов, в процессе терапии гельминтами повреждается слизистая оболочка кишечника, после удаления паразитов отмечается повторное появление симптомов, отмечается сложность в правильном использовании плацебо-контролей и провоспалительная активность живых червей (Matuszewska—Cheruiyot *et al.*, 2018).

АНТИМИКРОБНАЯ АКТИВНОСТЬ КИШЕЧНЫХ ГЕЛЬМИНТОВ

Одна из причин влияния кишечных гельминтов на микробиоту хозяина — секреция этими паразитами антимикробных пептидов (Ashour, Othman, 2020). Антимикробные пептиды — это природные антибиотики, вырабатываемые всеми живыми организмами. У многоклеточных животных они действуют как факторы защиты хозяина, устраняя бактериальные патогены (Bruno *et al.*, 2019). Например, у нематод было выявлено четыре группы антимикробных пептидов. В основном эти исследования ограничиваются видами *Caenorhabditis elegans* и *Ascaris suum*. Несмотря на отсутствие полной информации о геноме для большинства видов нематод, ясно, что ни одна из антимикробных пептидных групп не экспрессируется универсально всеми нематодами. И наоборот ни один вид не продуцирует все типы антимикробных пептидов (Tagg, 2012).

С целью исследования взаимоотношений паразитических нематод и микробиоты позвоночного хозяина изучали экскреторно-секреторные продукты и биологическую жидкость *A. suum*,

чтобы определить антимикробную активность этих образцов (Midha *et al.*, 2018). Экскреторно-секреторные продукты от различных стадий *A. suum* и биологическую жидкость от взрослых самцов анализировали с помощью масс-спектрометрии. В этих образцах были обнаружены антимикробные пептиды, лизоцим, а также с-белки, содержащие домены типа лектина. Секреторные продукты нематод от кишечных личинок L4-стадии и взрослых червей проявляли антимикробную активность широкого спектра действия. Кроме того, экскреторно-секреторные продукты взрослых *A. suum* вмешивались в процесс образования биопленки *Escherichia coli* и вызывали бактериальную агрегацию. По мнению авторов, эти результаты показывают, что *A. suum* продуцирует множество факторов, обладающих антимикробной активностью широкого спектра действия, для взаимодействия с микробиологической средой в кишечнике (Midha *et al.*, 2018). На формирование микробиоты кишечника влияет как иммунитет хозяина, так и метаболиты гельминтов, хотя последние остаются мало изученными. Учитывая, что нематоды изменяют состав микробиоты кишечника хозяина без видимого ущерба для него, некоторые авторы считают, что изучение развития паразитических нематод и их влияния на окружающую микробиоту может дать представление о том, как последнюю можно изменять в терапевтических целях (Midha *et al.*, 2018). Установлено, что *A. suum* на обитающих в кишечнике стадиях жизненного цикла, с помощью различных антимикробных стратегий влияет на состав микробиоты хозяина. При этом антимикробный потенциал экскреторно-секреторных продуктов нематод различается в зависимости от стадии жизненного цикла паразита и состава среды обитания. Влияние гельминтов будет более выраженным при сильной инвазии, так как локальная концентрация противомикробных веществ, вероятно, будет выше. Эти факторы позволяют нематодам выделять нишу для выживания в микробной среде и при этом частично отвечать за изменения в микробиоме кишечника во время паразитарной инфекции (Midha *et al.*, 2018).

Обнаружено, что экскреторно — секреторные продукты нематоды *Heligmosomoides polygyrus* проявляют антимикробную активность в отношении различных бактерий (Reynolds *et al.*, 2014, Rausch *et al.*, 2018). Высказано предположение, что нематоды изменяют микробное окружение и вырабатывают факторы, ограничивающие рост определенных микроорганизмов. Продемонстрировано, что *H. polygyrus* может активно формировать состав микробиоты хозяина, высвобождая противомикробные вещества, и нарушать приспособленность нематод в отсутствие бактерий хозяина (Rausch *et al.*, 2018). Другими исследователями установлено, что видовое обилие *Lactobacillus* в двенадцати

типерстной кишке положительно коррелирует с восприимчивостью к *H. polygyrus* (Reynolds *et al.*, 2014). Авторы сформулировали две основные гипотезы для объяснения изменений в составе микробиоты после заражения *H. polygyrus*. По их мнению, во-первых, *H. polygyrus* может активно модифицировать микробиоту с помощью секреторных антимикробных продуктов, например, лизоцима. А во-вторых, воспалительная реакция, вызванная гельминтной инвазией, или и то, и другое, или разрушение эпителиального барьера паразитами, могут изменить кишечную нишу в пользу определенных комменсальных микроорганизмов (Reynolds *et al.*, 2014).

ХОЗЯИН, ПАРАЗИТ И КИШЕЧНАЯ МИКРОБИОТА У РЫБ

В отличие от млекопитающих очень ограниченное количество работ посвящено исследованию взаимоотношений между хозяином, паразитом и кишечной микробиотой у рыб. В тоже время с точки зрения взаимоотношений хозяин—паразит—кишечная микробиота рыбы — весьма интересный объект. Кишечник — один из основных путей заражения рыб, потому что они всегда находятся в тесном контакте с окружающей средой, водой и постоянно подвергаются воздействию бактерий, включая патогены. Известно, что микробиота кишечника рыб играет важную роль в стимулировании развития желудочно-кишечного тракта хозяина, содействует пищеварительной функции, поддерживает толерантность слизистой оболочки, стимулирует иммунный ответ хозяина и обеспечивает определенный уровень защиты от инфекций (Ghosh *et al.*, 2020). Поэтому небольшое количество работ, связанных с исследованием взаимоотношений хозяин—паразит—кишечная микробиота у рыб, заслуживает отдельного внимания.

С помощью методов сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии изучена симбионтная микрофлора, ассоциированная с поверхностью цестод *Eubothrium rugosum*, паразитирующих в кишечнике налима (Поддубная, 2005), *Caryophyllaeus laticeps* из кишечника леща и *Khawia armeniaca* из кишечника храмули (*Varicorinus capoeta sevangi*) (Poddubnaya, Izvekova, 2005), нескольких видов цестод рода *Proteocephalus*, паразитирующих в различных видах рыб-хозяев (Корнева, Плотников, 2006а) и цестод *Triaenophorus nodulosus* из кишечника щуки (Корнева, Плотников, 2006б). В этих работах получены убедительные доказательства прочной ассоциации бактерий с пищеварительно-транспортными поверхностями цестод. Локализация между микротрихиями и тесное прилегание к ним бактерий с тонкой клеточной стенкой может свидетельствовать об их участии в пищеварительно-абсорбционных процессах, протекающих на поверхности тегумента (Поддубная,

2005). Отсутствие очевидных повреждений тегумента клетками микроорганизмов, позволяет считать обнаруженные бактерии симбионтами. На основании полученных данных авторы констатируют наличие у цестод нормальной симбионтной микробиоты, обитающей на поверхности тегумента и обладающей специфическими морфологическими чертами (Корнева, Плотников, 2006а, 2006б). Особенности взаимодействия симбионтной микробиоты и цестод свидетельствуют о взаимной адаптации бактерий и паразитов. Это проявляется, в частности, в наличии специализированных клеточных контактов и отсутствии ультраструктурных признаков патогенного воздействия бактерий на тегумент цестод. Другим подтверждением симбиотических взаимоотношений цестод и микробиоты служит специфичность морфологического состава бактерий у цестод разной видовой принадлежности (Корнева, Плотников, 2006а). Анализ разнообразия бактерий в желудочно-кишечном тракте окуня и на поверхности паразитирующих в нем цестод *Proteocephalus* sp. показал значительное сходство в его составе у хозяина и паразита (Kashinskaya *et al.*, 2020). С целью понимания взаимоотношений в системе хозяин—паразит—микробиота авторы рекомендуют учитывать наличие эндопаразитов и их бактериальную нагрузку при исследовании микробиома рыб. Изучение состава и разнообразия микробиоты кишечника карпа, инфицированного двумя видами ленточных червей *Khawia japonensis* и *Atractolytocoestus tenuicollis* позволило установить, что заражение двумя видами цестод существенно не повлияло на микробное разнообразие и богатство, но изменило микробный состав на уровне рода. Большее влияние на состав кишечной микробиоты оказала *K. japonensis* (Fu *et al.*, 2019).

Кроме того установлено, что со слизистой кишечника рыб и тегументом цестод бактерии ассоциируются с различной степенью прочности. Определена общая численность и биомасса этих бактерий (Извекова, Лаптева, 2002). Показано, что с пищеварительно-транспортными поверхностями кишечника рыб (щука, налим, лещ) и тегументом обитающих в них цестод (*T. nodulosus*, *E. rugosum*, *C. laticeps* соответственно) ассоциированы бактерии, способные выделять ферменты, гидролизующие основные пищевые субстраты — белки и углеводы (Извекова, 2005, 2006). Микроорганизмы вносят существенный вклад в деградацию этих веществ ферментами кишечника. Высказано предположение о том, что кишечник рыбы и тегумент ее паразита заселены одинаковыми группами бактерий и о возможности использования паразитом гидролаз микробиоты, позволяющих ему успешно конкурировать с хозяином за источники питания (Извекова, 2008).

* * *

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Для понимания эволюционной основы ассоциаций гельминтов и микробиоты крайне важно исследовать природные системы, в которых сообщества микроорганизмов и гельминтов не повреждены. По мнению некоторых авторов, работа должна быть сосредоточена на исследовании некоторых механизмов, играющих роль в трехстороннем взаимодействии между микробиотой, хозяином и гельминтами (Kreisinger *et al.*, 2015).

Обитающие в кишечнике хозяина микроорганизмы при определенных условиях становятся патогенными и могут служить источником возбудителей различных болезней (Llewellyn *et al.*, 2017). Установление такой динамики сообщества в развитии заболеваний или предрасположенности к трансмиссивным болезням является важной целью будущих исследований. Поддержание стабильности в микробных сообществах с помощью пре- или про-синбиотиков может обеспечить эффективные средства для смягчения паразитарных заболеваний. Авторы подчеркивают важность целостного подхода, который включает наблюдения за изменениями физиологических показателей хозяина, паразита и микробиома, чтобы оценить их относительную роль в изменении исхода заболевания. Взаимодействия между паразитом, хозяином и микробиотой, ассоциированной с хозяином, все чаще рассматриваются как определяющие при прогрессировании заболевания и заболеваемости (Llewellyn *et al.*, 2017).

С точки зрения некоторых авторов понимание взаимодействия между микробиотой и кишечными паразитами интересно в плане разработки альтернативных методов лечения, не основанных на химиотерапии и не приводящих к развитию устойчивости к лекарственным средствам (Ras *et al.*, 2015). Кроме того показано, что аутохтонная микробиота влияет на колонизацию бактериальными, вирусными и грибковыми патогенами. Определение механизмов этих взаимодействий, вероятно, может выявить новые терапевтические способы в борьбе с инфекционными заболеваниями. Вместе с тем, учитывая текущие клинические испытания с использованием гельминтов и продуктов гельминтов, а также способность модулировать функцию микробиоты с использованием про-, пре- и синбиотиков, важно определить вклад микробиоты во взаимодействие с гельминтами, чтобы обеспечить синергетические пути, которые будут направлены на лечение иммунной дисрегуляции (Reynolds *et al.*, 2015).

Можно предположить, что целостное понимание сложных трехсторонних взаимодействий между хозяином, его микрофлорой и паразитами приведет к улучшению здоровья животных и человека.

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания (тема 121051100100-8).

Извекова Г.И. Активность карбогидраз симбионтной микрофлоры и их роль в процессах пищеварения у рыб и паразитирующих в них цестод (на примере шуки и *Triaenophorus nodulosus*) // Журн. эвол. биохим. физиол. 2005. Т. 41. № 4. С. 325–331.

Извекова Г.И. Пищевые адаптации у низших цестод – паразитов рыб // Успехи соврем. биол. 2006. Т. 126. № 6. С. 630–642.

Извекова Г.И. Функциональное значение микрофлоры кишечника для рыб и цестод // Успехи соврем. биол. 2008. Т. 128. № 5. С. 507–517.

Извекова Г.И., Лантеева Н.А. Микрофлора пищеварительно-транспортных поверхностей кишечника шуки и паразитирующего в нем *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) (Cestoda, Pseudophyllidea) // Биол. внутр. вод. 2002. № 4. С. 75–79.

Корнева Ж.В., Плотников А.О. Симбионтная микрофлора, колонизирующая тегумент протеоцефалидных цестод и кишечник их хозяев – рыб // Паразитология. 2006а. Т. 40. № 4. С. 313–327.

Корнева Ж.В., Плотников А.О. Симбионтная микрофлора, колонизирующая тегумент *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda) и кишечник его хозяина – шуки // Паразитология. 2006б. Т. 40. № 6. С. 535–546.

Поддубная Л.Г. Электронно-микроскопическое исследование микрофлоры, ассоциированной с тегументом цестоды *Eubothrium rugosum*, паразита кишечника налима // Паразитология. 2005. Т. 39. № 4. С. 293–298.

Ashour D.S., Othman A.A. Parasite–bacteria interrelationship // Parasitology Res. 2020. V. 119. P. 3145–3164.

Austin B. The bacterial microflora of fish, revised. Review Article // The Scientific World J. 2006. V. 6. P. 931–945.

Bager P., Kapel C., Roepstorff A., Thamsborg S., Arved J., Rønberg S., Kristensen B., Poulsen L.K., Wohlfahrt J., Melbye M. Symptoms after ingestion of pig whipworm *Trichuris suis* eggs in a randomized placebo-controlled double-blind clinical trial // PLoS ONE. 2011. V. 6(8): e22346. P. 1–11.

Berrilli F., Di Cave D., Cavallero S., D’Amelio S. Interactions between parasites and microbial communities in the human gut // Front. Cell. Infect. Microbiol. 2012. V. 2. Art. 141. P. 1–6.

Bruno R., Maresca M., Cnaan S., Cavalier J.-F., Mabrouk K., Boidin-Wichlacz C., Olleik H., Zeppilli D., Brodin P., Massol F., Jollivet D., Jung S., Tasiemski A. Worms’ antimicrobial peptides // Mar. Drugs. 2019. V. 17(9). 512. P. 1–22.

Cantacessi C., Giacomini P., Croese J., Zakrzewski M., Sotillo J., McCann L., Nolan M.J., Mitreva M., Krause L., Loukas A. Impact of experimental hookworm infection on the human gut microbiota // J Infect Dis. 2014. V. 210. P. 1431–1434.

Chen C.C., Louie S., McCormick B., W. Walker A., Shi H.N. Concurrent infection with an intestinal helminth parasite impairs host resistance to enteric *Citrobacter rodentium* and enhances *Citrobacter*-induced colitis in mice // Infect Immun. 2005. V. 73. P. 5468–5481.

Chen T.-L., Chen S., Wu H.-W., Lee T.-C., Lu Y.-Z., Wu L.-L., Ni Y.-H., Sun C.-H., Yu W.-H., Buret A.G., Yu L.C.-H.

- Persistent gut barrier damage and commensal bacterial influx following eradication of Giardia infection in mice // *Gut Pathogens*. 2013. V. 5. Art. 26. P. 1–12.
- Cooper P., Walker A.W., Reyes J., Chico M., Salter S.J., Vaca M., Parkhill J. Patent human infections with the whipworm, *Trichuris trichiura*, are not associated with alterations in the faecal microbiota // *PLoS ONE*. 2013. V. 8. e76573. P. 1–12.
- Cuesta-Astroz Y., de Oliveira F., Nahum L.A., Oliveira G. Helminth secretomes reflect different lifestyles and parasitized hosts // *Inter. J. Parasitol.* 2017. V. 47. P. 529–544.
- Dezfuli B.S., Bosi G., DePasquale J.A., Manera M., Giari L. Fish innate immunity against intestinal helminthes // *Fish Shellfish Immunol.* 2016. V. 50. P. 274–287.
- Eckburg P.B., Bik E.M., Bernstein C.N., Purdom E., Dethlefsen L., Sargent M., Gill S.R., Nelson K.E., Relman D.A. Diversity of the human intestinal microbial flora // *Science*. 2005. V. 308. P. 1635–1638.
- Fu P.P., Xiong F., Feng W.W., Zou H., Wu S.G., Li M., Wang G.T., Li W.X. Effect of intestinal tapeworms on the gut microbiota of the common carp, *Cyprinus carpio* // *Parasites Vectors*. 2019. V. 12. Art. 252. 1–11.
- Ghosh K., Mukherjee A., Dutta D., Banerjee S., Breines E.M., Hareide E., Ringø E. Endosymbiotic pathogen-inhibitory gut bacteria in three Indian Major Carps under polyculture system: A step toward making a probiotics consortium // *Aquaculture and Fisheries*. 2020. V. 6. P. 192–204.
- Giacomin P., Agha Z., Loukas A. Helminths and intestinal flora team up to improve gut health // *Trends in Parasitol.* 2016. V. 32. P. 664–666.
- Glendinning L., Nausch N., Free A., Taylor D.W., Mutapi F. The microbiota and helminths: sharing the same niche in the human host // *Parasitol.* 2014. V. 141. P. 1255–1271.
- Gomaa E.Z. Human gut microbiota/microbiome in health and diseases: a review // *Antonie van Leeuwenhoek*. 2020. V. 113. P. 2019–2040.
- Hewitson J.P., Grainger J.R., Maizels R.M. Review Helminth immunoregulation: The role of parasite secreted proteins in modulating host immunity // *Mol. Biochem. Parasitol.* 2009. V. 167. P. 1–11.
- Hewitson J.P., Harcus Y., Murray J., van Agtmaal M., Filbey K.J., Grainger J.R., Bridgett S., Blaxter M.L., Ashton P.D., Ashford D.A., Curwen R.S., Wilson R.A., Dowle A.A., Maizels R.M. Proteomic analysis of secretory products from the model gastrointestinal nematode *Heligmosomoides polygyrus* reveals dominance of Venom Allergen-Like (VAL) proteins // *J. Proteom.* 2011. V. 74. P. 1573–1594.
- Houlden A., Hayes K.S., Bancroft A.J., Worthington J.J., Wang P., Grencis R.K., Roberts I.S. Chronic *Trichuris muris* infection in C57BL/6 mice causes significant changes in host microbiota and metabolome: effects reversed by pathogen clearance // *PLoS One*. 2015. V. 10. e0125945. P. 1–25.
- Huang S.-Y., Yue D.-M., Hou J.-L., Zhang X.-X., Zhang F., Wang C.-R., Zhu X.-Q. Proteomic analysis of *Fasciola gigantica* excretory and secretory products (FgESPs) interacting with buffalo serum of different infection periods by shotgun LC-MS/MS // *Parasitol. Res.* 2019. V. 118. P. 453–460.
- Kashinskaya E.N., Simonov E.P., Izvekova G.I., Parshukov A.N., Andree K.B., Solovyev M.M. Composition of the microbial communities in the gastrointestinal tract of perch (*Perca fluviatilis* L. 1758) and cestodes parasitizing the perch digestive tract // *J Fish Dis.* 2020. V. 43. Iss 1. P. 23–38.
- Khan A.R., Fallon P.G. Helminth therapies: Translating the unknown unknowns to known knowns // *Inter. J. Parasitol.* 2013. V. 43. P. 293–299.
- Kreisinger J., Bastien G., Hauffe H.C., Marchesi J., Perkins S.E. Interactions between multiple helminthes and the gut microbiota in wild rodents // *Phil. Trans. R. Soc. B.* 2015. V. 370: 20140295. P. 1–13.
- Lee S.C., Tang M.S., Lim Y.A.L., Choy S.H., Kurtz Z.D., Cox L.M., Gundra U.M., Cho I., Bonneau R., Blaser M.J., Chua K.H., Loke P. Helminth colonization is associated with increased diversity of the gut microbiota // *PLoS Negl Trop Dis.* 2014. V. 8(5): e2880. P. 1–15.
- Li R.W., Wu S., Li W., Huang Y., Gasbarre L.C. Metagenome plasticity of the bovine abomasal microbiota in immune animals in response to *Ostertagia ostertagi* infection // *PLoS One*. 2011. V. 6: e24417. P. 1–10.
- Li R.W., Wu S., Li W., Navarro K., Couch R.D., Hill D., Urban J.F. Jr. Alterations in the porcine colon microbiota induced by the gastrointestinal nematode *Trichuris suis* // *Infect Immun.* 2012. V. 80. P. 2150–2157.
- Llewellyn M.S., Leadbeater S., Garcia C., Sylvain F.E., Custodio M., Ang K.P. Powell F., Carvalho G.R., Creer S., Elliott J., Derome N., Parasitism perturbs the mucosal microbiome of *Atlantic Salmon* // *Scientific Reports*. 2017. V. 7: 43465. P. 1–10.
- Loke P., Lim Y.A.L. Helminths and the microbiota: parts of the hygiene hypothesis // *Parasite Immunol.* 2015. V. 37. P. 314–323.
- Maruszewska-Cheruiyot M., Donskow-Łysoniewska K., Doligalska M. Helminth therapy: Advances in the use of parasitic worms against Inflammatory Bowel Diseases and its challenges. Review // *Helminthologia*. 2018. V. 55. P. 1–11.
- McKenney E.A., Williamson L., Yoder A.D., Rawls J.F., Bilbo S.D., Parker W. Alteration of the rat cecal microbiome during colonization with the helminth *Hymenolepis diminuta* // *Gut Microbes*. 2015. V. 6. P. 182–193.
- Midha A., Janek K., Niewianda A., Henklein P., Guenther S., Serra D.O. Schlosser J., Hengge R., Hartmann S. The intestinal roundworm *Ascaris suum* releases antimicrobial factors which interfere with bacterial growth and biofilm formation // *Front. Cell. Infect. Microbiol.* 2018. V. 8. Art. 271. P. 1–13.
- Poddubnaya L.G., Izvekova G.I. Detection of bacteria associated with the tegument of caryophyllidean cestodes // *Helminthologia*. 2005. V.42. № 1. P. 9–14.
- Ramanan D., Bowcutt R., Lee S.C., Tang M.S., Kurtz Z.D., Ding Y., Honda K., Gause W.C., Blaser M.J., Bonneau R.A., Lim Y.A.L., Loke P., Cadwell K. Helminth infection promotes colonization resistance via type 2 immunity // *Science*. 2016. V. 352. P. 608–612.
- Ranganathan S., Garg G. Review Secretome: clues into pathogen infection and clinical applications // *Genome Medicine*. 2009. V. 1: 113. P. 1–7.

- Ras R., Huynh K., Desoky E., Badawy A., Widmer G. Perturbation of the intestinal microbiota of mice infected with *Cryptosporidium parvum* // *Inter. J. Parasitology*. 2015. V. 45. P. 567–573.
- Rausch S., Held J., Fischer A., Heimesaat M.M., Kühl A.A., Bereswill S., Hartmann S. Small intestinal nematode infection of mice is associated with increased Enterobacterial loads alongside the intestinal tract // *PLOS ONE*. 2013. V. 8. P. 1–13.
- Rausch S., Midha A., Kuhring M., Affinass N., Radonic A., Kühl A.A., Bleich A., Renard B.Y., Hartmann S. Parasitic nematodes exert antimicrobial activity and benefit from microbiota-driven support for host immune regulation // *Front. Immunol.* 2018. V. (92282). P. 1–12.
- Reddy M.V.R. Immunomodulators of helminthes: promising therapeutics for autoimmune disorders and allergic diseases // *Indian J. Clin. Biochem.* 2010. V. 25. P. 109–110.
- Reynolds L.A., Finlay B.B., Maizels R.M. Cohabitation in the intestine: Interactions among helminth parasites, bacterial microbiota, and host immunity // *J. Immunol.* 2015. V. 195. P. 4059–4066.
- Reynolds L.A., Smith K.A., Filbey K.J., Harcus Y., Hewitson J.P., Redpath S.A., Valdez Y., Yebra M.J., Finlay B.B., Maizels R.M. Commensal-pathogen interactions in the intestinal tract Lactobacilli promote infection with, and are promoted by, helminth parasites // *Gut Microbes*. 2014. V. 5. P. 522–532.
- Rowland I., Gibson G., Heinken A., Scott K., Swann J., Thiele I., Tuohy K. Gut microbiota functions: metabolism of nutrients and other food components // *Eur. J. Nutr.* 2018. V. 57. P. 1–24.
- Sewell D.L., Reinke E.K., Hogan L.H., Sandor M., Fabry Z. Immunoregulation of CNS autoimmunity by helminth and mycobacterial infections // *Immunol. Lett.* 2002. V. 82. P. 101–110.
- Summers R.W., Elliott D.E., Urban J.F., Thompson R.A., Weinstock J.V. *Trichuris suis* therapy for active ulcerative colitis: a randomized controlled trial // *Gastroenterology*. 2005. V. 128. P. 825–832.
- Tarr D.E.K. Nematode antimicrobial peptides // *Invertebrate Surv. J.* 2012. V. 9. P. 122–133.
- Van Kruiningen H.J., West A.B. Potential danger in the medical use of *Trichuris suis* for the treatment of inflammatory bowel disease // *Inflamm. Bowel. Dis.* 2005. V. 11. P. 515.
- Walk S.T., Blum A.M., S. Ewing A.-S., Weinstock J.V., Young V.B. Alteration of the murine gut microbiota during infection with the parasitic helminth *Heligmosomoides polygyrus* // *Inflamm. Bowel. Dis.* 2010. V.16. P. 1841–1849.
- Weng M., Huntley D., Huang I.F., Foye-Jackson O., Wang L., Sarkissian A., Zhou Q., Walker W.A., Cherayil B.J., Shi H.N. Alternatively activated macrophages in intestinal helminth infection: effects on concurrent bacterial colitis // *J. Immunol.* 2007. V. 179. P. 4721–4731.
- Wolff M.J., Broadhurst M.J., Loke P. Helminthic therapy: improving mucosal barrier function // *Trends Parasitol.* 2012. V. 28. P. 187–194.
- Wu S., Li R.W., Li W., Beshah E., Beshah E., Dawson H.D., Urban J.F., Jr. Worm burden-dependent disruption of the porcine colon microbiota by *Trichuris suis* infection // *PLoS ONE*. 2012. V. 7(4): e35470. P. 1–9.
- Zaiss M.M., Harris N.L. Interactions between the intestinal microbiome and helminth parasites // *Parasite Immunol.* 2016. V. 38. P. 5–11.
- Zaiss M.M., Rapin A., Lebon L., Dubey L.K., Mosconi I., Sarter K., Piersigilli A., Menin L., Walker A.W., Rougemont J., Paerewijck O., Geldhof P., McCoy K.D., Macpherson A.J., Croese J., Giacomini P.R., Loukas A., Junt T., Marsland B.J., Harris N.L. The intestinal microbiota contributes to the ability of helminths to modulate allergic inflammation // *Immunity*. 2015. V. 43. P. 998–1010.

Parasitic Infections and Intestinal Microbiota: (Review)

G. I. Izvekova[#]

Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok, 109, Yaroslavl obl., 152742 Russia

[#]*e-mail: izvekova@ibiw.ru*

The review analyzes articles devoted to the relationships between the parasites dwelling in the vertebrate intestines and the host microbiota, as well as the influence of these members of the intestinal ecosystem on the host. The effect of helminths on the composition of the microbiota of the host and its immunity, some autoimmune disorders, and inflammatory bowel diseases are considered, and the antimicrobial activity of helminths is noted. Understanding the complex three-way interactions between the host, its microbiota, and parasites is a fundamental parasitological problem underlying the search for new approaches to improve animal and human health.

Keywords: parasitic worms, intestinal microbiota, host–parasite–microbiota relationships

**ФИЗИОЛОГИЯ
ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА**

УДК [612.34+612.397.23]:612.122.1:616–071.3(98)

**ГОРМОНЫ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ, СОСТАВ НАСЫЩЕННЫХ
ЖИРНЫХ КИСЛОТ И ИХ ВЗАИМОСВЯЗЬ С УРОВНЕМ ГЛЮКОЗЫ
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИНДЕКСА МАССЫ ТЕЛА У ЖИТЕЛЕЙ АРКТИКИ**

© 2022 г. Ф. А. Бичкаева*, Т. Б. Грецкая*, @

*ФГБУН ФИЦ комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова УрО РАН,
ул. Ломоносова, 249, Архангельск, 163001 Россия

@E-mail: tatyana-rab@yandex.ru.

Поступила в редакцию 17.11.2020 г.

После доработки 03.07.2021 г.

Принята к публикации 03.07.2021 г.

Изучено содержание гормонов поджелудочной железы, состав насыщенных жирных кислот (НЖК) и их взаимосвязь с уровнем глюкозы (Глю) в зависимости от индекса массы тела (ИМТ) у аборигенного (А) и местного европеоидного населения (МЕ) Арктики. У МЕ населения с $ИМТ < 18.4 < ИМТ < 25 \text{ кг/м}^2$ выявлены высокое содержание средне- и длинноцепочечных НЖК, величины Саго, проинсулин/инсулин и низкий уровень короткоцепочечных НЖК, инсулина (Инс), величины НОМА ($p < 0.001$), что свидетельствует о более высоких гипергликемических состояниях по сравнению с А. В содержании С-пептида у А значимых изменений не установлено, а у МЕ его содержание значительно повышается при повышении ИМТ. Изучение данных показателей у лиц с $ИМТ > 25 \text{ кг/м}^2$ разной этнической принадлежности показало аналогичную картину, но с большей степенью выраженности.

Ключевые слова: жирные кислоты, глюкоза, гормоны поджелудочной железы, индекс массы тела, Арктика, аборигены, местное европеоидное население

DOI: 10.31857/S1026347022030040

Избыточная масса и ожирение являются одной из значимых проблем современного здравоохранения, распространенность которых обусловлена изменением образа жизни (увеличением потребляемых с пищей калорий), снижением уровня физической активности, социальными (алкоголь, стресс, курение и др.) и демографическими факторами (пол, возраст) (Коробицын, Иванова, 1996; Tchernof, Després, 2013). В настоящее время в Российской Федерации, как и во многих странах мира, отмечен рост распространения избыточной массы тела (ИЗМТ) и ожирения среди взрослого и детского населения. Так, в России ~60% как городского, так и сельского населения старше 30 лет имеет излишний вес, а ~25% страдает ожирением, что, по данным ВОЗ, соответствует показателям других стран (Козлов и др., 2011). Так, популяционными исследованиями доказано, что у латиноамериканского населения выявлен самый высокий риск ожирения по сравнению с европейским, афроамериканским и азиатским населением (Tchernof, Després, 2013). Полученные данные свидетельствуют о том, что частота встречаемости ИЗМТ и ожирения (62.7%) у обследованных лиц, проживающих в условиях Арктики выше (57.3%), чем, в среднем, по стране (Батулин и др., 2017). В

свою очередь, ожирение является результатом непропорционально высокого поступления наиболее энергоемких материалов (углеводов и жиров) по сравнению с их расходом и вызвано нерациональным питанием и, как следствие, изменением метаболизма, закрепленного на генетическом уровне у аборигенного населения Арктики (Когай и др., 2008; Батулин и др., 2017). Вместе с тем показано, что более высокое потребление насыщенных жиров, особенно длинноцепочечных, с одной стороны, связано с повышенным риском сахарного диабета (СД), дислипидемии, сердечно-сосудистых заболеваний и др. (Volk *et al.*, 2014). А с другой, действует как стрессорный фактор на метаболизм как целого организма, так и отдельных органов, включая печень, мышцы и поджелудочную железу (ПЖ), что приводит к инсулинорезистентности (ИР), т.е. повышение содержания циркулирующих насыщенных жирных кислот (НЖК) в крови и развитие ИР ассоциировано с избыточной массой тела и ожирением (Figueiredo *et al.*, 2017). Действительно, экспериментальные исследования на грызунах показали, что введение в их питание определенных видов ЖК (повышение ненасыщенных и снижение насыщенных) заметно улучшает действие инсулина

(Инс), подавляя при этом синтез глюкозы (Глю) (Казначеев, 1980а; Наследов, 2008; Jumpertz *et al.*, 2012; Дудинская и др., 2014; Смирнова, 2016). При этом исследования на дельфинах с высоким содержанием насыщенных жиров в рационе, наоборот, подтвердили повышение уровней Инс и Глю, как и у людей, тогда как у дельфинов, получавших модифицированную диету, — нормализацию уровней данных показателей (Baird *et al.*, 2015). У лиц с высоким содержанием НЖК наблюдалась дисфункция β -клеток ПЖ, сопровождающаяся снижением Инс и повышением уровня Глю (Doliba *et al.*, 2017), что обусловлено особенностями питания и нейрогуморальной регуляции (El-Azzouny *et al.*, 2014). Следовательно, на увеличение массы тела и развитие ожирения могут оказывать влияние как состав употребляемых насыщенных жиров с пищей, так и соотношение их в крови (Arab *et al.*, 2011; Hodson *et al.*, 2018).

В настоящее время накоплен значительный материал о состоянии гомеостаза Глю и гормонов ПЖ у северян разных этнических групп (Догадин и др., 1996; Хаснулин, 1998). Однако взаимосвязь гормонов β -клеток ПЖ, НЖК с уровнем Глю в зависимости от индекса массы тела (ИМТ) у северян является мало изученной и имеет особую актуальность (Догадин и др., 1996; Хаснулин, 1998; Смирнова, 2016) поскольку роль гормонов ПЖ заключается не только в снижении уровня Глю в крови, но и в их антилипидном действии (Аметов, 2008). По данным ряда авторов, в условиях суровых климатических факторов Севера при “полярном метаболическом типе” снижение уровня Глю сопровождается понижением уровня Инс и повышением триглицеридов (ТГ) в крови как одного из энергоемких субстратов (Панин, 1978; Казначеев, 1980а; Miller *et al.*, 1994; Догадин, 1996). При дезадаптации, наоборот, могут существенно повышаться одновременно содержание Глю и НЖК при низких уровнях Инс в крови (Хаснулин и др., 2014). Кроме того, исследования последних лет показали, что у коренных жителей Севера отмечены ранее не встречающиеся социально значимые заболевания (ожирение, СД2, артериальная гипертензия и др.), что является мало изученным (Панин, 1978; Смирнова, 2016). Следовательно, изучение предикторов развития социально значимых заболеваний у клинически здоровых северян имеет особую актуальность в виду наличия северной специфики эндокринно-метаболического профиля (Панин, 1978; Казначеев, 1980б; Хаснулин, 1998).

Цель исследования — изучить содержание гормонов ПЖ, состав НЖК (коротко-, средне- и длинноцепочечных) и их взаимосвязь с уровнем Глю в зависимости от ИМТ у аборигенного (А) (ненцы, коми) и местного европеоидного (МЕ) населения Арктики.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

С 2009 по 2020 гг. выполнено поперечное исследование 1085 человек в возрасте от 20 до 74 лет, родившихся и постоянно проживающих в 15 арктических населенных пунктах Ямало-Ненецкого и Ненецкого автономного округа (ЯНАО и НАО), включающих 643 человек — аборигены (ненцы — 352 чел., коми — 291 чел.) и 442 человек — местное европеоидное (русское) население.

Рассматриваемое нами аборигенное население ненцев и коми, проживающих на севере России, отличается по длительности проживания: ненцы с конца II тысячелетия до н.э., относятся к самодийской этнической группе (Хлобыстин, 1969; Хомич, 1976; Васильев, 1979), популяция коми, относящаяся к угро-финской группе, превышает всего несколько столетий (Лашук, 1972). Самая молодая популяция представлена местным русским населением, предки которых проживают в Заполярье) — на протяжении нескольких поколений (Кушнер, 1960). Ранее считалось, что ненцы и коми представляют генетически закрепленный адаптивный “метаболический тип” к комплексу климатогеографических условий Крайнего Севера (Андропова, Неверова, 1969; Алексеева, 1986). В настоящее время в связи с изменением образа жизни (бытовые условия и ритм трудовой деятельности, структура питания) аборигенного населения было решено объединить ненцев и коми в одну группу, так как они формируют схожий метаболический адаптивный тип, отличающийся от местного европеоидного населения. В целях сравнения изучаемых показателей на современном этапе местное европеоидное население обследовалось в тех же поселках, что и аборигены.

Одновременно проводился опрос с заполнением стандартной анкеты (возраст, национальность пациента и их родителей, перенесенные заболевания, вредные привычки, питание, артериальное давление, антропометрические параметры и др.) и физикальным осмотром врача. На основании анамнестических и анкетных данных врач делал заключение о состоянии здоровья участников исследования. Применялись следующие критерии невключения в исследование — сердечно-сосудистые заболевания и их осложнения, сахарный диабет, заболевания щитовидной железы, острые патологические состояния и обострение хронических болезней. Кроме того, в исследовании принимали участие коренные жители, ведущие “кочевой” образ жизни.

Исследование, получившее одобрение этического комитета, проведено согласно с этическими нормами Хельсинкской декларации Всемирной медицинской ассоциации 1964 г. (изменения и дополнения от 2013 г.). Участники исследования подписали форму согласия, утвержденную Комиссией по биомедицинской этике (научный

совет Института физиологии природных адаптаций ФИЦКИА РАН).

При осмотре обследуемым измеряли длину тела и вес. Был рассчитан ИМТ по формуле: масса тела (кг)/рост тела (m^2). Исходя из его значений, обследованные лица были поделены на три группы (Когай и др., 2008): первая группа (232 человек А и 142 МЕ) служила контролем и состояла из лиц с нормальной массой тела ($18.0 < \text{ИМТ} < 24.9 \text{ кг}/m^2$); вторая группа (207 человек А и 151 МЕ) включала лица с ИзМТ ($25.0 < \text{ИМТ} < 29.9 \text{ кг}/m^2$); третья группа (123 человек А и 92 МЕ) - с ожирением ($\text{ИМТ} > 25 \text{ кг}/m^2$).

Был проведен забор венозной крови натощак (с 8^{00} до 10^{00}). Кровь центрифугировали, отбирали сыворотку, фасовали в пробирки, замораживали при -80°C в жидком азоте и сохраняли ее до начала анализов. Определение спектра НЖК в сыворотке крови проводили в лаборатории биологической и неорганической химии ИФПА ФИЦКИА РАН г. Архангельска. Методом газожидкостной хроматографии на хроматографе Agilent 7890А с пламенно-ионизационным детектором на капиллярных колонках ВРХ-90 SGE (60 м—0.25 мм—0.25 мкм) после предварительной экстракции липидов и последующим получением метиловых эфиров ЖК определяли содержание следующих НЖК: короткоцепочечных (КЦ ЖК) — капроновой (С6:0), каприловой (С8:0), пеларгоновой (С9:0), каприновой (С10:0), ундециловой (С11:0); среднецепочечных (СЦ ЖК) — пентадекановой (С15:0), тридециловой (С13:0), миристиновой (С14:0), лауриновой (С12:0) и длинноцепочечных (ДЦ ЖК) — пальмитиновой (С16:0), маргариновой (С17:0), стеариновой (С18:0), арахиновой (С20:0), генэйкозановой (С21:0), бегеновой (С22:0), трикоциловой (С23:0), лигноцериновой (С24:0) кислот. Рассчитывали суммарные величины $\Sigma\text{НЖК}$, $\Sigma\text{КЦ ЖК}$, $\Sigma\text{СЦ ЖК}$ и $\Sigma\text{ДЦ ЖК}$. Экстрагирование липидов и метилирование ЖК в сыворотке крови проводили методом (Бичкаева и др., 2019). Идентификацию ЖК осуществляли с использованием стандарта Nu-Chek Prep Ins 569 В (США), а количественный расчет ЖК проводили методом внутреннего стандарта С19:0 (нонадекановая кислота) в программе “Agilent Chem Station B.03.01” (США). Иммуно-ферментативным методом с помощью наборов “DRG Instruments GmbH” на планшетном анализаторе для ИФА (ELISYS Uno, Human GmbH, Германия) и фотометре Stat Fax 303 (США) в сыворотке крови определено содержание проинсулина (ПроИнс), Инс и С-пептида (С-пеп). Уровень Глю был измерен спектрофотометрическим методом на биохимическом анализаторе “ФУРУНО СА-270” (Япония) с использованием наборов Chronolab AG (Швейцария). Модель гомеостаза оценки инсулина (НОМА-IR) рассчитывали по формуле уровень глюкозы в сыворотке

крови натощак (ммоль/л) * уровень инсулина натощак (МЕд/л)/22.5, а Саго по формуле уровень глюкозы (ммоль/л)/инсулин (мкЕД/мл). Нормы изучаемых показателей представлены в табл. 1.

Статистическую обработку данных проводили с помощью пакета программы SPSS 17.0. Критический уровень значимости считали равным $p \leq 0.05$. Для большинства показателей в группах была выявлена асимметрия рядов распределения, поэтому использована непараметрическая обработка данных. Учитывались показатели: медиана (Ме), значения 25-го и 75-го перцентилей Ме (25, 75%), медианы в группах сравнивались по U-критерию Манна–Уитни (Наследов, 2008).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В связи с тем, что одним из факторов развития ИР и СД2 является избыточная масса и ожирение (Майоров, 2011), то для начала целесообразно было провести оценку ИМТ. Установлено, что медиана значений ИМТ различных этнических групп населения Арктики с избыточной массой тела и ожирением не попадала в диапазон значений. Все три группы различные по ИМТ отличались по возрасту. При этом испытуемые с признаками избыточной массы тела и ожирения были старше по сравнению с контролем (табл. 1).

Оценивая интегральный показатель углеводного обмена, следует отметить, что уровень Глю у А ($p_{1-2} = 0.209$, $p_{1-3} = 0.001$) и МЕ ($p_{1-2} = 0.016$, $p_{1-3} = 0.002$) населения повышался с увеличением ИМТ, и у А населения у лиц 3-й группы относительно 2-й ($p_{2-3} = 0.063$). Сравнивая аналогичные по ИМТ группы А и МЕ населения, отмечены статистически значимо высокие уровни Глю во 2-й ($p_{2-2} = 0.001$) и 3-й ($p_{3-3} = 0.050$) группе у МЕ. Таким образом, независимо от этнической принадлежности у лиц, проживающих в Арктическом регионе, с увеличением ИМТ уровень Глю повышался, особенно у МЕ 2-й и 3-й группы.

Вместе с тем статистически значимых изменений в содержании Инс у А населения с увеличением ИМТ не установлено, а у МЕ, наоборот, оно повышалось как относительно контрольной группы ($p_{1-2} = 0.07$; $p_{1-3} < 0.001$), так и 2-й ($p_{2-3} = 0.001$). Кроме того, уровень Инс был значимо выше в контрольной группе у МЕ населения относительно А ($p_{1-1} = 0.013$). С увеличением ИМТ у лиц А населения частота встречаемости низких уровней Инс повышалась относительно МЕ населения (29.0, 35.4 и 34.3% против 52.0, 32.0 и 16.0%). Независимо от этнической принадлежности также процент лиц с превышением значений нормы Инс увеличивался у А населения с 9.0 до 16.4%, а у МЕ с 6.3 до 14.3%. Аналогичные изменения были установлены в отношении С-пеп, но в отличие от Инс, уровень С-пеп был значимо выше в 3-й

Таблица 1. Содержание (Me – 25; 75%) глюкозы и гормонов поджелудочной железы у А и МЕ населения с нормальной (ИМТ от 18 до 24.9 кг/м²) и избыточной (ИМТ от 25.0 до 29.9 кг/м²) массой тела, ожирением (ИМТ > 30.0 кг/м²)

Показатели, норма	Этническая принадлежность	Индекс массы тела (ИМТ)				Статистическая значимость (P)	
		М ± m; М (25; 75); мин, макс		ожирение >30.0 (3)	между группами ИМТ		
		норма (контрольная группа) 18–24.9 (1)	ИЗМТ 25.0–29.9 (2)			норма	
n (человек)	А	135	114	68	между группами ИМТ	между аналогичными группами ИМТ А и МЕ	
	МЕ	81	96	64			
Возраст	А	38.0 (28; 50) 17/73	44.50 (33; 53) 20/77	49.0 (38; 55) 22/84	1-2 = 0.008 1-3 < 0.001 2-3 = 0.073	1-1 < 0.001 2-2 = 0.024 3-3 = 0.006	
	МЕ	49.0 (40; 56.5) 16/83	48.0 (38; 56) 21/85	53.0 (45; 59.75) 24/78			
ИМТ	А	22.77 (21.64; 23.87) 14.88/24.99	27.39 (26.15; 28.52) 24.46/30.3	31.67 (30.83; 32.89) 30.22/35.25	1-2 < 0.001 1-3 < 0.001 2-3 < 0.001	1-1 = 0.801 2-2 = 0.402 3-3 = 0.670	
	МЕ	22.58 (21.45; 23.75) 17.99/25	27.61 (26.62; 28.64) 25.06/30.47	31.60 (31.02; 32.63) 25.28/34.96			
Глю 3.9–6.1 ммоль/л	А	4.55 (3.97; 5.12) 2.71/6.25	4.46 (4.08; 5.1) 2.99/7.15	4.73 (4.25; 5.45) 3.36/7.22	1-2 = 0.964 1-3 = 0.041 2-3 = 0.041	1-1 = 0.535 2-2 = 0.004 3-3 = 0.076	
	МЕ	4.70 (3.96; 5.18) 2.98/6.29	4.87 (4.39; 5.55) 3.16/7.71	5.2 (4.6; 5.66) 2.9/6.94			
Инс 2.1–2.2 мкЕд/мл	А	6.96 (4.23; 13.47) 1.12/54.59	7.47 (4.12; 14.79) 1.49/34.43	7.99 (4.39; 12.9) 1.81/38.41	1-2 = 0.870 1-3 = 0.516 2-3 = 0.461	1-1 = 0.013 2-2 = 0.590 3-3 = 0.150	
	МЕ	4.98 (3.61; 9.0) 1.28/30.34	6.19 (4.62; 10.63) 2.1/30.32	9.23 (6.08; 14.17) 1.79/30.34			

Таблица 1. Окончание

Показатели, норма	Этническая принадлежность	Индекс массы тела (ИМТ)			Статистическая значимость (P)
		M ± m; M (25; 75); мин, макс			
		норма (контрольная группа) 18–24.9 (1)	ИЗМТ 25.0–29.9 (2)	ожирение >30.0 (3)	
ПроИнс 0.7–4.3 ммоль/л	A	2.2 (1.42; 3.11) 0.21/31.97	2.33 (1.4; 3.44) 0.23/48.1	2.4 (1.6; 4.45) 0.23/10.58	1-2 = 0.648 1-3 = 0.314 2-3 = 0.546 1-1 = 0.493 2-2 = 0.394 3-3 = 0.501
	ME	2.39 (1.6; 3.97) 0.22/25.46	2.42 (1.79; 3.22) 0.2/42.35	2.27 (1.8; 4.9) 0.31/15.8	1-2 = 0.563 1-3 = 0.201 2-3 = 0.646
	A	515.63 (175.25; 809.73) 7.3/1814	429.87 (231.73; 834.78) 7.41/1714	435.78 (321.34; 688.87) 16.91/1358	1-2 = 0.846 1-3 = 0.840 2-3 = 0.662 1-1 = 0.959 2-2 = 0.030 3-3 = 0.001
С-пеп 166–1059 пмоль/л	ME	423.13 (289.82; 663.97) 24.46/1347.15	539.10 (439.24; 708.74) 266.78/1711.74	674.90 (532.42; 915.05) 273.37/1521	1-2 = 0.008 1-3 < 0.001 2-3 = 0.027
	A	1.60 (0.86; 3.07) 0.17/14.11	1.53 (0.76; 3.22) 0.26/10.89	1.65 (0.85; 2.87) 0.28/11.26	1-2 = 0.893 1-3 = 0.552 2-3 = 0.369 1-1 = 0.014 2-2 = 0.965 3-3 = 0.093
	ME	1.03 (0.62; 2.14) 0.21/9.11	1.36 (0.91; 2.48) 0.39/9.07	2.16 (1.32; 3.35) 0.45/8.15	1-2 = 0.017 1-3 < 0.001 2-3 = 0.003
Саго <2.86 усл.ед.	A	0.62 (0.37; 1.02) 0.11/3.7	0.65 (0.33; 1.06) 0.14/2.96	0.61 (0.33; 1.09) 0.12/2.86	1-2 = 0.888 1-3 = 0.811 2-3 = 0.814 1-1 = 0.004 2-2 = 0.169 3-3 = 0.278
	ME	0.93 (0.52; 1.35) 0.17/3.28	0.71 (0.49; 1.1) 0.16/2.72	0.55 (0.35; 0.73) 0.17/3.18	1-2 = 0.046 1-3 < 0.001 2-3 = 0.003
	A	0.26 (0.14; 0.65) 0.01/4.15	0.34 (0.14; 0.69) 0.02/6.17	0.25 (0.13; 0.9) 0.02/4.81	1-2 = 0.506 1-3 = 0.822 2-3 = 0.837 1-1 = 0.027 2-2 = 0.536 3-3 = 0.980
ПроИнс/Инс	A	0.43 (0.21; 0.88) 0.04/1.95	0.41 (0.2; 0.59) 0.01/2.88	0.28 (0.15; 0.54) 0.02/2.88	1-2 = 0.362 1-3 = 0.034 2-3 = 0.012
	ME				

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически значимые различия ($p \leq 0.05$), курсивом выделены тенденциальные различия ($0.05 < p \leq 0.1$).

группе МЕ населения ($p_{1-3} = 0.024$) относительно сходной по ИМТ группы А населения. При этом в отличие от Инс содержание С-пеп независимо от этнической принадлежности было смещено в группах в сторону высоких значений и у 19.3, 23.8 и 28.1% А населения и у 15.0, 20.0 и 20.5% МЕ населения превышали значения нормы. В содержании ПроИнс с увеличением ИМТ статистически значимых различий не установлено, но с увеличением ИМТ как А населения, так и у МЕ частота встречаемости высоких уровней ПроИнс увеличивались 19.0, 21.1 и 31.1% и 25.0, 17.6 и 34.0% соответственно. Следовательно, с повышением ИМТ уровни Инс и С-пептида значимо увеличивались у жителей Арктики, наиболее выражено у МЕ 2-й и 3-й групп.

Индекс НОМА более точно выявляет ИР у лиц, имеющих нарушения в углеводном обмене, а индекс Саго более чувствителен при отсутствии изменений в углеводном статусе (Крючкова, Адамчик, 2009). Анализ Ме значений НОМА показал, что с увеличением ИМТ у А и МЕ населения ее значения повышались аналогично Инс. Сходные изменения с увеличением ИМТ были установлены и в величине Саго у представителей МЕ, но ее величина, наоборот, в отличие от НОМА, статистически значимо снижалась. При сравнении аналогичных по ИМТ групп А и МЕ значимо выше его значение было в 1-й группе А ($p_{1-1} = 0.014$) на фоне низкого значения Саго ($p_{1-1} = 0.004$). Статистически значимых изменений в значениях НОМА и Саго у А населения с увеличением ИМТ не установлено. Несмотря на это, процент лиц с превышением нормы величины НОМА с увеличением ИМТ во всех группах А и МЕ был высоким и составил у А 40.0, 38.0 и 42.4% и 26.3, 35.5 и 54.0% у МЕ, а Саго, наоборот, низким у 17.3, 18.6 и 19.9% и 8.0, 10.7, 16.4% соответственно у А и МЕ, что говорит о скрытых у них нарушениях в гомеостазе Глю и риске развития СД2, особенно у А населения 1-й и 2-й группы. Таким образом, у МЕ населения по сравнению с А с увеличением ИМТ индекс НОМА значимо повышался, а Саго, наоборот, снижался, особенно у 2-1 и 3-й групп.

Σ НЖК с увеличением ИМТ у А населения повышалось, но значимо в 3-й группе ($p_{1-3} = 0.010$) относительно 1-й, а у МЕ как с увеличением ИМТ ($p_{1-3} = 0.009$), так и у лиц 3-й группы, относительно 2-й ($p_{2-3} = 0.018$). Сравнивая аналогичные ИМТ группы А и МЕ населения установлено, что у МЕ населения Σ НЖК статистически было значимо выше во всех группах ($p_{1-1} = 0.002$, $p_{2-2} = 0.020$, $p_{3-3} = 0.034$). Вместе с тем, превышающих норму Σ НЖК с увеличением ИМТ было высоким, как у А, так и МЕ, но значимо лишь в 3-й группе МЕ (35.0% против 48.0%, $p = 0.05$).

Σ КЦ ЖК и индивидуальные их значения у А населения значимо повышались с увеличением

ИМТ как относительно нормы, так и МЕ населения, способствуя увеличению синтеза ДЦ из КЦ ЖК, что, вероятно, связано с менее активным их использованием в качестве энергетического субстрата (рис. 1).

Σ СЦ ЖК в крови с увеличением ИМТ у А населения повышались ($p_{1-2} = 0.041$, $p_{1-3} = 0.002$), а у МЕ населения было статистически значимо выше у лиц 3-й группы относительно 1-й ($p_{1-3} = 0.005$) и 2-й ($p_{1-3} = 0.050$). Следует отметить, что у МЕ во всех группах ИМТ были значимо выше аналогичных А населения ($p_{1-1} < 0.001$, $p_{2-2} = 0.002$, $p_{3-3} = 0.005$). Наиболее значимое повышение с увеличением ИМТ в профиле СЦ ЖК был С14:0 у А ($p_{1-2} = 0.076$, $p_{1-3} < 0.001$, $p_{2-3} = 0.030$), а у МЕ населения лишь в 3-й группе ($p_{1-3} = 0.002$, $p_{2-3} = 0.001$). При этом у МЕ населения в аналогичных ИМТ группах уровень данной кислоты был выше, чем у А ($p_{1-1} < 0.001$, $p_{2-2} = 0.001$, $p_{3-3} = 0.001$). Содержание С15:0 у МЕ населения был статистически значимо выше в 3-й группе как относительно 1-й ($p_{1-3} = 0.067$), так и 2-й ($p_{2-3} = 0.031$), тогда как у А во 2-й ($p_{1-2} = 0.012$) и в 3-й группах наблюдалась лишь тенденция повышения содержания С15:0 ($p_{1-3} = 0.082$). Сравнивая аналогичные ИМТ группы А и МЕ населения отмечено, что уровень данной кислоты также был выше у МЕ населения ($p_{1-1} < 0.001$, $p_{2-2} = 0.015$, $p_{3-3} < 0.001$). В содержании остальных СЦ ЖК статистически значимых изменений не установлено, за исключением С12:0, где ее уровень во 2-й группе у МЕ населения был значимо выше относительно 1-й ($p_{1-2} = 0.035$). Кроме того, более высокий процент лиц выше нормы с содержанием С14:0 наблюдался у МЕ населения относительно А (15.5, 16.5 и 35.9% и 6.0, 13.6, и 14.6% соответственно, $p = 0.002$, $p = 0.446$, $p = 0.001$). При этом наибольшая частота встречаемости высоких уровней С15:0 установлена во 2-й группе у А населения (24.3%) по сравнению с МЕ (13.6%, $p = 0.012$, рис. 2).

Σ ДЦ ЖК с учетом ИМТ значимо повышались как у А ($p_{1-3} = 0.009$, $p_{2-3} = 0.085$), так и МЕ в 3-й группе относительно 1-й ($p_{1-3} = 0.013$, $p_{2-3} = 0.020$), при этом у МЕ населения в аналогичных ИМТ группах содержание кислот было выше, чем у А ($p_{1-1} = 0.001$, $p_{2-2} = 0.011$, $p_{3-3} = 0.048$). Анализ индивидуальных значений ДЦ ЖК показал, что у МЕ населения с увеличением ИМТ рассматриваемые нами уровни большинства ДЦ ЖК повышались по сравнению с А (табл. 2). При этом в содержании С20:0, С22:0, С23:0 и С24:0 статистически значимых различий не установлено, но их средние значения у большинства исследуемого МЕ населения были выше аналогичных ИМТ групп А населения. Следовательно, у жителей Арктического региона с увеличением ИМТ повышаются уровни ЖК: у А населения КЦ ЖК, а у МЕ населения – СЦ и ДЦ ЖК (рис. 3, 4).

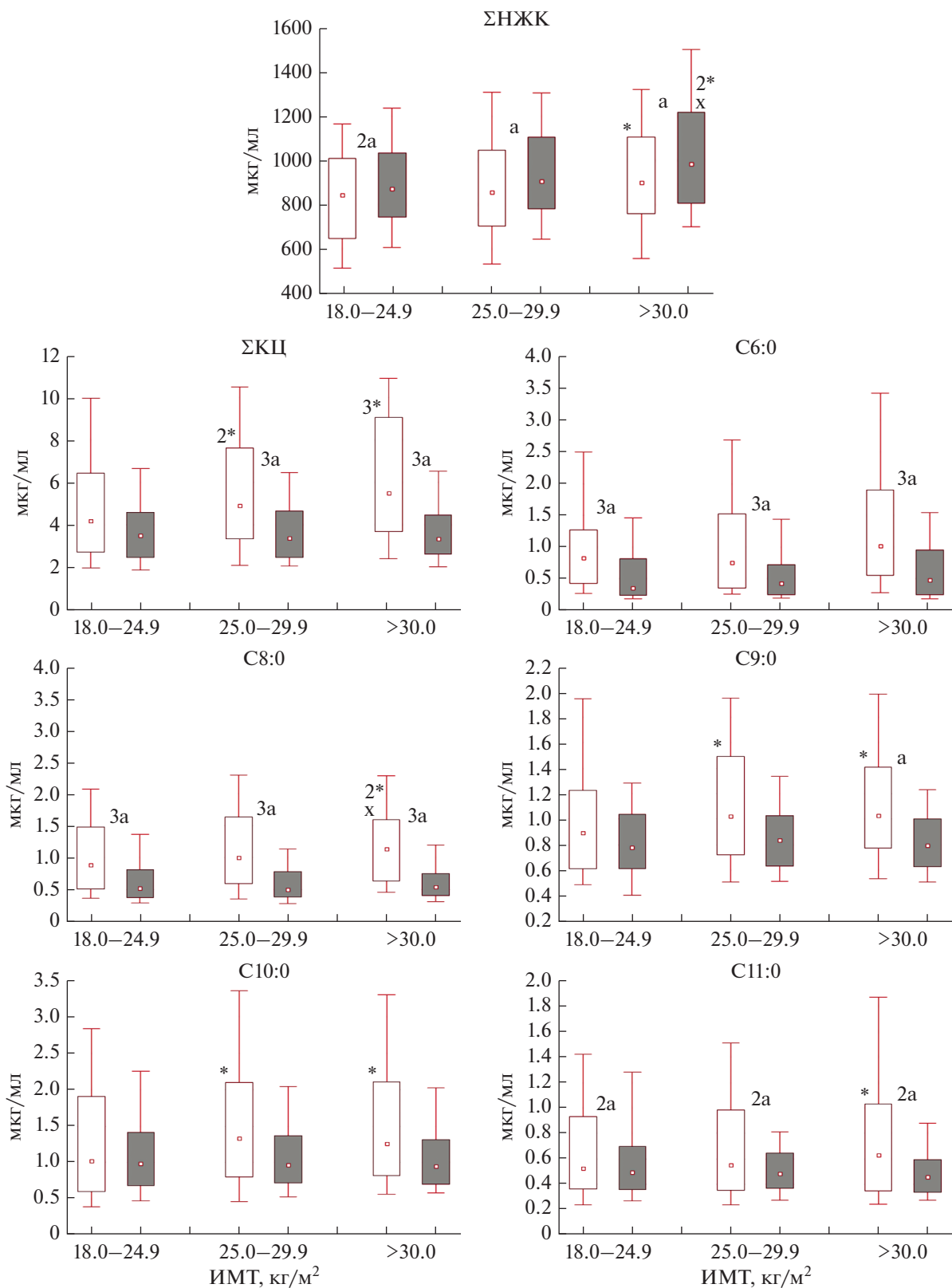


Рис. 1. Содержание короткоцепочечных насыщенных жирных кислот (КЦ НЖК) в крови у практически здоровых жителей А и МЕ населения Арктики с учетом ИМТ. \perp – диапазон колебаний 10 и 90 перцентиль; \square – диапазон колебаний 25 и 75 перцентиль, \blacksquare – медиана; \square – аборигенное население (А); \blacksquare – местное европеоидное население (МЕ); статистическая значимость различий: * – относительно нормальной массы тела; \times – относительно ИМТ; а – между выборками А и МЕ; *^{×а} – $p < 0.05$; $^{2*2} \times 2^a$ – $p < 0.01$; $^{3*3} \times 3^a$ – $p < 0.001$.

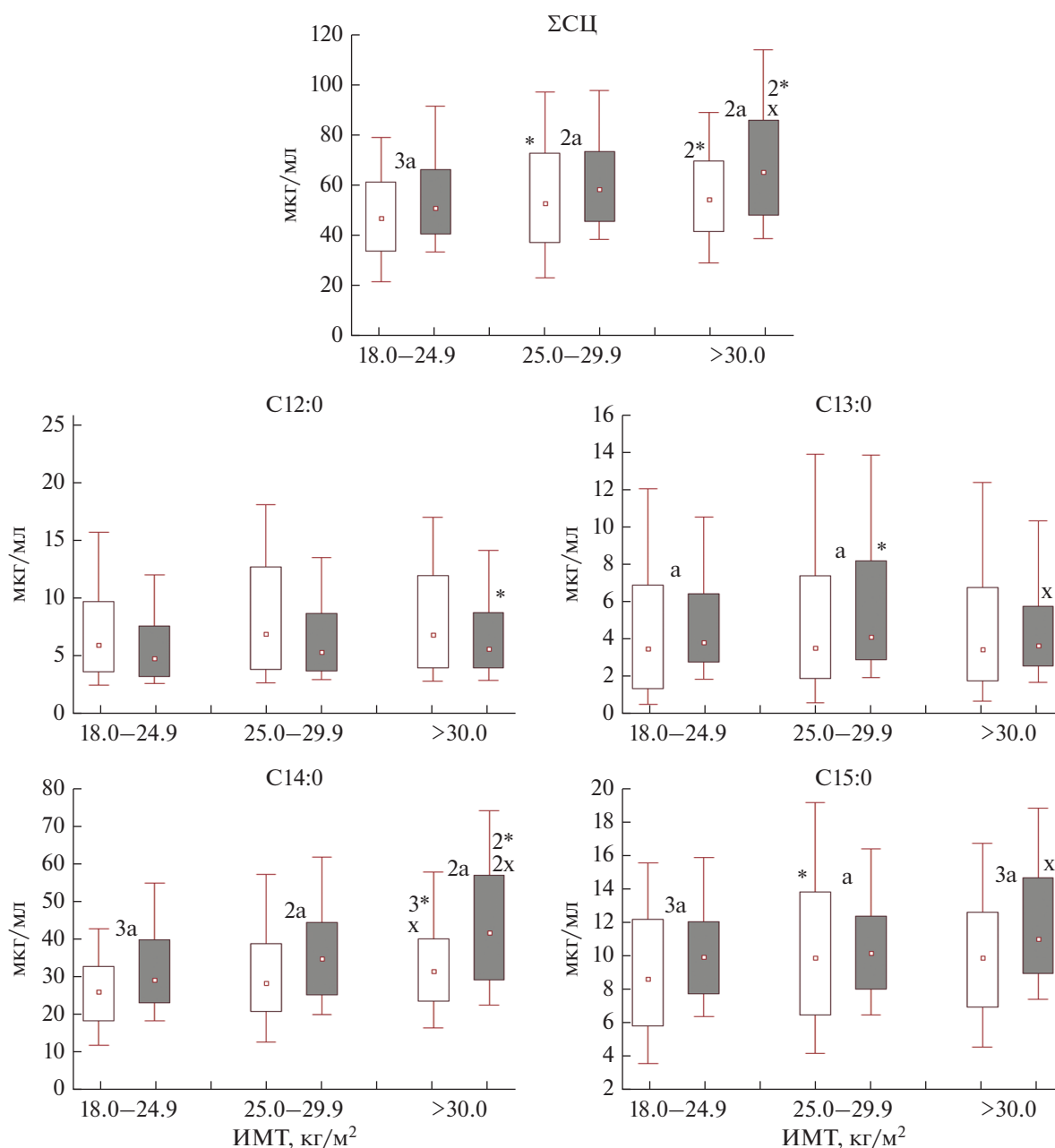


Рис. 2. Содержание среднепечочечных насыщенных жирных кислот (СЦ НЖК) в крови у практически здоровых жителей А и МЕ населения Арктики с учетом ИМТ. \perp – диапазон колебаний 10 и 90 перцентиль; \square – диапазон колебаний 25 и 75 перцентиль, \blacksquare – медиана; \square – аборигенное население (А); \blacksquare – местное европеоидное население (МЕ); статистическая значимость различий: * – относительно нормальной массы тела; \times – относительно ИМТ; а – между выборками А и МЕ; * \times а – $p < 0.05$; $2^{*2} \times 2$ а – $p < 0.01$; $3^{*3} \times 3$ а – $p < 0.001$.

По данным корреляционного анализа, независимо от ИМТ в группах А и МЕ населения отмечена прямая связь уровня Глю с Инс и величиной НОМА (табл. 2). У А населения с ожирением прослеживалось влияние СЦ и ДЦ ЖК на гомеостаз Глю. Кроме того, у жителей арктических территорий, особенно МЕ населения, отмечались прямые корреляционные взаимоотношения КЦ, СЦ и ДЦ ЖК с Инс, который, в свою очередь, оказы-

вает влияние на изменение концентрации Глю в крови. Также корреляционным анализом показаны взаимосвязи С-пептида как с КЦ, СЦ и ДЦ ЖК, так и с показателем НОМА, который влияет на содержание Глю. Таким образом, независимо от этнической принадлежности и ИМТ, у жителей Арктического региона в корреляционные взаимоотношения с Глю вступают Инс и НОМА, и опосредованно оказывается влияние на гомео-

Таблица 2. Межсистемные корреляционные взаимосвязи между исследуемыми показателями у аборигенного (А) и местного европеоидного (МЕ) населения Арктики в зависимости от ИМТ

Показатели	Этническая группа	Норма 18–25 кг/м ²	ИЗМТ 25–30 кг/м ²	Ожирение >30 кг/м ²
Глю	А	ИнС ($r = 0.34; p = 0.000$); НОМА ($r = 0.52; p = 0.000$)	ИнС ($r = 0.42; p = 0.000$); С-пеп. ($r = 0.41; p < 0.001$); НОМА ($r = 0.58; p = 0.000$)	ИнС ($r = 0.35; p = 0.004$); НОМА ($r = 0.54; p = 0.000$); С15:0 ($r = 0.42; p = 0.000$); С17:0 ($r = 0.32; p = 0.000$); СЦ ($r = 0.32; p = 0.000$)
	МЕ	Инс. ($r = 0.46; p = 0.000$) С-пеп ($r = 0.31; p = 0.017$); НОМА ($r = 0.605; p = 0.000$)	Инс. ($r = 0.31; p = 0.002$) НОМА ($r = 0.54; p = 0.000$)	НОМА ($r = 0.41; p = 0.001$)
Инс	А	С-пеп ($r = 0.8; p = 0.000$); НОМА ($r = 0.97; p = 0.000$); Саго ($r = -0.96; p = 0.000$); С6:0 ($r = -0.31; p = 0.003$); С22:0 ($r = 0.43; p = 0.000$)	С-пеп ($r = 0.73; p = 0.000$); НОМА ($r = 0.98; p = 0.000$); Саго ($r = -0.97; p = 0.000$); С6:0 ($r = -0.35; p = 0.002$); С9:0 ($r = 0.4; p = 0.001$); С22:0 ($r = 0.34; p = 0.001$)	С-пеп ($r = 0.86; p = 0.000$); НОМА ($r = 0.97; p = 0.000$); Саго ($r = -0.97; p = 0.000$); КЦ ($r = -0.405; p = 0.002$)
	МЕ	С-пеп ($r = 0.71; p = 0.000$); НОМА ($r = 0.98; p = 0.000$); Саго ($r = -0.95; p = 0.000$); С16:0 ($r = 0.34; p = 0.004$); С18:0 ($r = 0.35; p = 0.003$); С22:0 ($r = 0.35; p = 0.003$) НЖК ($r = 0.37; p = 0.002$); ДЦ ($r = 0.36; p = 0.002$)	С-пеп ($r = 0.76; p = 0.000$); НОМА ($r = 0.95; p = 0.000$); Саго ($r = -0.93; p = 0.000$); С8:0 ($r = 0.45; p = 0.000$); С10:0 ($r = 0.33; p = 0.002$); С12:0 ($r = 0.36; p = 0.001$); С16:0 ($r = 0.32; p = 0.002$); С22:0 ($r = 0.31; p = 0.004$) НЖК ($r = 0.33; p = 0.002$); КЦ ($r = 0.41; p = 0.000$); СЦ ($r = 0.32; p = 0.003$); ДЦ ($r = 0.33; p = 0.002$)	С-пеп ($r = 0.83; p = 0.000$); НОМА ($r = 0.97; p = 0.000$); Саго ($r = -0.95; p = 0.000$); С17:0 ($r = -0.32; p = 0.02$); С18:0 ($r = -0.32; p = 0.02$); С20:0 ($r = -0.34; p = 0.011$)
ПроИнс	А	С24:0 ($r = -0.36; p = 0.000$)		
	МЕ	С6:0 ($r = 0.305; p = 0.03$)		С8:0 ($r = -0.33; p = 0.031$) С14:0 ($r = 0.38; p = 0.012$); С16:0 ($r = 0.35; p = 0.02$); С18:0 ($r = 0.32; p = 0.036$); С20:0 ($r = 0.33; p = 0.033$); С21:0 ($r = 0.32; p = 0.034$); С22:0 ($r = -0.46; p = 0.002$); НЖК ($r = 0.34; p = 0.025$); СЦ ($r = 0.32; p = 0.033$) ДЦ ($r = 0.32; p = 0.033$)
С-пептид	А	НОМА ($r = 0.76; p = 0.000$); Саго ($r = -0.77; p = 0.000$); С6:0 ($r = -0.35; p = 0.001$); С22:0 ($r = 0.55; p = 0.000$)	НОМА ($r = 0.75; p = 0.000$); Саго ($r = -0.66; p = 0.000$); С6:0 ($r = -0.43; p = 0.000$); С9:0 ($r = 0.43; p = 0.000$); С22:0 ($r = 0.33; p = 0.001$)	НОМА ($r = 0.84; p = 0.000$); Саго ($r = -0.81; p = 0.000$); С6:0 ($r = -0.36; p = 0.011$); С11:0 ($r = -0.35; p = 0.016$); С14:0 ($r = -0.403; p = 0.002$); С20:0 ($r = -0.33; p = 0.015$); КЦ ($r = -0.42; p = 0.001$)

Таблица 2. Окончание

Показатели	Этническая группа	Норма 18–25 кг/м ²	ИзМТ 25–30 кг/м ²	Ожирение >30 кг/м ²
C-пептид	МЕ	НОМА ($r = 0.73$; $p = 0.000$); Caro ($r = -0.62$; $p = 0.000$); C12:0 ($r = 0.302$; $p = 0.018$); C15:0 ($r = 0.35$; $p = 0.005$); C22:0 ($r = 0.34$; $p = 0.007$); C24:0 ($r = 0.38$; $p = 0.002$); СЦ ($r = 0.31$; $p = 0.015$)	НОМА ($r = 0.76$; $p = 0.000$); Caro ($r = -0.67$; $p = 0.000$); C12:0 ($r = 0.39$; $p = 0.002$); C13:0 ($r = 0.41$; $p = 0.001$); C17:0 ($r = 0.32$; $p = 0.012$); C18:0 ($r = 0.31$; $p = 0.014$); СЦ ($r = 0.35$; $p = 0.007$)	НОМА ($r = 0.76$; $p = 0.000$); Caro ($r = -0.803$; $p = 0.000$)
НОМА	А	Caro ($r = -0.88$; $p = 0.000$); C6:0 ($r = -0.301$; $p = 0.005$); C22:0 ($r = 0.44$; $p = 0.000$)	Caro ($r = -0.92$; $p = 0.000$); C6:0 ($r = -0.4$; $p = 0.000$); C9:0 ($r = 0.33$; $p = 0.007$); C22:0 ($r = 0.37$; $p = 0.000$)	Caro ($r = -0.91$; $p = 0.000$); КЦ ($r = -0.34$; $p = 0.012$)
	МЕ	Caro ($r = -0.87$; $p = 0.000$); C16:0 ($r = 0.35$; $p = 0.003$); C17:0 ($r = 0.302$; $p = 0.012$); C18:0 ($r = 0.35$; $p = 0.003$); C22:0 ($r = 0.37$; $p = 0.002$); НЖК ($r = 0.37$; $p = 0.002$); ДЦ ($r = 0.37$; $p = 0.002$)	Caro ($r = -0.81$; $p = 0.000$); C8:0 ($r = 0.41$; $p = 0.000$); C10:0 ($r = 0.31$; $p = 0.004$); C12:0 ($r = 0.35$; $p = 0.001$); C16:0 ($r = 0.39$; $p = 0.000$); C18:0 ($r = 0.34$; $p = 0.001$); НЖК ($r = 0.38$; $p = 0.000$); КЦ ($r = 0.35$; $p = 0.001$); СЦ ($r = 0.32$; $p = 0.003$); ДЦ ($r = 0.39$; $p = 0.000$)	Caro ($r = -0.85$; $p = 0.000$); C20:0 ($r = -0.34$; $p = 0.012$)
Caro	А	C22:0 ($r = -0.41$; $p = 0.000$)	C9:0 ($r = -0.44$; $p = 0.000$); C22:0 ($r = -0.32$; $p = 0.002$)	C14:0 ($r = 0.35$; $p = 0.009$); КЦ ($r = 0.4$; $p = 0.003$)
	МЕ	C18:0 ($r = -0.33$; $p = 0.006$); C22:0 ($r = -0.303$; $p = 0.012$); НЖК ($r = -0.33$; $p = 0.005$); ДЦ ($r = -0.32$; $p = 0.007$)	C6:0 ($r = -0.38$; $p = 0.000$); C8:0 ($r = -0.45$; $p = 0.000$); C9:0 ($r = -0.35$; $p = 0.001$); C10:0 ($r = -0.34$; $p = 0.001$); C12:0 ($r = -0.34$; $p = 0.001$); C22:0 ($r = -0.34$; $p = 0.001$); КЦ ($r = -0.46$; $p = 0.000$); СЦ ($r = -0.3$; $p = 0.005$)	C14:0 ($r = 0.34$; $p = 0.018$); C15:0 ($r = 0.32$; $p = 0.018$); C17:0 ($r = 0.36$; $p = 0.007$); C18:0 ($r = 0.35$; $p = 0.01$); C20:0 ($r = 0.32$; $p = 0.019$)

стаз Глю ЖК через влияние на Инс и C-пептидом на НОМА, что более выражено у МЕ населения.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Выявленные другими авторами низкие уровни Инс связывают с высоким содержанием ПроИнс в крови при недостаточной активности его превращения в Инс и C-пеп. При этом предполагают, что гиперпроинсулинемия связана с увеличением спроса на Инс, истощением пула зрелых гранул и мобилизацией Инс из резервного пула, который содержит значительное количество незрелого инсулинового предшественника (Таптыгина и др., 2007).

Наше исследование показало, что у А и МЕ населения Арктики медианные значения Глю, гормонов ПЖ и НЖК в крови с учетом ИМТ соответ-

ствовали рекомендуемым физиологическим нормам. Однако полученные данные не согласовались с имеющимися в литературе и свидетельствовали о том, что независимо от этнической принадлежности и ИМТ у северян установлена активация жирового обмена и гомеостаза Глю. Это, вероятно, связано с большей степенью активации симпатoadреналовой системы относительно гипоталамо-гипофизарной (Агбалян, 2012). Так, уровень Глю независимо от этнической принадлежности был достоверно выше у лиц с ИзМТ относительно контрольной группы, особенно у лиц МЕ. Межэтнических в аналогичных ИМТ группах различий в содержании ПроИнс не отмечено, но соотношение ПроИнс/Инс у северян (особенно МЕ) значимо понижалось у лиц с ИзМТ и ожирением, относительно контрольной группы, что отражает снижение процессинга ПроИнс в Инс, то есть ак-

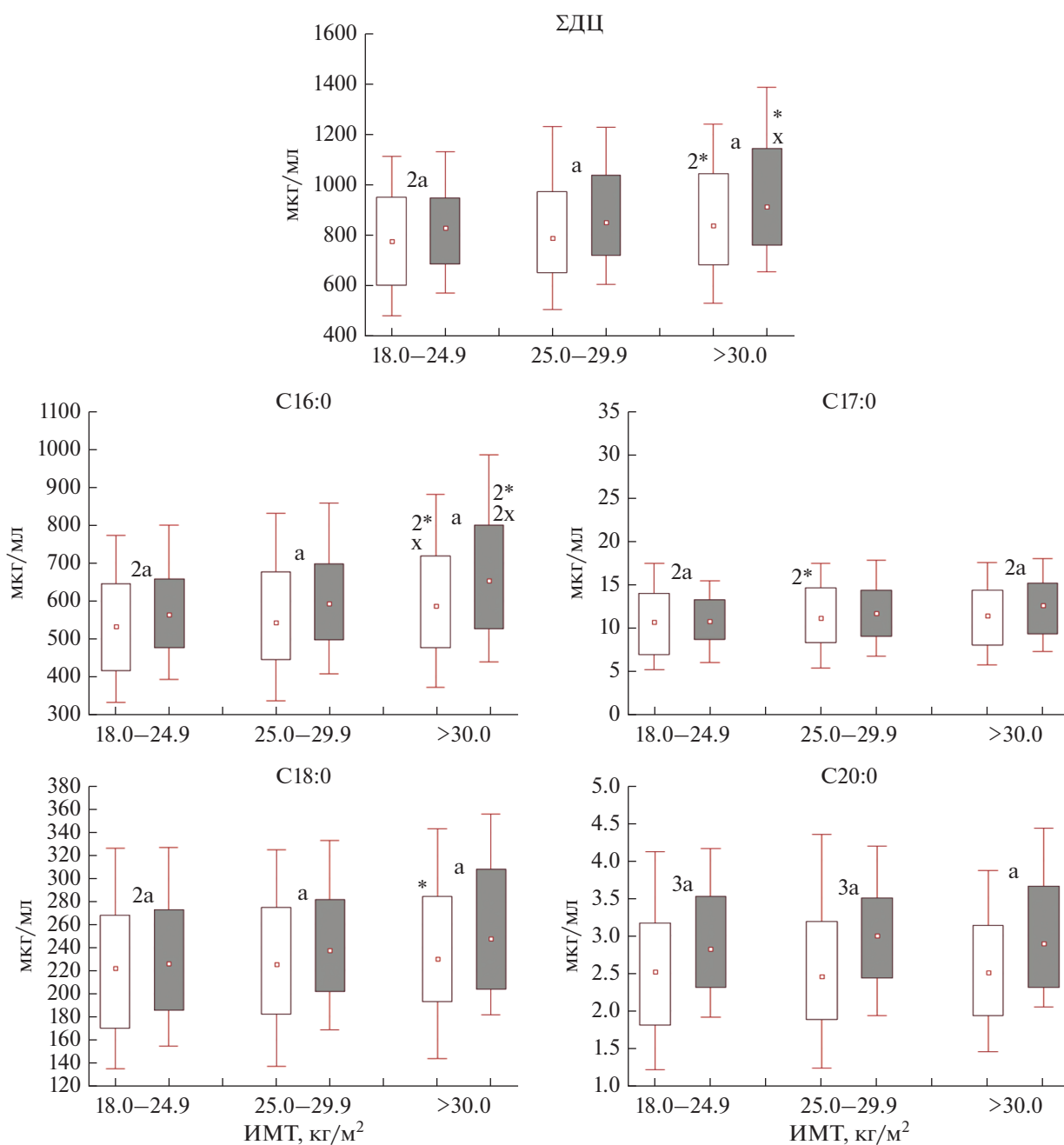


Рис. 3. Содержание длинноцепочечных насыщенных жирных кислот (ДЦ НЖК) в крови у практически здоровых жителей А и МЕ населения Арктики с учетом ИМТ. \square – диапазон колебаний 10 и 90 перцентиль; \square – диапазон колебаний 25 и 75 перцентиль, \blacksquare – медиана; \square – аборигенное население (А); \blacksquare – местное европейское население (МЕ); статистическая значимость различий: * – относительно нормальной массы тела; \times – относительно ИМТ; а – между выборками А и МЕ; $* \times^a - p < 0.05$; $2^{*2} \times 2^a - p < 0.01$; $3^{*3} \times 3^a - p < 0.001$.

тивного Инс. Это может привести к повышению уровня Глю, связанного, с одной стороны, с нарушением передачи сигнала от рецептора Инс к его мишеням, а с другой, с изменениями во внутриклеточных инсулинзависимых сигнальных каскадах, то есть в пострецепторных механизмах действия Инс (Furukawa *et al.*, 1999; Schafer *et al.*, 2011; Зубова, 2015; Шаройко, Тенникова, 2015; Маки-

шева, 2016), что было доказано в нашем исследовании смещением НОМА в сторону высоких значений, а Саго – низких, особенно у А населения.

Известно, что Инс снижает не только уровень Глю, но и оказывает антилипидическое действие на НЖК (Титов, 2015), которые являются наиболее энергоемким материалом в жестких климатических условиях Севера. С учетом осо-

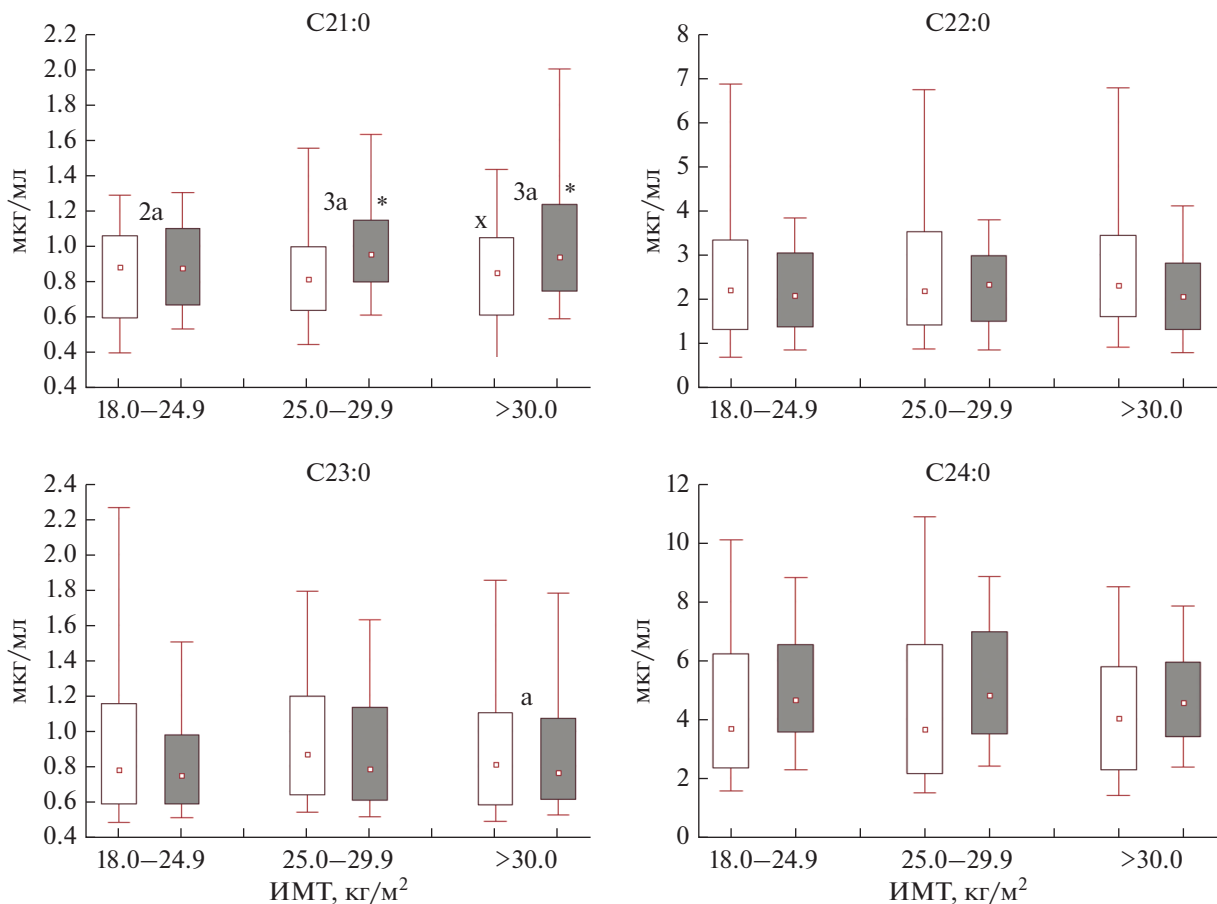


Рис. 4. Содержание длинноцепочечных насыщенных жирных кислот (ДЦ НЖК) в крови у практически здоровых жителей А и МЕ населения Арктики с учетом ИМТ. \square – диапазон колебаний 10 и 90 перцентиль; \square – диапазон колебаний 25 и 75 перцентиль, \square – медиана; \square – аборигенное население (А); \blacksquare – местное европеоидное население (МЕ); статистическая значимость различий: * – относительно нормальной массы тела; \times – относительно ИМТ; а – между выборками А и МЕ; * \times^a – $p < 0.05$; $^{2*2} \times^2 a$ – $p < 0.01$; $^{3*3} \times^3 a$ – $p < 0.001$.

бенностей метаболизма и переноса все НЖК делятся на КЦ ЖК (C_6 - C_{11}), СЦ ЖК (C_{12} - C_{15}) и ДЦ ЖК (C_{16} - C_{24}). При этом КЦ и СЦ ЖК этерифицируются в короткие ТГ, не связанные с апобелками, а ДЦ формируют длинные ТГ, которые структурирует апоВ-48 в состав хиломикронов в энтероцитах. Согласно литературным данным, КЦ и СЦ ЖК, с одной стороны, могут быстро окисляться с образованием энергии и кетоновых тел, с другой стороны, избыточное их поступление может повышать затраты кислорода в тканях организма и, тем самым, усиливать метаболический ацидоз и их превращения в ДЦ ЖК. При этом ДЦ ЖК, в отличие от КЦ и СЦ ЖК, включается в состав липопротеинов, циркулируют в крови и запасаются в жировом депо, то есть могут выступать маркером повышения Глю крови и атерогенности липидов, что ассоциируется с риском развития соматических заболеваний. Кроме того, отток КЦ и СЦ ЖК от энтероцитов происходит в вены портальной системы, в частности в вены

сальника, а ДЦ – в крупные вены большого круга кровообращения, что может иметь непосредственное отношение к изолированному алиментарному ожирению с развитием метаболического синдрома (Ашмарин и др., 2005; Титов и др., 2014). Изучение спектра НЖК у лиц разной этнической принадлежности с повышением ИМТ показало, что наиболее высокое содержание $C_{16:0}$, $C_{17:0}$, $C_{18:0}$, $C_{20:0}$, $C_{21:0}$, $C_{23:0}$ ДЦ ЖК было отмечено у МЕ, а $C_{8:0}$, $C_{9:0}$, $C_{10:0}$, $C_{11:0}$ КЦ и $C_{13:0}$ СЦ ЖК у А населения. Следовательно, при повышении ИМТ у А населения увеличение уровня Глю в крови сочеталось преимущественно с повышением содержания КЦ ($C_{8:0}$, $C_{9:0}$, $C_{10:0}$, $C_{11:0}$) на фоне смещения уровня ПроИнс, С-пептида в сторону высоких значений и Инс – низких, а у МЕ населения – с повышением ДЦ ЖК ($C_{16:0}$, $C_{17:0}$, $C_{18:0}$, $C_{20:0}$, $C_{21:0}$, $C_{23:0}$) при смещении уровня ПроИнс и С-пеп в сторону высоких значений и дисбалансе концентрации Инс.

Результаты корреляционного анализа подтвердили наше предположение, что у северян с увеличением массы тела повышение НЖК, способных изменять процессинг в β -клетках ПЖ и секрецию ее гормонов, выражено в разной степени у А и МЕ населения. Более ранним исследованием показано, что у жителей Заполярья низкие концентрации адипонектина в крови в сочетании с ИзМТ могут являться одним из пусковых механизмов развития ИР, способствующей повышению уровней Глю и ЖК в крови (Бичкаева и др., 2014). В работах некоторых авторов отмечено, что высокие уровни ПроИнс в крови у лиц с ожирением и метаболическим синдромом связаны с недостаточной активностью его превращения в Инс и С-пеп, приводящего к ухудшению функций β -клеток ПЖ (Аметов, 2008; Дедов и др., 2015). В нашем исследовании выявленная гиперпроинсулинемия с увеличением ИМТ была обусловлена выбросом β -клетками ПЖ в кровь ПроИнс вместо Инс.

Так, с повышением ИМТ у северян (особенно у МЕ) увеличение уровня НЖК на фоне снижения Инс может активировать липолиз, который, в свою очередь, стимулирует глюконеогенез (Титов, 2013), т.е. повышение уровня Глю связано как с массой тела и увеличением содержания НЖК, так и смещением уровня Инс в сторону низких значений (Cintra *et al.*, 2012).

Таким образом, различия в показателях жирового обмена, Глю и гормонов ПЖ между обследуемым А и МЕ населением является отражением как этнических особенностей, так и пищевых привычек. По своему типу и природно-климатической привязке традиционное питание северного населения представлено не только рыбой, мясом оленей, но и присутствием в последнее время большого количества как жиров, так и углеводистой пищи, консервированных и синтетических продуктов (Miller, Colagiuri, 1994; Хаснулин, 1998; Arab *et al.*, 2011). Экспериментальными исследованиями на мышах доказано, что снижение в рационе питания насыщенных жиров может способствовать уменьшению метаболических нарушений, связанное со снижением активности ферментов десатуразы и элонгазы (Казначеев, 1980а; Schwab *et al.*, 2008; Bjursell *et al.*, 2014;). И наоборот, высокое потребление растительных жиров снижает риск развития метаболического синдрома (Guess *et al.*, 2016; Rogero, Calder, 2018; Neuenschwander *et al.*, 2020).

Таким образом, рекомендуется соблюдать принципы сбалансированного питания. В противном случае при избыточном потреблении одновременно жиров животного происхождения и сложных углеводов, НЖК не используются как энергетический материал, а активно откладываются “про запас”, повышая ИМТ, который, по результатам нашего исследования, являлся од-

ним из модифицирующих факторов риска развития метаболического синдрома.

Выявленные изменения в содержании рассматриваемых показателей углеводного обмена — глюкозы и гормонов, регулирующих ее гомеостаз (инсулина, проинсулина, соотношения проинсулин/инсулин), а также насыщенных жирных кислот на фоне избыточной массы тела и ожирения у обследуемых лиц свидетельствуют о напряжении указанных звеньев и наличии сформированных метаболических дисбалансов как у аборигенного, так и местного европеоидного населения, что требует дальнейших исследований. Результаты данного исследования могут быть использованы как маркеры факторов риска метаболического синдрома, диагностики донозологических состояний и других нарушений обмена веществ (сахарный диабет, сосудистые поражения и др.), а также планировании профилактических мероприятий в отношении риска развития соматических заболеваний у А и МЕ населения.

Финансирование. Работа выполнена в соответствии с планом НИР центра “Изучение адаптивных возрастных эндокринно-метаболических перестроек у жителей арктических территорий” (НИОКТР АААА-А19-119121090063-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агбалян Е.В. Оценка фактического питания мигрантов Арктики и активность симпатoadренальной системы // Гигиена и санитария. 2012. № 5. С. 40–42.
- Алексеева Т.И. Адаптивные процессы в популяциях человека. М.: Изд. МГУ, 1986. 215 с.
- Аметов А.С. Роль β -клеток в регуляции гомеостаза глюкозы в норме и при сахарном диабете 2 типа // Сахарный диабет. 2008. № 4. С. 6–11.
- Андропова Т.И., Неверова Н.П. К вопросу о содержании белка и белковых фракций крови в процессе акклиматизации в Арктике // Акклиматизация человека в условиях полярных районов. Тез. докл. Новосибирск, 1969. С. 107–108.
- Ашмарин И.П., Каразеева Е.П., Карабасова М.А. Патологическая физиология и биохимия: учебное пособие для вузов. М.: Экзамен, 2005. 480 с.
- Батурич А.К., Погосева А.В., Кешабянц Э.Э., Старовойтов М.Л., Кобелькова И.В., Камбаров А.О. Изучение питания, антропометрических показателей и состава тела у коренного и пришлого населения российской Арктики // Вопр. питания. 2017. Т. 86. № 5. С. 11–16.
- Бичкаева Ф.А., Баранова Н.Ф., Власова О.С. Третьякова Т.В., Нестерова Е.В., Шенгоф Б.А., Бичкаев А.А., Волкова Н.И. Методика измерений массовой концентрации метиловых эфиров жирных кислот (МЭЖК) в сыворотке крови методом газожидкостной хроматографии // Патент. Свид. об аттестации методики измерений № 88-16365-004-75 RA. RU.31065-2019 от 21 февраля 2019 г. ФР.1.31.2019.33472.

- <http://docs.cntd.ru/document/437227508> (дата обращения: 09.10.19).
- Бичкаева Ф.А., Типисова Е.В., Бичкаев А.А.* Особенности жирно-кислотного состава и гормонов поджелудочной железы у аборигенного и местного русского населения Заполярья // Вест. Уральской медицинской академии науки, 2014. № 2(48). С. 116–119.
- Васильев В.И.* Проблемы формирования северосамодийских народностей. М.: Наука, 1979. 243 с.
- Дедов И.И., Смирнова О.М., Кононенко И.В.* Новые представления о нарушении глюкозостимулированной секреции инсулина при развитии сахарного диабета 2 типа. Клинические последствия // Сахарный диабет. 2015. Т. 18, № 3. С. 23–31.
- Догадин С.А., Ноздрачев К.Г., Манчук В.Т.* Содержание инсулина и С-пептида у коренных жителей Севера Сибири // Актуальные проблемы эндокринологии: Тез. докл. III Всерос. съезда эндокринологов. М., 1996. С. 47.
- Дудинская Е.Н., Браилова Н.В., Стражеско И.Д.* Роль инсулинорезистентности в процессах сосудистого старения // Проф. медицина. 2014. № 2. С. 35–41.
- Зубова А.В., Потеряева О.Н., Русских Г.С., Геворган М.М.* Иммуноферментный анализ проинсулина в сыворотке крови больных сахарным диабетом 2 типа // Медицинские науки. 2015. № 1. С. 1–8.
- Казначеев В.П.* Механизмы адаптации человека в условиях высоких широт. М.: Медицина, 1980 а. 217 с.
- Казначеев В.П.* Современные аспекты адаптации. Новосибирск, 1980 б. 259 с.
- Когай М.А., Лутов Ю.В., Пинхасов Б.Б., Селятицкая В.Г., Шорин Ю.П.* Метаболический синдром у лиц с избыточной массой тела и ожирением. Вест. новых мед. технологий. 2008. Т. XV. № 1. С. 141–143.
- Козлов А.И., Боринская С.А., Санина Е.Д.* “Экономный генотип” s4/s4 по гену *APOE* и риск метаболических нарушений в популяциях уральских народов // Экологическая генетика 2011. № 11(2). С. 17–23.
- Коробицын А.А., Иванова Т.Н.* Ишемическая болезнь сердца и ее факторы риска у работающего населения Европейского Севера. Архангельск, 1996. 134 с.
- Крючкова И.В., Адамчик А.С.* Возможности коррекции нарушений углеводного обмена при метаболическом синдроме // Рос. кард. журн. 2009. № 2. С. 44–48.
- Кушнер П.Н.* Материалы и исследования по этнографии русского населения Европейской части СССР. М.: Изд. АН СССР, 1960. 317с.
- Лащук Л.П.* Формирование народности коми. М.: Изд. МГУ, 1972. 292 с.
- Майоров А.Ю.* Инсулинорезистентность в патогенезе сахарного диабета 2 типа // Сахарный диабет. 2011. № 1. С. 35–42.
- Макишева Р.Т.* Адаптивный смысл инсулинорезистентности // Вест. новых мед. технологий. 2016. № 1. С. 71–81.
- Наследов А.Д.* SPSS 15.0 Профессиональный статистический анализ данных. Санкт-Петербург, 2008. 416 с.
- Панин Л.Е.* Энергетические аспекты адаптации. Л., 1978. 190 с.
- Смирнова О.М.* Нарушение секреции инсулина — главный эндокринный дефект при сахарном диабете 2 типа // Воронежская региональная общественная организация: Воронежское общество эндокринологов и диабетологов. ГУ Эндокр. науч. центр РАМН. М. 2016. http://doi.org/voed.ru/insulin_secr_dist.htm (дата обращения 03. 03. 2018).
- Тантыгина Е.В., Яскевич Р.А., Поликарпов Л.С., Хамнагадаев И.И.* Нарушение углеводного обмена у мужчин различных соматотипов с артериальной гипертонией и ишемической болезнью сердца у мужчин различных // Сиб. мед. журн. 2007. № 2. С. 38–41.
- Титов В.Н.* Регуляция инсулином метаболизма жирных кислот, а затем глюкозы // Биохимия. 2015. № 3. С. 2–3.
- Титов В.Н.* Статины, холестерин, жирные кислоты и сахарный диабет // Научный диалог. 2013. № 3(15). С. 148–183.
- Титов В.Н., Рожкова Т.А., Амелюшкина В.А.* Клиническая биохимия гиперлипидемии и гипергликемии. Инсулин и метаболизм жирных кислот. Гипогликемическое действие гиполлипидемических препаратов // Клин. лаб. диагностика. 2014. № 3. С. 4–6.
- Хаснулин В.И.* Введение в полярную медицину. Новосибирск: СО РАМН, 1998. 337 с.
- Хаснулин В.И., Артамонова В.Г., Хаснулина А.В., Павлов А.Н.* Адаптивные типы мобилизации приспособительных резервов организма и устойчивость к артериальной гипертензии на Севере // Экология человека. 2014. № 7. С. 24–29.
- Хлобыстин Л.П.* О расселении предков самодийских народов в эру бронзы (II тыс. до н.э.) // Этногенез народов Северной Азии. Тез. докл. Новосибирск, 1969. С. 134.
- Хомич Л.В.* Проблемы этногенеза и этнической истории ненцев. Л.: Наука ЛО, 1976. 188 с.
- Шаройко В.В., Тенникова Т.Б.* Молекулярные механизмы секреции инсулина β -клетками островков Лангерганса и перспективные мишени фармакологического воздействия для лечения сахарного диабета // Наука и образование. 2015. № 2. С. 90–97.
- Arab L., Tseng Ch.-H., Ang A., Jardack P.* Validity of a multipass, web-based, 24-hour self-administered recall for assessment of total energy intake in blacks and whites // Am. J. Epidemiol. 2011. V. 174(11). P. 1256–1265.
- Baird M., Stevenson S., Carlin K., Daniels R.* Increased dietary intake of saturated fatty acid heptadecanoic acid (C17:0) associated with decreasing ferritin and alleviated metabolic syndrome in dolphins // PLoS ONE. 2015. V. 10(7).
- Bjursell M., Xu X., Admyre T., Böttcher G., Lundin S., Nilsson R.* The beneficial effects of n-3 polyunsaturated fatty acids on diet induced obesity and impaired glucose control do not require Gpr120 // PLoS ONE. 2014. V. 9(12).
- Cintra D.E., Ropelle E.R., Moraes J.C., Pauli J.R., Morari J., de Souza C.T.* Unsaturated fatty acids revert diet-induced hypothalamic inflammation in obesity // PLoS ONE. 2012. V. 7(1).
- Doliba N.M., Liu Q., Li Ch., Chen P., Liu Ch., Naji A., Matschinsky F.M.* Inhibition of cholinergic potentiation

- of insulin secretion from pancreatic islets by chronic elevation of glucose and fatty acids: protection by casein kinase 2 inhibitor // *Mol. Metab.* 2017. V. 6(10). P. 1240–1253.
- El-Azzouny M., Evans Ch.R., Treutelaar M.K., Kennedy R.T., Burant Ch.F.* Increased glucose metabolism and glycerolipid formation by fatty acids and GPR40 receptor signaling underlies the fatty acid potentiation of insulin secretion // *Biol. Chem.* 2014. V. 289(19). P. 13575–13588.
- Figueiredo P.S., Inada A.C., Marcelino G., Cardozo C.M., Freitas K., Guimarães R., de Castro A., Nascimento V., Hiane P.* Fatty acids consumption: the role metabolic aspects involved in obesity and its associated disorders // *Nutrients.* 2017. V. 9(10). P. 1158.
- Furukawa H., Carroll L.J., Swift H.H., Steiner D.F.* Long-term elevation of free fatty acids leads to delayed processing of proinsulin and prohormone convertases 2 and 3 in pancreatic beta-cell line MIN 6 // *Diabetes.* 1999. V. 48. P. 1395–1401.
- Guess N., Perreault L., Kerege A., Strauss A., Bergman B.C.* Dietary fatty acids differentially associate with fasting versus 2-hour glucose homeostasis: Implications for the management of subtypes of prediabetes // *PLoS ONE.* 2016. V. 11(3).
- Hodson L., Crowe F.L., McLachlan K.J., Skeaff C.M.* Effect of supplementation with flaxseed oil and different doses of fish oil for 2 weeks on plasma phosphatidylcholine fatty acids in young women // *Eur. J. Clin. Nutr.* 2018. V. 72(6). P. 832–840.
- Jumpertz R., Guijarro A., Pratley R.E., Mason C.C., Piomelli D., Krakoff J.* Associations of fatty acids in cerebrospinal fluid with peripheral glucose concentrations and energy metabolism // *PLoS ONE.* 2012. V. 7(7).
- Miller J.C., Colagiuri S.* The carnivore connection: dietary carbohydrate in the evolution of NIDDM // *Diabetologia.* 1994. V. 37(12). P. 1280–1286.
- Neuenschwander M., Barbaresko J., Pischke C.R., Iser N., Beckhaus J., Schwingshackl L., Schlesinger S.* Intake of dietary fats and fatty acids and the incidence of type 2 diabetes: a systematic review and dose-response meta-analysis of prospective observational studies // *PLoS ONE.* 2020.
- Rogero M.M., Calder P.C.* Obesity, inflammation, toll-like receptor 4 and fatty acids // *Nutrients.* 2018. V. 3. P. 122–126.
- Schafer S.A., Machicao F., Fritsche A.* New type 2 diabetes risk genes provide new insights in insulin secretion mechanisms // *Diabetes research and clinical practice.* 2011. V. 93. P. 9–24.
- Schwab U., Seppänen-Laakso T., Yetukuri L., Ågren J., Kolehmainen M., Laaksonen D.E.* Triacylglycerol fatty acid composition in diet-induced weight loss in subjects with abnormal glucose metabolism – the GENOBIN study // *PLoS ONE.* 2008. V. 3(7).
- Tchernof A., Després J.* Pathophysiology of human visceral obesity: an update // *Physiol Rev* 2013. V. 93. P. 359–404.
- Volk B.M., Kunces L.J., Freidenreich D.J., Kupchak B.R., Saenz C., Artistizabal J.C.* Effects of step-wise increases in dietary carbohydrate on circulating saturated fatty acids and palmitoleic acid in adults with metabolic syndrome // *PLoS ONE.* 2014. V. 9(11).

Pancreatic Hormones, the Composition of Saturated Fatty Acids and Their Relationship with Glucose Levels, Depending on the Body Mass Index in Arctic Residents

F. A. Bichkaeva¹ and T. B. Gretskaya^{1, #}

¹ N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (FCIAR UrB RAS), Arkhangelsk, Russia

#e-mail: tatyana-rab@yandex.ru

The content of pancreatic hormones, the composition of saturated fatty acids (SFA) and their relationship with glucose (Glu) levels depending on the body mass index (BMI) were studied in the aboriginal (A) and local Caucasian population (LC) of the Arctic. Differences in the spectrum of SFA in the IU population with a BMI of 18.4 < BMI < 25 kg/m² were revealed, which are manifested in a significant high content of medium- and long-chain SFA, Caro, proinsulin/insulin values and a low level of short-chain SFA, insulin (Ins), and HOMA values ($p < 0.001$), which indicates higher hyperglycemic states compared to A. No significant changes were found in the content of C-peptide in A, and in ME its content significantly increases with an increase in BMI. The study of these indicators in individuals with a BMI > 25 kg/m² of different ethnic backgrounds showed a similar picture, but with a greater degree of severity.

Keywords: fatty acids, glucose, pancreatic hormones, body mass index, Arctic, aborigines, local Caucasian population

УДК 574.5:591.524.11:556.313(470.1)(211.7)

СООБЩЕСТВА ЗООБЕНТОСА ТЕРМАЛЬНЫХ И ХОЛОДНЫХ КАРСТОВЫХ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ УРОЧИЩА ПЫМВАШОР БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ

© 2022 г. О. А. Лоскутова*, @, Е. Б. Фефилова*, Т. А. Кондратьева**, М. А. Батурина*

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

**Управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды Республики Татарстан, ул. Заводская, 3, Казань, 420021 Россия

@E-mail: loskutova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 14.01.2021 г.

После доработки 13.04.2021 г.

Принята к публикации 22.04.2021 г.

Исследована летняя структура зообентоса нескольких термальных и низкотемпературных источников гидроэкосистемы Большеземельской тундры (ручей Пымвашор). Термальные источники по сравнению с холодными характеризовались более низким разнообразием групп донной фауны, но более высоким видовым богатством некоторых из них. В сообществах гидротермальных биотопов по численности доминировали олигохеты и личинки двукрылых (сем. Chironomidae), в карстовых холодных водах преобладали личинки двукрылых (сем. Chironomidae) и остракоды. Наибольшую биомассу в термальных источниках определяли моллюски, олигохеты либо двукрылые (сем. Tipulidae), в низкотемпературных – хирономиды и моллюски. Фауна состояла преимущественно из широко распространенных эвритермных видов, но присутствовали и стенотермные гидробионты. Не обнаружены характерные для других термальных вод мира эндемичные формы, однако, впервые для Большеземельской тундры найдены представители экстразональной фауны. На исследованном участке русла руч. Пымвашор структура зообентоса достаточно однообразна вне зависимости от отепляющего или охлаждающего влияния источников.

Ключевые слова: зообентос, термальные экосистемы, карстовые источники, Большеземельская тундра

DOI: 10.31857/S1026347022040084

Источниками, родниками или ключами называют естественные выходы подземных вод на поверхность Земли; они представляют собой уникальные по своим характеристикам микроэкосистемы, напрямую связующие наземную и подземную части гидросферы (Жадин, 1950; Тахтеев и др., 2010). Температура воды в родниках в местах их выхода из-под земли отличается стабильностью – незначительной годовой амплитудой, не превышающей 1–2°C, устойчивым гидрологическим и гидрохимическим режимами. Разгрузка термальных источников приводит к выносу из недр Земли горячих минерализованных вод и формирует на земной поверхности водотоки с повышенной температурой, создавая условия аналогичные доминировавшим на ранних этапах развития жизни на Земле (Жадин, 1950; Болотов и др., 2012). В результате изучения фауны беспозвоночных горячих источников мира (Pritchard, 1991; De Jong *et al.*, 2005; De Mattia, 2007; Duggan *et al.*, 2007; Friberg *et al.*, 2009; Suzuki *et al.*, 2017), в том числе, восточносибирской области России (Леванидов, Лева-

нидова, 1976; Круглов, Старобогатов, 1989; Тахтеев и др., 2000, 2006, 2010; Еропова и др., 2016), сложилось представление об особенностях ее состава, связанных с присутствием редких азональных форм и эндемичных видов.

Исследования донных сообществ (макрозообентоса) пресноводных экосистем в условиях стабильно низких температур также показали своеобразие состава беспозвоночных, выраженное в высоком разнообразии стенотермных холодолюбивых организмов, преимущественно личинок хирономид, и наличии реликтов (Illies, 1952; Milner *et al.*, 2001; Чертопруд, 2006; Ивановский, 2010; Тахтеев и др., 2010; Паньков, Крашенинников, 2012; Savić *et al.*, 2017).

Уникальность исследованного нами водотока Большеземельской тундры – руч. Пымвашор – состоит в том, что в него разгружаются единственные на Крайнем Севере Европы естественные горячие источники, соседствующие с холодными карстовыми. Благодаря различиям по температуре и



Рис. 1. Карта отбора гидрохимических и гидробиологических проб на руч. Пымвашор. Для рисунка использована с изменениями карта из книги (Функционирование..., 2011).

химическому составу воды (Функционирование..., 2011), они создают широкий градиент условий для гидробионтов на небольшом отрезке русла и водосбора. Как определено в работах по зимней гидрологии, гидрохимии и гидробиологии урочища Пымвашор (Беспалая и др., 2011; Функционирование..., 2011; Болотов и др., 2012), этот градиент обуславливает повышенное обилие и разнообразие некоторых представителей донной фауны в небольшом водотоке и его притоках в период, который для пресноводных сообществ высоких широт характеризуется, как правило, сезонной депрессией.

Целью наших исследований было впервые изучить таксономический состав, структуру и количественные показатели зообентоса термальных и холодных карстовых источников Большеземельской тундры в летнее время, выявить возможное влияние теплых и устойчиво низкотемпературных вод на распределение зообентоса в руч. Пымвашор.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Руч. Пымвашор, протекающий в восточной части Большеземельской тундры выше Северного полярного круга ($67^{\circ}09'76''$ с.ш., $60^{\circ}51'20''$ в.д.), является притоком третьего порядка р. Печора. Он представляет собой типичный предгорный водоток с выраженными перепадами в скорости течения и каменистым дном. На участке ручья протяженностью ~ 1.5 км в него разгружается восемь термальных и пять холодных источников, образуя гидротермальную систему. Ранее в зимний период по ландшафтным и гидрологическим параметрам было проведено зонирование урочища с выделением шести термальных и низкотемпературных карстовых зон, находящихся под непосред-

ственным влиянием разгружающихся подземных вод (Функционирование..., 2011). Труднодоступность и удаленность от населенных пунктов способствует сохранению естественного состояния водных объектов, включенных в 2000 г. в состав памятников природы регионального значения — «Пымвашор».

В пяти из выделенных ранее зон: в русле руч. Пымвашор, его притоках (ручьи Питвеюй, Горячий) и в источниках, в августе 2019 г. нами были отобраны 4 гидрохимические и 14 гидробиологических проб, девять интегральных количественных и 5 качественных проб (рис. 1).

Количественные пробы зообентоса отбирали с помощью гидробиологического скребка (Шубина, 2006) и промывали через капроновое сито с размером ячеек 0.23 мм. Интегральная количественная проба охватывала от 410 до 680 cm^2 и объединяла 4–5 субпроб, каждую из которых собирали с разной площади дна на одном участке. В ряде источников, в виду их расположения в небольших чашеобразных углублениях с плотным грунтом, отбирали качественные пробы капроновым сачком с размером ячеек 0.1 мм. Также для более полного учета фауны проводили специальные смывы с поверхности камней и мхов. Все гидробиологические пробы сразу фиксировали 4%-ным формальдегидом или 96%-ным этиловым спиртом. Одновременно с отбором гидробиологических и гидрохимических проб измеряли температуру воды (ртутным термометром), регистрировали морфоэдафические характеристики биотопов. Гидробиологические пробы обрабатывали в лаборатории по стандартным методикам (Шубина, 2006). Количественный химический анализ проб воды был выполнен в экоаналитической лабора-

Таблица 1. Гидрохимические характеристики исследованных водных объектов урочища “Пымвашор”, 24 августа 2019 г.

Показатель	Русло руч. Пымвашор		Источники	
	III карстовая зона	II карстовая зона	II карстовая зона	I термальная зона
pH	7.69	7.70	7.90	7.68
Электропроводность, мкСм/см	460	138	790	3030
Минерализация (сухой остаток), мг/дм ³	330	120	470	2070

тории ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (аттестат аккредитации № РОСС RU.0001.511257) по аттестованным методикам измерений. Определены значения pH, минерализации и электропроводности.

При изучении фауны до возможно низшего таксономического уровня были идентифицированы следующие группы беспозвоночных: олигохеты (*Oligochaeta*), моллюски (*Mollusca*), ветвистоусые (*Cladocera*) и веслоногие (*Copepoda*: *Cyclopoida* и *Harpacticoida*) раки, поденки (*Ephemeroptera*), веснянки (*Plecoptera*), ручейники (*Trichoptera*), жуки (*Coleoptera*), личинки двукрылых из семейств *Chironomidae*, *Ceratopogonidae*, *Limoniiidae*, *Tipulidae*, *Psychodidae*, *Empididae*.

Для сравнения видовых составов модельных групп использовали коэффициент общности Чекановского-Серенсена: I_s (Песенко, 1982). Статистическая обработка данных проведена с использованием Statistica 6.0 для Windows (StatSoft). Для попарного сравнения выборок численности и биомассы зообентоса применяли непараметрический статистический U-критерий Манна-Уитни (для независимых выборок).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В период исследований температурная разница между изученными водными объектами и участками руч. Пымвашор составляла 24.2°C. Согласно классификации подземных вод (Шербаков, 1979), исследованные нами источники подразделяли на холодные (с температурой воды до 20°C) и термальные (теплые или субтермальные) воды (с температурой 20–27.2°C). Температура воды в самом руч. Пымвашор до впадения всех исследованных термальных источников составляла ~6°C. Ниже по течению ручья, несмотря на впадение в него горячих либо холодных источников, температура воды в период исследований изменялась незначительно: после первой термальной зоны она была 11.1°C, а ниже руч. Питьевой — 12°C. Исключением являлось место разгрузки в ручей источника “Бассейн” (III термальная зона), где температура составляла 15.4°C. В то же время в холодных источниках и руч. Питьевой ле-

том регистрировалась температура 3.0–6.1°C, в теплых источниках и руч. Горячий — 19.0–27.2°C.

Полученные нами значения минерализации и электропроводности воды показали большой разброс и изменялись в соответствии с рангами вод обследованных биотопов от пресных гипогалинных (в русле руч. Пымвашор) до солоноватых β-мезогалинных (в одном из термальных источников) (табл. 1). Кислотность воды (pH), напротив, колебалась в пределах слабощелочной и различалась по водоемам не существенно. В некоторых из них по запаху и желтовато-белому налету на донном субстрате явно определялось присутствие сероводорода. В источниках I термальной зоны наличие красно-бурого осадка свидетельствовало о возможной избыточности в воде реакционно-способного железа.

Таксономическая структура и количественное развитие зообентоса. В исследованных термальных источниках (IT-I, IT-II, IT-III) и руч. Горячий зарегистрировано 15 групп гидробионтов, из которых количественно в термальных источниках преобладали олигохеты или личинки двукрылых — хирономид и типулид (рис. 2). Кроме этих трех групп, встречались нематоды (*Nematoda*), моллюски (*Mollusca*), остракоды (*Ostracoda*), гарпактикоиды (*Harpacticoida*), клещи (*Hydracarina*), ногохотки (*Collembola*), жуки (*Coleoptera*), ручейники (*Trichoptera*) и личинки двукрылых — мокрецы (*Ceratopogonidae*), бабочницы (*Psychodidae*) и толкунчики (*Empididae*).

В источнике с самой высокой температурой воды (“Бассейн”) зообентос состоял лишь из семи групп гидробионтов, из которых более 90% общей численности составляли олигохеты. В двух других термальных источниках обнаружено 8–9 групп при доминировании олигохет либо двукрылых — хирономид и типулид. Более разнообразным был зообентос устья руч. Горячий, образованный слиянием 4 термальных источников, в котором при температуре воды 26.0°C обнаружены все 15 групп гидробионтов.

В биомассе доминирующие группы гидробионтов в разных термальных источниках отличались: в одном преобладали моллюски (88% биомассы зо-

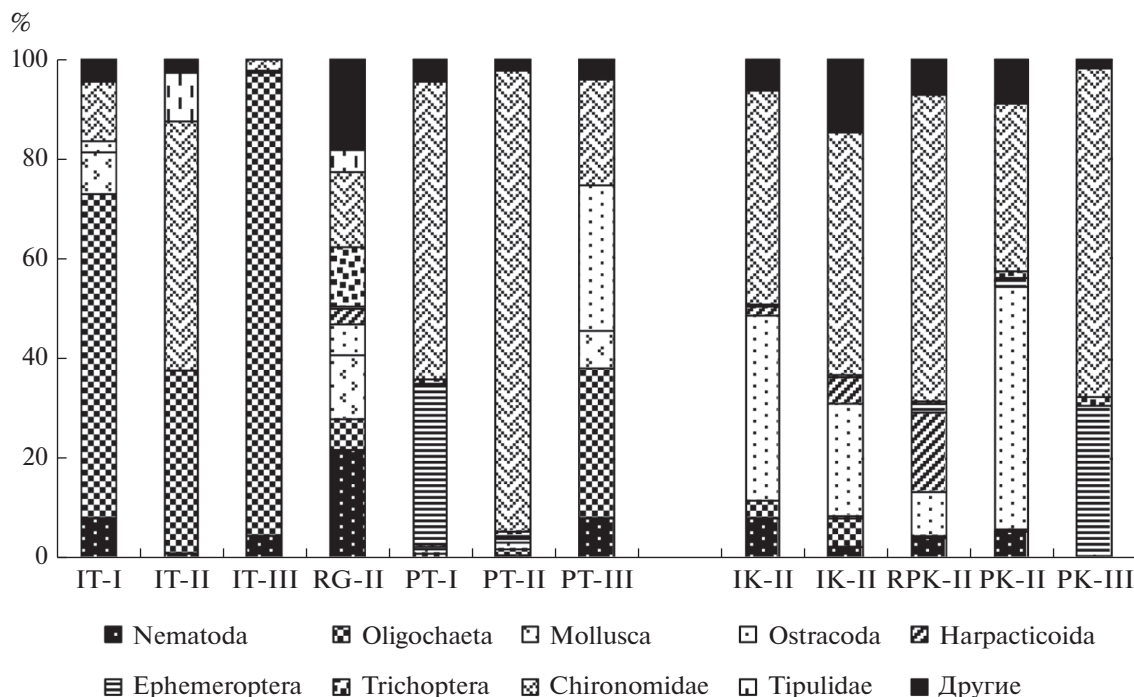


Рис. 2. Структура численности зообентоса в термальных и карстовых зонах (I – источники, RG – ручей Горячий, RP – ручей Питьевой, P – ручей Пымвашор, T и K – термальные и карстовые зоны, римские цифры – номера зон).

обентоса), в других – олигохеты (73.1%) либо крупные личинки двукрылых сем. Tipulidae (69.3%).

В холодных источниках в целом установлен гораздо более богатый состав донных беспозвоночных, представленный 22 группами. Таксономическая структура зообентоса существенно отличалась от таковой в горячих источниках (рис. 2). При низких температурах по численности доминировали хирономиды и остракоды, по биомассе – хирономиды и моллюски, однако, видовой состав хирономид и моллюсков был иной, чем в термальных источниках (табл. 2). Только в карстовых источниках, дополнительно к выявленным в термальных водах группам, обнаружены ветвистоусые раки (Cladocera), циклопоиды (Cyclopoida), пауки (Araneina), веснянки (Plecoptera) и двукрылые: болотницы (Limoniidae), львинки (Stratiomyidae) и мошки (Simuliidae).

Таксономическая структура зообентоса исследованного участка руч. Пымвашор была довольно однообразной на всем протяжении. Как в термальных, так и карстовых зонах, по численности доминировали хирономиды и поденки, либо – в карстовой зоне верхнего участка ручья (PK-II) – хирономиды и остракоды (рис. 2). Всего в карстовых зонах встречено 20 групп беспозвоночных, в термальных – 19 (отсутствовали Tipulidae). В биомассе существенным был вклад хирономид, ручейников и поденок.

По предварительным данным, общая численность зообентоса максимально высокой была в карстовых зонах руч. Пымвашор (134.6–151.0 тыс. экз./м²), в термальных зонах она была существенно ниже (57.7–89.7 тыс. экз./м²). Карстовые источники отличались невысокими показателями количественного развития зообентоса (7.0–27.8 тыс. экз./м²), наименьшая численность наблюдалась в одном из термальных источников (3.2 тыс. экз./м²). Достоверные различия по численности оказались между термальными источниками и термальными и карстовыми зонами ручья Пымвашор ($p < 0.024$).

Биомасса зообентоса источников и ручья Пымвашор соответствовала показателям олиготрофных экосистем и была довольно низкой по всей длине исследованного участка, как в термальных, так и в карстовых зонах (1.2–5.0 г/м²). Лишь в одной из проб, отобранных в ручье, вытекающем из источника “Бассейн”, биомасса была значительно выше благодаря присутствию моллюсков – 9.8 г/м². Однако, по критерию Манна-Уитни различия по биомассе оказались недостоверными.

Фауна донных беспозвоночных. Общее видовое разнообразие идентифицированных групп в составе зообентоса руч. Пымвашор и его притоков было высоким. Мы выявили закономерности в его распределении по зонам с различными температурными условиями, связанные с изменением состава некоторых (модельных) групп (табл. 2).

Таблица 2. Различия в составе модельных групп гидробионтов в контрастных по температуре условиях в экосистеме руч. Пымвашор, август 2019 г.

Таксоны	Общее число видов и форм	Источники и притоки		Русло руч. Пымвашор	
		IT, RG	IK, RP	PT	PK
OLIGOCHAETA	26	12	13	14	9
<i>Amphichaeta</i> sp.			+		
<i>Nais alpina</i> Sperber					+
<i>N. barbata</i> Müller				++	+
<i>N. communis</i> Piguet		+++		++	
<i>N. elinguis</i> Müller				++	
<i>N. pardalis</i> Piguet				++	+
<i>N. variabilis</i> Piguet		+++		++	
<i>Piguetiella blanci</i> (Piguet)			++		+
<i>Spirosperma ferox</i> Eisen		++		+	
<i>Tubifex tubifex</i> (Müller)				++	
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Müller)					+
<i>Rhynchelmis</i> sp.		+			
MOLLUSCA	2	1	1	1	0
<i>Lymnaea lagotis</i> (Schranck)		+++		+++	
<i>Valvata piscinalis</i> (O.F. Müller)			++		
CLADOCERA	6	0	1	5	4
CYCLOPOIDA	5	0	1	1	4
HARPACTICOIDA	3	1	3	1	1
<i>Bryocamptus</i> cf. <i>pygmaeus</i> (Sars)		++	+++		
<i>Attheyella nordenskiöldii</i> (Lilljeborg)			+++	++	++
EPHEMEROPTERA	5	1	1	2	5
<i>Baetis lapponicus</i> (Bengtsson)		+	++	+++	+++
<i>B. inexpectatus</i> (Tschernova)					++
<i>Ephemerella mucronata</i> (Bengtsson)					+
<i>E. ignita</i> (Poda)				+	
<i>Heptagenia sulphurea</i> Bengtsson					+
PLECOPTERA	6	0	1	0	6
<i>Taeniopteryx nebulosa</i> (Linnaeus)					+
<i>Nemoura cinerea</i> (Retzius)			+++		
<i>Leuctra digitata</i> Kempny					+
<i>L. fusca</i> (Linnaeus)					+
TRICHOPTERA	10	3	4	7	7
<i>Rhyacophila nubila</i> Zetterstedt		+		+	+
<i>Rhyacophila</i> juv.				++	+++
<i>Hydroptila</i> sp.		+		+	+++
<i>Hydropsyche</i> sp.				+	++
CHIRONOMIDAE	36	24	18	24	16
<i>Chironomus anthracinus</i> Zetterstedt		++			
<i>C. parathummi</i> Keyl				++	
<i>Camptochironomus tentans</i> (Fabricius)		+++			
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> (Kieffer)			+++		
<i>Pseudodiamesa nivosa</i> (Goetghebuer)			+++		

Таблица 2. Окончание

Таксоны	Общее число видов и форм	Источники и притоки		Русло руч. Пымвашор	
		IT, RG	IK, RP	PT	PK
<i>Chaetocladius dentiforceps</i> (Edwards)			+++		
<i>C. piger</i> (Goetghebuer)			++		
<i>Eukiefferiella claripennis</i> (Lundbeck)		+	+++	++	+++

Примечание. IT – термальные источники, IK – карстовые холодные источники, RG – руч. Горячий, RP – руч. Питьевой, PT – термальные зоны русла руч. Пымвашор, PK – карстовые зоны русла руч. Пымвашор; “+” – единичное присутствие вида (формы): <5 особей в качественных пробах и/или <55,5 экз./м² в количественных пробах; “++” – присутствие вида (формы): >5 особей в качественных пробах и/или >55,5 экз./м² в количественных пробах; “+++” – наиболее многочисленные виды (формы): >50 особей в качественных пробах, >1 тыс. экз./м².

Малощетинковые черви. Общий систематический список олигохет исследованных водоемов включает 26 таксонов (из них 14 видов) и состоит из семейств Lumbriculidae (один вид и две формы неопределенного видового статуса), Enchytraeidae (один вид и шесть форм) и Naididae (*sensu* Erséus et al., 2008) (всего 16 видов и форм), которое включает виды из двух подсемейств - Naidinae (10 видов и одна форма) и Tubificinae (два вида и три формы). Несмотря на одинаковое число видов и надвидовых таксонов (по 18 видов и форм), сходство фаун олигохет в теплых и холодных зонах было умеренным: $Is = 0.37$ (0.36 – между источниками; 0.30 – между зонами ручья Пымвашор). Различные виды рода *Nais* (п/сем. Naidinae) отмечены в пробах из обеих зон. Наиболее часто встречались *Nais bretsheri* Michaelsen, *Nais communis* Pignet. Высокая встречаемость была так же характерна и для ювенильных особей п/сем. Tubificinae. Помимо наидид только в карстовых зонах обнаружены представители родов: *Amphichaeta*, *Piguetiella* (п/сем. Naidinae), *Lumbriculus* (сем. Lumbriculidae); только в термальных – *Spirosperma* (п/сем. Tubificinae), *Rhynchelmis* (сем. Lumbriculidae). Представители сем. Enchytraeidae наиболее многочисленны и разнообразны были в источниках, преимущественно холодных, а только в ручье отмечались *Nais barbata* Müller, *Nais pardalis* Pignet (п/сем. Naidinae) (табл. 2).

Моллюски были представлены двумя видами, из которых один встречался в термальных источниках, другой – в карстовых (табл. 2).

Ракообразные также не отличались разнообразием состава (табл. 2). Из ветвистоусых раков наиболее часто встречались *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller) и *Alona affinis* (Leydig). Из веслоногих раков наибольший интерес представляли гарпактикоиды, в распределении двух из трех видов которых обнаружена закономерность, связанная с градиентом условий (табл. 2). *Bryocamptus* cf. *rugtaeus* массово развивался в источниках и обоих обследованных притоках руч. Пымвашор (как холодных, так и в термальных зонах) и совершенно отсутствовал в самом ручье. В термальной зоне

он отмечен лишь в руч. Горячий, тогда как в теплых источниках гарпактикоиды (равно как и другие кладоцеры и копеподы) не найдены. *Attheyella nordenskioldii* была обычным видом для всех обследованных холодноводных биотопов, но не встречалась в теплых.

Амфибиотические и водные насекомые в качественных и количественных пробах зообентоса представлены 65 таксонами из отрядов Coleoptera, Ephemeroptera, Plecoptera и Diptera. Наибольшее разнообразие установлено для семейства хирономид и отряда ручейников.

Наиболее часто встречающимися из таксонов EPT (Ephemeroptera-Plecoptera-Trichoptera) были ювенильные личинки ручейников *Apatania* и *Hydroptila* sp. Все таксоны ручейников обнаружены только в холодных карстовых зонах за исключением лишь одной личинки *Hydroptila* sp., встреченной в термальном источнике. Самыми многочисленными были ювенильные личинки *Rhyacophila*.

В карстовых зонах руч. Пымвашор отмечалась очень высокая численность поденок *Baetis lapponicus* (Bengtsson), при этом в руч. Горячий при температуре 26°C встречено лишь три личинки этого вида. Все другие виды поденок встречались единично лишь в карстовых зонах (табл. 2).

Веснянки в бентосе были представлены шестью видами, среди которых в самом руч. Пымвашор, как в термальных, так и в карстовых зонах, наиболее часто встречались и количественно преобладали ювенильные личинки *Capnia*. В термальных источниках веснянки не обнаружены.

Из жуков доминирующими по встречаемости и численности всюду были личинки и имаго *Oulimnius tuberculatus* (Müller).

Отряд двукрылых представлен восемью семействами, наиболее многочисленными и разнообразными из которых были хирономиды.

Состав хирономид бассейна руч. Пымвашор включает 36 таксонов из 5 подсемейств: Orthoclaudiinae – 19, Chironominae – 11, Tanypodinae – 3, Diamesinae – 2, Prodiamesinae – 1. Наибольшее

разнообразии хирономид отмечено в руч. Пымвашор, где обнаружено 25 таксонов. В термальных зонах ручья и термальных источниках выявлено по 24 таксона хирономид, в карстовых зонах и источниках обнаружено меньшее их количество (табл. 2). Несмотря на то, что основная масса видов хирономид относилась к эвритермным, выявлены некоторые особенности состава хиромидофауны в теплых и холодных источниках (табл. 2). Комплекс видов, доминирующих по встречаемости и численности в бассейне руч. Пымвашор, формируют *Eukiefferiella claripennis*, *Eukiefferiella gracei* (Edwards), *Cricotopus bicinctus* (Meigen) и *Cricotopus trifascia* (Edwards). Ряд видов хирономид, таких как *Thienemannimyia geijskesi* (Goetghebuer) и *C. bicinctus*, встречались как в холодных, так и термальных источниках с диапазоном температур от 5 до 27°C.

Личинки других семейств двукрылых отмечались в составе зообентоса руч. Пымвашор единично. В термальных источниках несколько выше, по сравнению с карстовыми, была численность Tipulidae, в карстовых – Psychodidae.

Фауна всех амфибиотических насекомых в термальных и карстовых источниках существенно различалась ($I_s = 0.31$), более высоким сходство фауны установлено для термальных и карстовых зон руч. Пымвашор ($I_s = 0.54$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В летний период температура воды термальных источников урочища Пымвашор оказалась сопоставима или была даже ниже зимней, когда при температуре воздуха –30°C вода сохраняла температуру до 20.3–28.5°C (Функционирование..., 2011). Полученные нами показатели минерализации и рН в руч. Пымвашор и его притоках в целом соответствовали таковым, полученным зимой (Функционирование..., 2011). Так же как в период ледостава некоторые источники характеризовались повышенной величиной минерализации воды, характерным запахом и цветом донных осадков, что позволяет предположить особенный химический состав их сред в разных источниках и в летнее время: хлоридно-натриевый, сульфатный, железосодержащий.

По сравнению с результатами зимних исследований гидротермальной экосистемы урочища Пымвашор (Функционирование..., 2011), когда было обнаружено 11 групп донных беспозвоночных (из них 3 семейства моллюсков), зообентос в летний период был гораздо более разнообразным. Дополнительно к имеющемуся списку нами обнаружены как представители мейобентоса (нематоды и низшие ракообразные), так и макрозообентоса (полуводные коллемболы и пауки, поденки, семь семейств двукрылых). Из таксонов макрозообентоса летом не найдены только указанные ранее

редкие личинки стрекоз. Наиболее многочисленными (97% от общей численности зообентоса) в зимний период во всех зонах руч. Пымвашор были моллюски, представленные пятью видами, остальные группы составляли $\leq 1\%$. Авторы зимних исследований подчеркнули (Болотов и др., 2012), что специфические сообщества гастроподного типа, где доминантами выступают моллюски из сем. Lymnaeidae и Planorbidae, формируются в большинстве исследованных термальных источников мира. При этом остальные группы зообентоса немногочисленны и не играют значимой роли в населении гидротерм. В августе в большинстве изученных нами термальных источников количественно преобладали олигохеты. Эти черви постоянно присутствовали в донных сообществах разных по условиям биотопов и характеризовались высоким видовым богатством, причем показатели их разнообразия отличались в теплых и холодных зонах несущественно, а вклад в обилие зообентоса возрастал при повышенных температурах. Для большинства учетных групп организмов наблюдалось обеднение разнообразия, кроме семейства хирономид, и понижение количественного развития в источниках по сравнению с руслом ручья и в теплых водах по сравнению с холодными. Это связано с наличием в холодных и термальных гидроекосистемах комплекса факторов, негативных для развития зональной фауны беспозвоночных: повышенной температуры, общей минерализации, присутствия сероводорода и т.д. Воздействие на фаунистическое разнообразие пресноводных беспозвоночных сероводорода и повышенной минерализации воды мы обсуждали ранее (Лоскутова и др., 2020). Рост температуры может усилить отрицательный эффект воздействия этих факторов, вызывая дисгармонию в совокупности химических реакций, лежащих в основе жизненных процессов гидробионтов, особенно холодолюбивых (Адаменко, 1985). Так с повышением температуры растет их потребность в кислороде, а с изменением минерализации меняются плотность и вязкость среды их обитания, и в свою очередь, экологическое значение температуры.

Преобладание в составе мейофауны остракод наряду с нематодами и гарпактикоидами ранее отмечалось в холодных родниках Прибайкалья (Тахтеев и др., 2010). В этих водоемах гарпактикоиды были представлены обычным в Большеземельской тундре (Фефилова, 2015) видом *Attheyella nordenskioldii*, который в Прибайкалье является арктическим реликтом, выходящим далеко за южную границу основного ареала (Тахтеев и др., 2010). Полученные нами данные по распределению гарпактикоиды *A. nordenskioldii* в экосистемах руч. Пымвашор подтверждают ее принадлежность к стенотермным холодолюбивым организмам. Новые сведения об экологии микроаракообразных связаны с находкой другой гарпактикоиды – *B. cf. pygmaeus*. Эта

форма была указана впервые для Большеземельской тундры, ранее ее единичные особи регистрировались нами лишь в Вычегодском бассейне и таежной части Печорского (Фефилова, 2015), в том числе в холодном сероводородном источнике руч. Иска-шор, где популяция рачка характеризовалась высоким обилием (Лоскутова и др., 2020). Таким образом, благодаря установленным особенностям распределения *B. cf. pygmaeus* в исследованных бассейнах и руч. Пымвашор складывается представление о связи происхождения этой гарпактикоиды с подземными водами, а кроме того, об исключительно широком диапазоне ее экологических возможностей. Диапазон температур, минерализации, химического состава воды, при которых встречался *B. cf. pygmaeus*, позволяет отнести его к экстримофилам (среди копепоид).

Все выявленные в летнее время в водоемах урочища Пымвашор виды олигохет отмечались ранее в водоемах Большеземельской тундры (Попченко, 1978; Финогенова, 1966; Baturina *et al.*, 2020). Большинство видов наидид, обнаруженных в исследованных водотоках, являются эвритермными, к холодноводным стенотермным относится лишь *N. elinguis*, отмеченный только в ручье Пымвашор в термальной зоне при температуре 15.4°C (табл. 2). Возможно, этот факт подтверждает мнение (Тимм, 1987), что вид является оппортунистическим, способным развиваться в экстремальных условиях абиотической среды. В зимних пробах (по неопубликованным данным) олигохеты: виды сем. Lumbriculidae (*Lumbriculus* sp., *Rhynchelmis* sp.), сем. Lumbricidae (*Eiseniella tetraedra* (Savigny)), п/сем Tubificinae (*Spirosperma ferox*) встречены только в руч. Горячем и термальных ручьях. Виды *Rhynchelmis* sp. и *S. ferox* в летних пробах были встречены тоже только в термальных источниках. Крупные черви р. *Rhynchelmis*, как и большинство люмбрикулид, относятся к холодолюбивым, однако в наших сборах они отмечены при температуре 17.0–22.0°C зимой и 26.0°C летом.

Ранее было показано (Lewin *et al.*, 2013), что таксоны ЕРТ очень чувствительны к температуре. Подтвердился тот факт, что холодные воды характеризуются большим разнообразием насекомых таксонов ЕРТ, чем термальные (Zivić *et al.*, 2006). Причиной этого является происхождение ряда групп бентосных насекомых, за исключением поденок и стрекоз, из холодных проточных вод, и если даже некоторые из них адаптировались к теплым непроточным водам в процессе эволюции, то большинство остаются лучше адаптированными к холоду, чем к теплым водным местообитаниям (Mitchell *et al.*, 1974; Ward, Stanford, 1982; Pritchard *et al.*, 1996). Все обнаруженные нами таксоны амфибиотических и водных насекомых известны как обычные представители донной фауны северных рек (Биоразнообразие..., 2007). Подавляющее их число зарегистрировано в холодных кар-

стовых зонах бассейна руч. Пымвашор. Например, личинки веснянок, встреченные зимой в термальных источниках единично (Функционирование..., 2011), нами обнаружены исключительно в карстовых зонах. Считается, что поденки, в целом адаптированы к более теплым условиям (Pritchard *et al.*, 1996), однако многие виды, например, *Baetis lapponicus* широко распространены на Севере, массово встречаются в холодных реках Полярного Урала (Биоразнообразие..., 2007).

В термальных водах Сербии (Zivić *et al.*, 2006) и Новой Зеландии (Duggan *et al.*, 2007), напротив, было отмечено полное отсутствие поденок. В наших сборах в термальных источниках поденки также не обнаружены за исключением руч. Горячий, где найдены единичные ювенильные личинки.

Редко встречающиеся в термальных водах зимой малочисленные личинки двукрылых в летнее время отмечались в значительных количествах в большинстве проб, причем представители двукрылых были достаточно разнообразны (относились к 7 семействам). Согласно Г. Притчарду (Pritchard, 1991), двукрылые – наиболее многочисленный и разнообразный отряд насекомых, чьи личинки развиваются в термальных ручьях, температура воды и субстрата которых не превышает 35°C (Пржиборо, 2011). Согласно исследованиям термальных источников разных географических зон (Пржиборо, 2011), двукрылые в них отличаются бедностью видовой состава и сходны по структуре фауны на уровне родов и семейств. Было показано (Pritchard, 1991), что в гидротермах численность и биомасса хирономид при повышении температуры уменьшаются. Нами также установлено, что количественные характеристики развития личинок хирономид в исследованных водоемах различались по температурному градиенту: наибольшая численность наблюдалась в русле руч. Пымвашор с умеренными температурами от 10 до 15°C, а минимальная – в термальных источниках.

Характерной чертой исследованных нами термальных и карстовых источников является полное отсутствие амфипод, являющихся постоянным, а иногда и доминирующим компонентом фауны источников других регионов России (Тахтеев и др., 2000, 2006; Еропова и др., 2016). Другой особенностью является отсутствие реликтов и эндемиков (моллюсков, подземных амфипод и ручейников), которые характерны для других термальных экосистем (Жадин, 1950; Леванидов, Леванидова, 1976; Ситникова, Тахтеев, 2006; Тахтеев и др., 2010; Еропова и др., 2016), что, впрочем, не исключает возможности их присутствия в другие сезоны или среди организмов, чья видовая принадлежность не была установлена.

Предполагается (Болотов и др., 2012), что наибольшего разнообразия и количественного разви-

тия в гидротермах достигают виды, формирование которых шло по пути приспособления к освоению экстремальных местообитаний. Такие приспособления могут проявляться в адаптивном поведении, географической, локальной и сезонной изменчивости, адаптивной ритмике биологических процессов и т.д. (Чернов, 2008), в формировании маловидовых сообществ с высокой плотностью отдельных видов (Болотов и др., 2012). В гидротермальных экосистемах эта закономерность выполняется для доминирующих групп беспозвоночных (Zivić *et al.*, 2006): обычно в каждой из них по численности превалирует один вид. В термальных источниках урочища Пымвашор среди олигохет доминировал только *N. communis*, из хирономид – *Chironomus anthracinus*. Копеподы формировали моновидовые таксоценозы, представленные одним видом *Naupacticoida* – *V. cf. pygmaeus*.

Ранее было показано (Болотов и др., 2012), что в зимних сообществах руч. Пымвашор моллюски реагируют на особенный температурный режим укорочением жизненных циклов, уменьшением размеров особей, круглогодичным размножением. Высокая биомасса зообентоса в термальных источниках Сербии, например, также была обусловлена высокой численностью гастропод, которые из всех макробеспозвоночных показывают наивысшую степень термофилии (Pennak, 1953). Большинство найденных нами в руч. Пымвашор таксонов имеет весьма широкое географическое распространение, их успешное развитие в гидротермах было бы невозможным без эффективных приспособлений к изменениям температуры в выявленном диапазоне. Известно, что олигохеты, например, адаптируются к существованию при тепловом стрессе созданием агрегированных популяций (Kalinnikova *et al.*, 2003), ускоренным темпом бесполого размножения (Lochhead, Learner, 1983; Chapman, Mitchell, 1986). Последнее явление, по видимому, наблюдалось в одном из обследованных нами источников – “Бассейн”. Здесь отмечалась наибольшая численность эвритермных *N. communis* и *N. variabilis*, большинство особей которых находилось в процессе паратомического деления (их цепочки состояли из двух-трех зооидов). Физиологические адаптации к пониженным концентрациям кислорода личинок хирономид рода *Chironomus* связаны с особенным составом их крови, содержащей уникальный гемоглобин (Большаков, Фефилова, 2020). Такие же адаптации предполагались нами ранее для гарпактикоиды *V. cf. pygmaeus*, развивающейся в условиях повышенной минерализации и высокой концентрации сероводорода в источнике руч. Иск-Шор (Лоскутова и др., 2020) и найденной в источниках руч. Пымвашор.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В летнее время донные сообщества гидротермальной экосистемы руч. Пымвашор представлены 23 таксономическими группами организмов, что характеризует их как значительно более разнообразные по сравнению с зимними. В отличие от количественно доминирующих в зимнее время брюхоногих моллюсков, летом в составе донных сообществ термалей преобладали олигохеты либо хирономиды, причем последние отличались здесь низким количественным развитием, но большим разнообразием по сравнению с холодными водами. Однако для большинства учтенных групп организмов наблюдалось обеднение видового богатства и понижение количественного развития в источниках по сравнению с руслом ручья и в теплых водах по сравнению с холодными. Это связано с наличием в холодных и термальных гидроэкосистемах условий, негативных для развития зональной фауны беспозвоночных. Своеобразные бентосные сообщества термальных источников существенно отличались от таковых холодных вод: в них зарегистрировано небольшое число таксономических групп беспозвоночных и низкая численность зообентоса, биомасса имела схожие значения. Донные сообщества всех обследованных биотопов урочища представлены в основном группами и видами, характерными для Большеземельской тундры. Однако в их составе присутствовали виды, впервые встреченные на этой широте – представители азональной фауны. К ним относилась гарпактикоида *V. cf. pygmaeus*, в массе развивающаяся лишь в источниках (холодных и горячих). Вероятно, что северная граница ареала этого вида на северо-востоке европейской части России определяется распространением подземных вод и их воздействием на поверхностные гидроэкосистемы. Особенностью исследованной экосистемы является отсутствие реликтов и эндемиков, которые характерны для термальных вод других регионов. Структура зообентоса руч. Пымвашор достаточно однообразна вне зависимости от отепляющего или охлаждающего влияния источников и соответствуют характерным для региона показателям.

Благодарности. Авторы благодарят Ю.С. Рафинову за помощь в определении личинок ручейников и двукрылых (без хирономид).

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме “Разнообразие и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения” № 1021051101423-9-1.6.12;1.6.13;1.6.14 и при поддержке грантов РФФИ: 18-44-110017 p_a, 20-04-00145A.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адаменко В.Н. Климат и озера (К оценке настоящего, прошлого и будущего). Л.: Гидрометеиздат, 1985. 264 с.
- Беспалая Ю.В., Болотов И.Н., Усачева О.В. Население моллюсков субарктической гидротермальной экосистемы в зимний период // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 11. С. 1304–1322.
- Биоразнообразие экосистем Полярного Урала / Отв. ред. М.И. Гецен. Сыктывкар, 2007. С. 90–112.
- Болотов И.Н., Беспалая Ю.В., Усачева О.В. Экология и эволюция гидробионтов в горячих источниках Субарктики и Арктики: формирование аналогичных сообществ, адаптации видов и микроэволюционные процессы // Усп. совр. биол. 2012. Т. 1. С. 77–86.
- Большаков В.В., Фефилова Е.Б. Особенности кариотипа и состав гемоглобинов комара-звонца *Chironomus* sp. *Ya3* (Diptera, Chironomidae) из дельты реки Печора // Зоол. журн. 2020. Т. 99. № 1. С. 39–44.
- Еропова И.О., Тахтеев В.В., Ситникова Т.Я., Хадеева Е.Р., Лопатовская О.Г. Макрозообентос некоторых термальных источников Северного Прибайкалья в ранневесенний период // Байкальский зоологический журн. 2016. Вып. 2(19). С. 54–60.
- Жадин В.И. Жизнь в источниках / Ред. Павловский Е.Н., Жадин В.И. // Жизнь пресных вод СССР. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 3. С. 707–724.
- Ивановский А.А. Типы сообществ макрозообентоса в родниках Пензенской области // Вест. МГОУ. Сер. Естественные науки. 2010. № 3. С. 72–79.
- Круглов Н.Д., Старобогатов Я.И. Морфология и систематика моллюсков подрода *Radix* рода *Lymnaea* из Сибири и Дальнего Востока СССР // Зоол. журн. 1989. Т. LXVIII(68). Вып. 5. С. 17–30.
- Леванидов В.Я., Леванидова И.М. Первые итоги изучения фауны пресноводных беспозвоночных Чукотского п-ва // Пресноводная фауна Чукотского п-ва. 1976. Т. 36(139). С. 3–14.
- Лоскутова О.А., Кононова О.Н., Кондратьева Т.А., Фефилова Е.Б., Батурина М.А., Кудрин А.А., Рафикова Ю.С. Сообщества беспозвоночных в сероводородных источниках крайнего Севера (бассейн р. Уса, Россия) // Тр. КарНЦ РАН. Серия “Биогеография”. 2020. № 1. С. 71–86.
- Паньков Н.Н., Крашенинников А.Б. Зообентос родников Урала и Предуралья (Пермское Прикамье) // Вест. Пермского ун-та. Биология. 2012. Вып. 1. С. 18–24.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А. Песенко. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Попченко В.И. Малоштитковые черви // Флора и фауна водоемов Европейского Севера / Ред. Гецен М.В. Л.: Наука, 1978. С. 51–58.
- Пржиборо А.А. Разнотипные термальные источники восточной Палеарктики как биотопы для двукрылых — сходства и различия таксономической структуры // Экология малых рек в 21 в.: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем. Тольятти, 2011. С. 134.
- Ситникова Т.Я., Тахтеев В.В. Брюхоногие моллюски (Gastropoda) и горячих источников Прибайкалья // Гидробиология водоемов юга восточной Сибири (Биоразнообразие Байкальского региона: Труды биолого-почвенного факультета ИГУ. Вып. 6). Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2006. С. 137–150.
- Тахтеев В.В., Галимзянова А.В., Амбросова Е.В., Кравцова Л.С., Рожкова Н.А., Окунева Г.Л., Семерной В.П., Помазкова Г.И., Лопатовская О.Г. Сообщества зообентоса и их сезонная динамика в незамерзающих источниках Прибайкалья // Изв. РАН. Сер. биол. 2010. № 6. С. 740–749.
- Тахтеев В.В., Ижболдина Л.А., Помазкова Г.И. и др. Биота некоторых термальных источников Прибайкалья и связанных с ними водоемов // Исследования водных экосистем Восточной Сибири. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000. С. 55–100.
- Тахтеев В.В., Судакова Е.А., Егорова И.Н. и др. К характеристике водных и наземных биоценозов в местах выходов термальных источников в восточном Прибайкалье // Гидробиология водоемов юга Восточной Сибири. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2006. С. 111–136.
- Тимм Т. Малоштитковые черви (Oligochaeta) водоемов Северо-Запада СССР / Брауер М., Метсар Ю. Таллин: Валгус, 1987. 298 с.
- Фефилова Е.Б. Веслоногие раки (Soropoda) // Фауна европейского Северо-Востока России. Веслоногие раки. Т. XII. М.: КМК, 2015. 319 с.
- Финогенова Н.П. Малоштитковые черви Вашуткиных озер // Гидробиологическое изучение и хозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. М.: Наука, 1966. С. 63–70.
- Функционирование субарктической гидротермальной экосистемы в зимний период / Ред. Боголицин К.Г., Болотов И.Н. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 252 с.
- Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные работы. М.: КМК, 2008. 580 с.
- Чертопруд М.В. Родниковые сообщества макробентоса Московской области // Журн. общ. биол. 2006. Т. 67. № 5. С. 376–384.
- Шубина В.Н. Бентос лососевых рек Урала и Тимана / Ред. Н.Н. Смирнов. С.-Пб.: Наука, 2006. 401 с.
- Щербаков А.В. Термальные воды // Справочное руководство гидрогеолога. Л.: Недра, 1979. Ч. 1. С. 163–176.
- Baturina M.A., Kaygorodova I.A., Loskutova O.A. New data on species diversity of Annelida (Oligochaeta, Hirudinea) in the Kharbey lakes system, Bolshezemel'skaya tundra (Russia) // ZooKeys. 2020. V. 910. P. 43–78.
- Chapman P.M., Mitchell D.G. Acute tolerance tests with the oligochaetes *Nais communis* (Naididae) and *Ilyodrilus frantzi* (Thbificidae) // Hydrobiologia. 1986. V. 137. P. 61–64.
- De Jong G., Canton S.P., Chadwick J.W. Macroinvertebrates occurring in sunbeam hot spring in Idaho, USA // J. Freshwater Ecology. 2005. V. 20(3). P. 611–613.
- De Mattia W. A new subterranean hydrobiid from thermal spring in eastern Slovenia: “*Iglica*” *velkovrhi* n.sp. (Gastropoda: Prosobranchia: Hydrobiidae) // Mollusca. 2007. V. 25(1). P. 27–31.

- Duggan I.C., Boothroyd I.K.G., Speirs D.A.* Factors affecting the distribution of stream macroinvertebrates in geothermal areas: Taupo Volcanic zone, New Zealand // *Hydrobiologia*. 2007. V. 592(1). P. 235–247.
- Erséus C., Wetzel M.J., Gustavsson L.N.* IZCD rules – a farewell to Tubificidae (Annelida, Clitellata). *Zootaxa*. 2008. V. 1744(1): 66–68.
- Friberg N., Dubkjaer J.B., Olafsson J.S., Gislason G.M., Larsen S.E., Lauridsen T.L.* Relationships between structure and function in streams contrasting in temperature // *Freshwater Biol.* 2009. V. 54. P. 2051–2068.
- Illies J.* Die Mölle. Faunistisch-ökologische Untersuchungen an einem Forellenbach im Lipper Bergland // *Arch. Hydrobiol.* 1952. V. 46. P. 424–612.
- Kalinnikova T.B., Gainutdinov T.M., Seraziev R.Kh., Gainutdinov M.Kh.* The effect of ambient temperature on intraspecific interactions controlling heat Tolerance in the oligochaetes *Enchytraeus albidus* and *Tubifex tubifex* // *Rus. J. Ecology*. 2003. V. 34. № 3. P. 198–201.
- Lewin I., Czerniawska I., Lawniczak A., Jusik S.* Biological indices applied to benthic macroinvertebrates at reference conditions of mountain streams in two ecoregions (Poland, the Slovak Republic) // *Hydrobiologia*. 2013. V. 709. P. 83–200.
- Lochhead G., Learner M.A.* The effect of temperature on asexual population growth of three species of Naididae (Oligochaeta) // *Hydrobiologia*. 1983. 98. P. 107–112.
- Milner M.A., Brittain E.J., Castella E., Petts E.G.* Trends of macroinvertebrate community structure in glacier-fed rivers in relation to environmental conditions: a synthesis // *Freshwater Biol.* 2001. V. 46. P. 1833–1847.
- Mitchell R.* The evolution of thermophily in hot springs // *Q. Rev. Biol.* 1974. V. 49. P. 229–242.
- Pennak R.W.* Freshwater invertebrates of the United States. Gastropoda. New York: The Ronald Press Company, 1953. Chapter 36. 681 p.
- Pritchard G.* Insects in thermal springs // *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*. 1991. V. 123. Sup. 155. P. 89–106.
- Pritchard G., Harder L.D., Mutch R.A.* Development of aquatic insect eggs in relation to temperature and strategies for dealing with different thermal environments // *Biol. J. Linnean. Soc.* 1996. V. 58. P. 221–244.
- Savić A., Dmitrović D., Pešić V.* Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages of karst springs in relation to some environmental factors: a case study in central Bosnia and Herzegovina // *Turk. J. Zool.* 2017. V. 41. P. 119–129.
- Suzuki A.C., Kagoshima H., Chilton G., Grothman G.T., Johansson C., Tsujimoto M.* Meiofaunal Richness in Highly Acidic Hot Springs in Unzen-Amakusa National Park, Japan, Including the First Rediscovery Attempt for Mesotardigrada // *Zool. Sci.* 2017. V. 34(1). P. 11–17.
- Ward V.J., Stanford A.J.* Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insect // *Annu. Rev. Entomol.* 1982. V. 27. P. 97–117.
- Zivić I., Marković Z., Brajković M.* Influence of the temperature regime on the composition of the macrozoobenthos community in a thermal brook in Serbia // *Biology, Bratislava*. 2006. V. 61(2). P. 179–191.

Zoobenthos Communities of Thermal and Cold Karst Aquatic Ecosystems of the Pymvashor Natural Boundaries of the Bolshezemel'skaya Tundra

O. A. Loskutova^{1, #}, E. B. Fefilova¹, T. A. Kondratjeva², and M. A. Baturina¹

¹ Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Kommunisticheskaya st., 28, Syktyvkar, 167982 Russia

² Department for hydrometeorology and environmental monitoring of the Republic of Tatarstan, Zavodskaya st., 3, Kazan, 420021 Russia

#e-mail: loskutova@ib.komisc.ru

The zoobenthos summer structure of several thermal and low-temperature springs of a hydroecosystem in the Bolshezemel'skaya tundra (the Pymvashor stream) was studied. Thermal springs compared with cold springs were generally characterized by a lower diversity of benthic fauna groups, but for some groups the species richness was higher. In the communities of hydrothermal biotopes, oligochaetes and chironomid larvae dominated in terms of abundance, while dipteran larvae and ostracods dominated in cold karst waters. In the thermal springs molluscs, oligochaetes or diptera (fam. Tipulidae) had the largest biomass, in low-temperature springs chironomids and mollusks dominated by biomass. The fauna was presented mainly by widespread eurythermal species. Stenothermic hydrobionts were also found. Endemic forms characteristic of other thermal waters of the world were not found. Inherent for other thermal waters of the world endemic taxa were not determined. Extrazonal fauna representatives were found in the Bolshezemel'skaya tundra for the first time. The structure of the zoobenthos of the main riverbed of the Pymvashor stream was monotonous and did not depend on the warming or cooling influence of springs.

Keywords: zoobenthos, thermal ecosystems, karst springs, Bolshezemel'skaya tundra

УДК 582.5:581.52

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ, ВИТАЛИТЕТНАЯ СТРУКТУРА И СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *Neottia ovata* (L.) BLUFF & FINGERH В НАРУШЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2022 г. Н. Ю. Егорова*, **, В. Н. Сулейманова*, **, @

*ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства им. Б.М. Житкова, ул. Преображенская, 79, Киров, 610000 Россия

**Вятский государственный агротехнологический университет, Октябрьский проспект, 133, Киров, 610017 Россия

@E-mail: venera_su@mail.ru

Поступила в редакцию 25.12.2020 г.

После доработки 02.04.2021 г.

Принята к публикации 24.06.2021 г.

Приведена интегральная оценка состояния ценопопуляций *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh. (сем. Orchidaceae Juss.) на основе популяционных характеристик: качество популяций, индекс генеративности, индекс возобновляемости, плотность популяций, виталитетный и онтогенетический типы популяций. Установлено, что онтогенетическая структура ценопопуляций *N. ovata* нормальная, неполноценная, левостороннего типа. Отмечены незначительные колебания количественного соотношения разных онтогенетических состояний. Представлен анализ структуры изменчивости морфологических признаков. Описаны онтогенетические тактики и стратегии выживания вида в условиях техногенно нарушенных биотопов. По характеру проявления согласованности в организации морфологической структуры растений для вида выявлена стрессово-защитная онтогенетическая стратегия.

Ключевые слова: *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh., ценопопуляция, онтогенетический состав, демографические параметры, виталитет, изменчивость морфологических признаков

DOI: 10.31857/S1026347022040060

При всем многообразии форм антропогенного воздействия на естественную природную среду наиболее сильное влияние на нее оказывают последствия промышленной деятельности человека. Они ведут к катастрофическому нарушению целостности ландшафтов, естественное восстановление которых продолжается десятки лет (Курченко, Егорова, 2009). Еще одним из негативных проявлений техногенеза является разрушение и уничтожение характерных ценобиотопов многих видов растений, что приводит к сокращению их естественных ареалов. Особенно чувствительны к техногенному стрессу представители семейства Orchidaceae. Как правило, орхидеи представлены малочисленными популяциями, приуроченными к определенным экологическим нишам, характеризуются низкой конкурентоспособностью (Мамаев и др., 2004). Деградация и утрата типичных местообитаний этих растений в условиях усиливающегося техногенного пресса способствует тому, что некоторые виды этого семейства нередко встречаются во вторичных и нарушенных типах местообитаний. Анализ зарубежных и отечественных исследований по распространению орхидных в антропогенно трансформированных экотопах, включая

территории, нарушенные добывающей и перерабатывающей промышленностью, показал, что на ранних стадиях сукцессии данные территории активно заселяются представителями этого семейства (Jurkiewicz *et al.*, 2001; Быченко, 2004; Shefferson *et al.*, 2008; Полетаева и др., 2014).

Neottia ovata (L.) Bluff & Fingerh. (сем. Orchidaceae) – поликарпическое многолетнее травянистое растение с коротким горизонтальным ползучим корневищем; евро-сибирский умеренно бореальный вид (Preston, Hill, 1997). *Neottia ovata* – эвритопный вид, который встречается в широком диапазоне местообитаний: лиственные и смешанные леса, лесные опушки, заросли кустарников, суходольные луга, пастбища, известковые луга, песчаные дюны, болота и поймы (Вахрамеева и др., 2014; Блинова, 2016), заходит в горы до границ субальпийского и альпийского поясов (Салманова, 2020). Имеются данные, что *N. ovata* растет и в нарушенных местообитаниях: по обочинам шоссе и железных дорог (Вахрамеева и др., 2014), в условиях урбанизированных (Пушай, 2007) и техногенно нарушенных территорий (Малева и др., 2020).

Таблица 1. Характеристика исследованных ценопопуляций *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh.

Тип фитоценоза	Номер ценопопуляций			
	1	2	3	4
	Сосняк грушанковый (7С2Е1И + Б)	Опушка ельника с примесью осины и сосны (5Е3Ос2С + И + Б)	Ивняк грушанковый (6ИВД4С + Ос + Б)	Сосняк грушанково- зеленомошный (8С2Е + Ос + ИВД)
Географические координаты	N 58°41'07.3", E 50°10'11.6"	N 58°41'07.0", E 50°10'17.6"	N 58°41'53.4", E 50°09'41.6"	N 58°41'14.9", E 50°11'23.3"
Возраст древостоя	30	40	45–50	35–40
Степень сомкнутости крон древостоя	0.2	0.3	0.5-0.6	0.2
Высота древостоя	12	10–12	17	14–16
Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, %	20	35–40	35–40	40
Экологические факторы				
Hd	12.13	12.51	12.79	12.45
Tr	6.32	6.17	6.11	6.51
Nt	4.85	5.09	5.20	5.13
Rc	6.77	6.79	6.91	7.10
Lc	3.79	3.94	4.00	3.93
Fh	5.13	5.27	5.02	5.30

В большинстве стран Европы вид, не считается находящимся под угрозой исчезновения, включен в Приложение II Конвенции о международной торговле CITES (Convention of international trade in endangered species of wild fauna and flora, 2016). Несмотря на это, по данным М. Fay (2015), этот таксон в Великобритании и Ирландии практически полностью исчез с равнинных участков, которые были утрачены в результате сельско- и лесохозяйственной деятельности. В России *N. ovata* занесен в Красные книги 35 регионов (Плантариум, 2020).

Цель настоящего исследования – на основе комплексного анализа выявить эколого-биологические особенности *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh. для оценки состояния ценопопуляций вида в условиях антропогенно трансформированных экотопов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования *N. ovata* проведены в техногенно нарушенных местообитаниях в 2020 г. Изучены 4 ценопопуляции (ЦП) (табл. 1), расположенные на не рекультивированном карьере по добыче известняка (окр. п. Первомайский, Слободской район,

Кировская область). Карьер находится в верхней части крутого склона коренного берега р. Вятка (подзона южной тайги). Породы отвала: известняки с прослоями мергелей и глин. Зарастание отвалов карьера осуществляется в основном за счет заноса семян из окружающих его лесных и луговых фитоценозов. Возраст лесных растительных сообществ ~45 лет. Лесные фитоценозы характеризуются сомкнутостью 0.2–0.6. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 20–40%. Выражен слой листового опада (1.5–2.5 см), что, как отмечает Е.И. Филимонова с соавт. (2014), благоприятствует произрастанию видов семейства *Orchidaceae* в растительных сообществах, формирующихся на промышленных отвалах.

Исследованием были охвачены все особи в пределах ЦП. Выделенные ЦП расположены на отвалах отработанной породы на площади от 25 до 320 м² и удалены друг от друга на расстояние от 500 до 2000 м.

Описание исследованных растительных сообществ осуществляли в соответствии с общепринятыми геоботаническими методами и подходами (Андреева и др., 2002). Латинские названия сосудистых растений приведены в соответствии с

базой данных Plants of the World Online (<http://www.plantsoftheworldonline.org/>). Условия местообитания *N. ovata* оценивали индикаторными методами с использованием шести амплитудных шкал Д.Н. Цыганова (1983): Hd – увлажнения почвы, Tr – солевого режима почв, Nt – богатства почв азотом, Rc – кислотности почв, fH – переменности увлажнения, Lc – освещенности-затенения.

Онтогенетическую и виталитетную структуру популяций *N. ovata* изучали в рамках популяционно-демографического подхода (Жукова, 1995; Животовский, 2001; Злобин, 2009), определяли такие демографические показатели как численность, общую и эффективную плотность (*De*) (Животовский, 2001). Выделение возрастных состояний осуществляли с учетом описаний М.Б. Фардеевой и Г.Р. Исламовой (2004). При анализе онтогенетической структуры использовали индексы возрастности (Δ) и эффективности (ω) (Уранов, 1975; Животовский, 2001), индекс генеративности ($I_{\text{ген}}$), индекс возобновляемости ($I_{\text{возобн}}$) (Коваленко, 2005), которые учитывают не только соотношения разных онтогенетических групп растений в популяции, но и соразмерны с общей численностью особей локальных популяций. Тип ЦП определяли по классификации “дельта-омега” (Животовский, 2001), с учетом поправок, предложенных Н.А. Виляевой (2014).

Анализ структуры изменчивости признаков выполнен в соответствии с рекомендациями Н.С. Ростовской (2002). Морфометрические параметры изучали в природных условиях у генеративных растений в фазу цветения.

Оценку жизненного состояния ценотических популяций *N. ovata* проводили с помощью интегрального показателя качества популяций (*Q*), оцениваемого по соотношению особей разного виталитета (низшего, среднего, высшего). Определение границ классов виталитета особей производилось с учетом средних арифметических значений каждого признака. Группировка особей по классам виталитета осуществлялась по принципу – высший класс виталитета (класс а) составляют особи со значением признака более $x + t_{0,05}S_x$, средний (класс b) – в пределах $x \pm t_{0,05}S_x$, низший (класс c) – меньше $x - t_{0,05}S_x$. Виталитетный тип популяции определялся с помощью индекса $Q = 1/2(a + b)$. Популяция относится к процветающим, если $Q > c$, если же $Q < c$, популяция депрессивная, равновесные популяции характеризуются равенством встречаемости особей всех виталитетных классов, то есть $Q = c$ (Злобин, 2009).

При оценке типов онтогенетических тактик и стратегий использовали методические разработки Ю.А. Злобина (2009). Для координации ценопопуляций по градиенту комплексного фактора благоприятности условий применяли индекс ви-

талитета ценопопуляций (IVC), т.е. коэффициент жизненности, с использованием выравнивания средних значений параметров по ценопопуляциям, методом взвешивания (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004), рассчитываемый как:

$$IVC = \frac{\sum_{i=1}^N X_i / \bar{X}_i}{N},$$

где X_i – среднее значение i -того признака в ценопопуляции, \bar{X}_i – среднее значение i -признака для всех ценопопуляций, N – общее число признаков.

Наибольшее значение коэффициента соответствует наилучшим условиям произрастания, наименьшее – наихудшим.

Статистический анализ полученных данных выполнен с использованием Microsoft Office Excel 2010, PAST 3.15 (Hammer *et al.*, 2001) и Statistica 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По данным геоботанических описаний определена фитоценотическая характеристика *N. ovata* в условиях техногенной среды, находящейся в стадии вторичной сукцессии и формирования лесных, луговых сообществ и переходных зон (лесо-луговые экотоны) (табл. 1). В результате проведенных исследований установлено, что основными древесными породами, участвующими в формировании лесных фитоценозов, являются *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) Karst и *Salix caprea* L. Подлесок средней сомкнутости (0.1–0.2), в основном образован *Sorbus aucuparia* L., *Frangula alnus* Mill., *Salix caprea* L., *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klásk., *Hippophae rhamnoides* L., *Viburnum opulus* L., *Lonicera xylosteum* L., реже *Padus avium* Mill., *Rosa majalis* Herrm. Средняя высота подлеска 1.5–2.0 м. Всего в составе подлеска отмечено 9 видов кустарников.

Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса варьирует от 20% в сосняке грушанковом до 35–40% на опушке ельника с примесью осины и сосны разнотравного. Высота травостоя, в среднем, составляет ~25 см. Всего в составе травяно-кустарничкового отмечено 73 вида сосудистых растений. В исследуемых местообитаниях число видов варьирует от 36 в ивняке грушанковом до 53 на опушке ельника с примесью осины и сосны разнотравного. В сложении травяного яруса с наибольшим постоянством принимают участие *Pyrola rotundifolia* L., *Pyrola minor* L., *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser, *Prunella vulgaris* L., *Polygala tenuifolia* Willd., *Hieracium umbellatum* L., *Plantago lanceolata* L., *Origanum vulgare* L., *Alchemilla xanthochlora* Rothm., *Trifolium hybridum* L., *Melica nutans* L., *Fragaria vesca* L., *Tussilago farfara* L., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Veronica cha-*

Таблица 2. Популяционно-демографические показатели ценопопуляций *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh.

№ ЦП	Онтогенетическое состояние, %				Численность, ос.	Плотность, ос./кв.м	Эффективная плотность (De), ос./м ²	I _{возобновляемости} , %	I _{генеративности} , %	Δ/ω	Тип ЦП
	j	im	v	g							
1	0.0	26.0	54.8	19.2	73	8.1	3.8	78.4	21.6	0.187/0.465	Переходная
2	0.0	13.7	76.8	9.5	190	19.0	8.8	87.3	12.6	0.163/0.461	Молодая
3	1.3	9.2	72.4	17.1	76	4.2	2.0	85.0	15.0	0.172/0.471	Молодая
4	0.0	6.2	85.6	8.2	97	5.7	2.5	92.4	7.5	0.145/0.444	Молодая

maedrys L., *Pimpinella saxifraga* L., *Centaurea jacea* L., *Festuca pratensis* Huds., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. и др. Моховой покров образуют 2 вида листостебельных мхов *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al. с покрытием от 3–5% (фрагментарно, пятнами) до 40–50%.

Расчет значений экологических факторов индикаторным методом по видовому составу фитоценозов показал, что местообитания ЦП *N. ovata* имеют освещенность (Lc) в пределах 3.79–4.00 балла, что соответствует условиям полуоткрытых пространств и светлых лесов (табл. 1). Значения эдафических показателей следующие: увлажнение (Hd) изменяется от 12.13 до 12.79 баллов, переменность увлажнения (fH) от 5.02 до 5.30 баллов, кислотность (Rc) от 6.77 до 7.10 баллов, а обеспеченность азотом (Nt) от 4.85 до 5.20 баллов. Следовательно, почвенные условия в местах произрастания *N. ovata* варьируют от сухолесолугового до влажнолесолугового слабопеременного режима, соответствуют слабокислым бедным азотом, что согласуется с данными приводимыми исследователями из других регионов (Hill et al., 2004).

Формирование растительного покрова на техногенно трансформированных землях процесс высоко специфичный. Антропогенно преобразованные территории характеризуются наличием свободных экологических ниш, но их занятие требует от растений особых свойств – высокой пластичности и изменчивости, т.е. способности произрастать в неблагоприятных условиях. Выживание растений в нестабильной среде возможно на основе эффективных онтогенетических адаптаций (Баштавой, 1991).

В онтогенетической структуре *N. ovata* в условиях техногенной среды выделены два периода (прегенеративный, генеративный) и четыре онтогенетических состояния (ювенильное (j), имматурное (im), виргинильное (v), генеративное (g)). Показатели демографической структуры ценопопуляций *N. ovata* и основные популяционные индексы представлены в табл. 2.

По наблюдениям разных авторов *N. ovata* более часто растет отдельными особями (Салманова, 2020), небольшими группами, изредка образует значительные скопления (Перебора, 2008; Плотникова, 2009). Исследуемые нами ЦП также преимущественно сформированы небольшими группами, включающими от 4 до 6 растений. Самое крупное скопление насчитывает 87 особей. Наиболее многочисленная ЦП 2, состоящая из 190 особей, изучена нами на опушке ельника с примесью осины и сосны. В остальных ЦП численность не превышает 100 особей (табл. 2).

Общая плотность в ЦП *N. ovata* варьирует от 4.2 до 19.0 ос./м², эффективная плотность от 2.0 до 8.8 ос./м². Во всех ценопопуляциях преобладает виргинильная фракция (54.8–85.6%). Высокая доля особей генеративной фракции отмечена в ЦП 1 (19.2%), где, согласно расчетам, условия местообитания характеризуются более высоким освещением (Lc – 3.79), более сухими (Hd – 12.13) и бедными минеральным азотом (Nt – 4.85) почвами. Здесь же больше всего имматурных растений – 26%. Особи ювенильного онтогенетического состояния определены только в ЦП 3, где их доля составила всего 1.3%.

В целом, исследуемые ЦП *N. ovata* характеризуются как нормальные, неполночленные (отсутствуют особи постгенеративного онтогенетического состояния) с левосторонним типом онтогенетического спектра. Сходная онтогенетическая структура локальной популяции *N. ovata* описана Филимоновой с соавт. (2014) на золоотвале Верхнетагильской ГРЭС. Несколько иным соотношением особей отличаются естественные популяции *N. ovata*. По данным разных авторов (Фардеева, Исламова, 2004; Блинова, 2016), онтогенетическая структура в таких биотопах, как правило, имеет правосторонний тип с преобладанием генеративных особей. Подобные отличия, вероятнее всего, связаны с тем, что рассматриваемые нами ЦП являются инвазионными и их онтогенетическая структура де-

монстрирует первые стадии освоения техногенного субстрата и внедрения вида в фитоценоз. Это подтверждает и детализация онтогенетических типов популяций *N. ovata* по классификации “дельта-омега” (Животовский, 2001; Виляева, 2014): ЦП 2–4 являются молодыми, ЦП 1 относится к переходным. Кроме того, популяции молодого типа *N. ovata* характеризуются высокими значениями индекса возобновляемости (от 85 до 92%), что свидетельствует об эффективных процессах заселения нарушенных территорий. В естественных биотопах (сосняк неморальный) индекс возобновления у *N. ovata* имеет более низкие значения – 68% (Клуменко *et al.*, 2017). Для всех исследуемых ЦП характерна низкая степень репродуктивной активности *N. ovata*. Генеративность его популяций ($I_{\text{генер}}$, %) варьирует от 7.5 до 21.6% и снижается на эколого-ценотическом градиенте, построенном по ИВС.

Анализ популяционных и биоценотических параметров показал, что на различия в онтогенетической и демографической структуре в исследуемых ценопопуляциях влияют, главным образом, два фактора – освещенность и влажность субстрата. Так, ЦП 1, описанная в условиях сосняка грушанкового, отличается от других ЦП более высокой освещенностью и меньшей влажностью субстрата. Вероятно, что более ксероморфные условия данного экотопа явились одной из причин высокой доли участия в структуре ЦП генеративных растений. Кроме того, низкая численность особей здесь сочетается с высокой генеративностью, что, на наш взгляд, связано с двойственной природой данного вида, проявляющего свойства как эксплорента, так и пациента.

В исследуемых ЦП *N. ovata* высота генеративного побега колеблется в достаточно широком диапазоне от 13.4 до 58.0 см, в среднем составляет 37.1 ± 1.27 см (табл. 3). Наиболее высокие растения встречаются в ЦП 1 – 40.8 см, несколько ниже их высота в ЦП 3 (38.8 см). В ЦП 2, 4 особи имели наименьшие размеры (34.4 и 34.0 см соответственно). Особи с минимальным диаметром основания генеративного побега отмечены в ЦП 4 – 4.1 мм. Более толстыми стеблями обладают растения ЦП 2 и 3 – 4.6 и 4.8 мм соответственно. Максимальные значения данного признака установлены у растений ЦП 1 (5.4 мм). Длина соцветия характеризуется достаточно широким диапазоном изменчивости: от 4.4 до 25.0 см (в среднем – 11.2 ± 0.56 см). Наиболее крупные соцветия формируются у особей в ЦП 1 – 14.6 см. В ЦП 3 среднее значение длины соцветия составляет 12.4 см. Минимальные размеры соцветия зафиксированы в ЦП 2, 4 – 8.8 и 8.9 см соответственно. Установлено, что при увеличении длины генеративного побега наблюдается и увеличение длины соцветия ($r = 0.76$). Общее число цветков варьирует так же

довольно значительно от 11 до 47 шт. (в среднем – 25.6 ± 0.88 шт.).

У всех изученных генеративных растений на побеге сформированы два округлых сидячих листа. Особей с 1-м или 3-мя листьями не зарегистрировано. Длина и ширина нижнего листа варьирует от 4.1 до 10.7 см (в среднем – 6.7 ± 0.19 см) и от 3.5 до 8.5 см (в среднем – 5.1 ± 0.17 см) соответственно, верхнего листа от 4.6 до 11.9 см (в среднем – 7.3 ± 0.22 см) и от 3.2 до 7.6 см (в среднем – 4.9 ± 0.14 см) соответственно. Выявлено, что при увеличении длины и ширины нижнего листа наблюдается и увеличение длины и ширины верхнего листа ($r = 0.95$). Количество жилок нижнего и верхнего листа изменяется от 9 до 16 шт. (в среднем – 11.8 ± 0.25 шт.) и от 9 до 17 шт. (в среднем – 12.0 ± 0.25 шт.) соответственно. Количество жилок нижнего листа зависит от количества жилок верхнего листа ($r = 0.89$).

Морфобиологические параметры исследуемого вида значительно отличаются в различных типах местообитаний в пределах ареала. Так, в лесной зоне Республики Коми (Плотникова, 2009) генеративные особи *N. ovata* характеризуются более коротким генеративным побегом (27–30 см), меньшей высотой соцветия (8–9 см) и количеством цветков (17–18 шт.). Большие значения морфометрические параметры имеют в лесных биотопах в Польше. По данным М. Kluz, I. Maciejewska (1999) в условиях ольхово-ясеневого леса высота генеративного побега *N. ovata* составляет в среднем 54 см (17–84 см), длина соцветия – 22 см (9–34 см), количество цветков – 37 шт. (13–66 шт.).

Изменчивость признаков во всех исследуемых ценопопуляциях примерно однотипна и ее уровень варьирует от низкого до высокого. Средний уровень изменчивости отмечен для таких признаков как длина генеративного побега (за исключением ЦП 4), диаметр надземного побега (за исключением ЦП 4), число цветков (за исключением ЦП 1). Для длины соцветия характерен повышенный уровень изменчивости. Высокой изменчивостью отличается длина генеративного побега у особей в ЦП 4. Изменчивость параметров верхнего и нижнего листьев характеризуется сходными изменениями в исследуемых ЦП: длина и ширина имеют средний уровень изменчивости, а число жилок отличает повышенная изменчивость, за исключением ЦП 1, где данный признак имеет низкий показатель варьирования. Ни один из изученных признаков не проявляет очень низкий или очень высокий уровень изменчивости.

Структура изменчивости морфологических признаков *N. ovata* представлена на рис. 1. Пределы изменчивости коэффициента вариации изученных параметров колеблются от 10.66 до 39.07%, а коэффициента детерминации от 0.07 до 0.69%. Анализ изменчивости морфологических призна-

Таблица 3. Изменчивость морфологических признаков генеративных особей *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh. в различных ценопопуляциях

Признаки	ЦП 1		ЦП 2		ЦП 3		ЦП 4	
	$\frac{M \pm m}{(\text{min-max})}$	CV, %	$\frac{M \pm m}{(\text{min-max})}$	CV, %	$\frac{M \pm m}{(\text{min-max})}$	CV, %	$\frac{M \pm m}{(\text{min-max})}$	CV, %
Длина надземного побега, см	40.8 ± 2.57 (23.5–58.0)	24.4	34.4 ± 1.42 (26.5–45.0)	16.5	38.8 ± 2.36 (28.7–56.7)	22.0	34.0 ± 4.01 (13.4–56.4)	39.1
Диаметр надземного побега, см	0.5 ± 0.03 (0.4–0.8)	18.8	0.5 ± 0.02 (0.3–0.6)	20.3	0.5 ± 0.03 (0.4–0.7)	20.4	0.4 ± 0.03 (0.3–0.6)	26.7
Длина соцветия, см	14.6 ± 1.17 (7.5–25.0)	31.1	8.8 ± 0.71 (4.4–14.0)	32.6	12.4 ± 0.91 (6.7–18.5)	26.6	8.9 ± 0.94 (5.1–14.7)	35.0
Количество цветков, шт.	23.9 ± 2.06 (11–47)	33.3	25.5 ± 1.40 (15.0–39.0)	21.9	28.4 ± 1.83 (20.0–45.0)	23.2	24.6 ± 1.83 (13.0–32.0)	24.6
Длина нижнего листа, см	6.0 ± 0.31 (4.1–8.8)	20.4	6.8 ± 0.34 (4.5–10.3)	19.8	6.9 ± 0.43 (4.6–10.7)	22.6	7.3 ± 0.49 (4.8–10.1)	22.1
Ширина нижнего листа, см	4.6 ± 0.26 (3.5–7.0)	22.0	5.3 ± 0.29 (3.5–7.6)	22.0	5.1 ± 0.37 (3.5–8.5)	26.5	5.4 ± 0.45 (3.6–7.7)	27.8
Количество жилок нижнего листа, шт.	11.1 ± 0.33 (9.0–13.0)	11.6	12.0 ± 0.50 (9.0–16.0)	16.7	12.6 ± 0.63 (9.0–16.0)	17.9	11.6 ± 0.59 (9.0–15.0)	16.9
Длина верхнего листа, см	6.3 ± 0.37 (4.6–9.9)	22.9	7.4 ± 0.38 (4.8–11.4)	20.4	7.4 ± 0.48 (5.4–11.9)	23.2	8.2 ± 0.54 (5.8–11.2)	21.8
Ширина верхнего листа, см	4.4 ± 0.27 (3.2–6.7)	24.0	5.2 ± 0.25 (3.6–7.0)	19.3	4.8 ± 0.29 (3.5–7.6)	22.1	5.0 ± 0.34 (3.5–6.7)	22.3
Количество жилок верхнего листа, шт.	11.1 ± 0.31 (10.0–13)	10.7	12.4 ± 0.46 (10.0–15.0)	15.0	12.7 ± 0.60 (10.0–17.0)	17.1	11.7 ± 0.60 (9.0–15.0)	17.1

Примечание. *M* – среднее значение признака, *m* – ошибка средней, min – минимальное и max – максимальное значение признака; CV – коэффициент вариации, %.

ков *N. ovata* показал, что среди изученных биопараметров сильно варьирующим признаком с высоким уровнем детерминированности является ширина нижнего листа. Этот признак относится к эколого-биологическим системным индикаторам. Он наиболее изменчив, сильно коррелирует и зависит от внешних факторов. Ключевыми признаками (с высоким уровнем детерминированности при незначительном варьировании) у *N. ovata* являются такие параметры как длина нижнего листа, длина и ширина верхнего листа. Эти признаки являются биологическими индикаторами. Они слабо изменчивы, но определяют общее состояние популяции. В качестве таксономических признаков диагностированы следующие: диаметр генеративного побега, число жилок нижнего и верхнего листа. Эти признаки называются генотипическими (таксономическими) индикаторами и определяются преимущественно структурными и адаптивными особенностями, их отличают низкие значения коэффициентов вариации и детерминации.

Среди исследованных признаков *N. ovata* наиболее изменчивыми (высокий коэффициент вариации при низком коэффициенте детермина-

ции) признаками являются длина генеративного побега, длина соцветия и количество цветков. Эти признаки являются экологическими индикаторами и зависят от действия факторов внешней среды. Такой признак как количество цветков диагностировался в качестве экологического индикатора и у других таксонов (Егорова, Сулейманова, 2019).

По результатам факторного анализа биоморфопараметров установлены наиболее значимые факторы, объясняющие 99.66% изменений. Наивысшие положительные значения факторной нагрузки по фактору 1 установлены для таких признаков как длина генеративного побега (1.36) и длина соцветия (1.46). Отрицательную нагрузку имеет показатель количество цветков (–0.66). Первый фактор отражает градиент исследованных ценопопуляций с меньшим количеством цветков, но более высокими значениями длины генеративного побега и соцветия. В отношении второго фактора наибольшую нагрузку испытывают такие показатели как количество цветков (2.33) и высота соцветия (1.16). Отрицательную нагрузку имеют показатели количества жилок нижнего (0.44) и верхнего (0.55) листа. На рис. 2

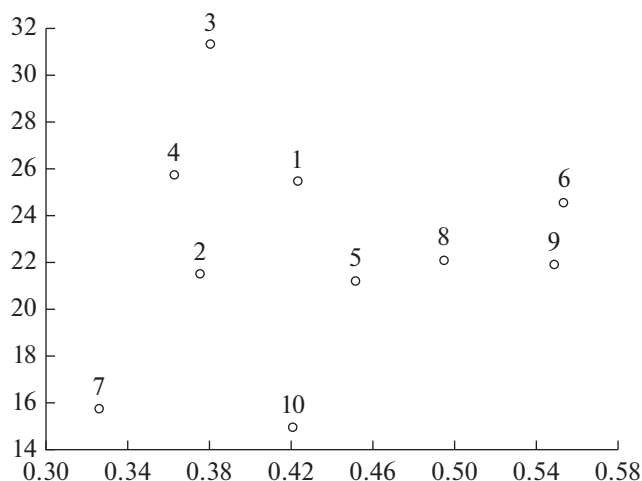


Рис. 1. Структура изменчивости морфологических признаков *Neottia ovata* (L.) в исследованных ценопопуляциях. По оси ординат – коэффициент вариации признака (CV), по оси абсцисс – коэффициент детерминации (r_{ch}^2). 1 – длина надземного побега (см), 2 – диаметр надземного побега (см), 3 – длина соцветия (см), 4 – количество цветков (шт.), 5 – длина нижнего листа (см), 6 – ширина нижнего листа (см), 7 – количество жилок нижнего листа (шт.), 8 – длина верхнего листа (см), 9 – ширина верхнего листа (см), 10 – количество жилок верхнего листа (шт.)

представлено расположение изученных ценопопуляций в пространстве этих двух факторов, для визуальной оценки их сходства между собой по данным признакам. В большинстве ценопопуляций (ЦП 2, 3, 4) особи *N. ovata* морфоструктурно более однотипны между собой. ЦП 1 наиболее отлична от остальных и фенотипически более разнообразна.

Виталитетный состав изученных ЦП *N. ovata* весьма гетерогенен (табл. 4) и обусловлен воздействием эколого-ценотических факторов. На различия в жизненном состоянии особей в популяциях других представителей сем. Орхидных вследствие различия эколого-ценотических режимов в них обращали внимание и другие исследователи (Кучер, 2013).

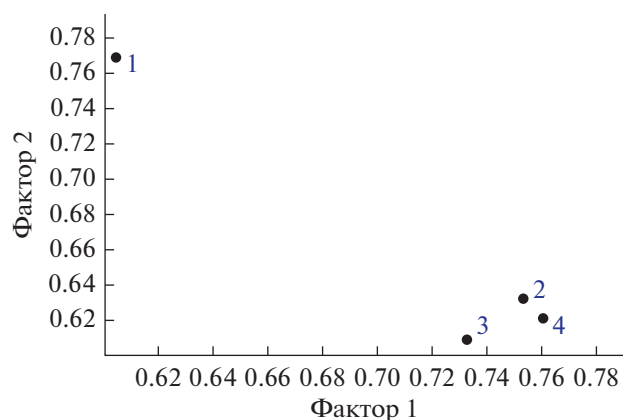


Рис. 2. Распределение изученных ценопопуляций *Neottia ovata* (L.) в пространстве двух значимых факторов. Цифры 1, 2, 3, 4 соответствуют номерам ценопопуляций (см. табл. 1) для рис. 2–7.

Значение индекса качества ЦП *N. ovata* изменяется в ряду антропогенно трансформированных экотопов (по уменьшению) следующим образом: ЦП 2 (40.63) – ЦП 3 (38.46) – ЦП 1 (36.67) – ЦП 4 (31.82). Все рассматриваемые ЦП являются процветающими. По мнению М. М. Ишмуратовой с соавторами (2003) для корневищных видов Орхидных процветающий виталитетный тип является наиболее распространенным. ЦП 1, 2, 3 *N. ovata* характеризуются высокой долей особей среднего класса виталитета (от 53 до 69%). ЦП 4, напротив, отличается минимальным количеством особей среднего качества (27%) и значительным равным участием в виталитетной структуре растений высшего и низшего классов (по 36% соответственно). Согласно результатам виталитетного анализа, ЦП 1–3 можно рассматривать как существующие в наиболее благоприятных условиях. ЦП 4, имеющая самые низкие показатели жизнестойкости, находится в не устойчивом состоянии, вследствие более мощного конкурентного воздействия видов травяно-кустарничкового яруса и развития мохового покрова. Для данной ЦП установлено также максимальное значение индекса возобновляемости (92.4%), что свидетельствует о ее более уязвимом состоянии.

Таблица 4. Характеристика виталитетной структуры ценопопуляции *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh.

№ ЦП	Доля особей по классам виталитета, %			Индекс качества ценопопуляций, Q	Индекс виталитета ценопопуляций, IVC	Виталитетный тип ценопопуляции
	крупные а с	средние b	мелкие с			
1	20.0	53.33	26.67	36.67	0.991	Процветающая
2	12.50	68.75	18.75	40.63	0.988	Процветающая
3	23.08	53.85	23.08	38.46	1.042	Процветающая
4	36.36	27.27	36.36	31.82	0.980	Процветающая

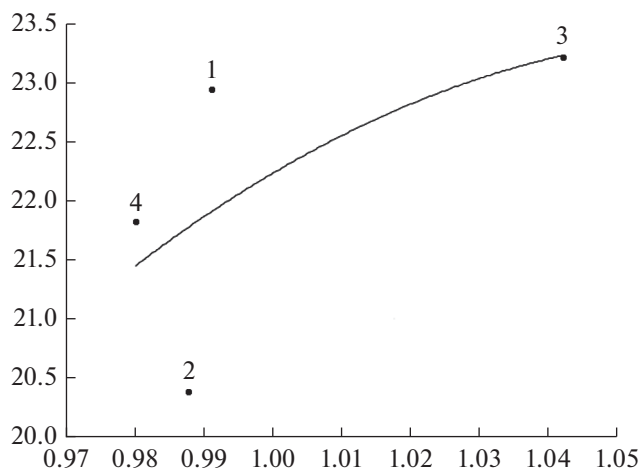


Рис. 3. Изменчивость длины верхнего листа *Neottia ovata* (L.) на градиенте ухудшения условий обитания: по оси ординат – коэффициент вариации (CV, %), по оси абсцисс – индекс виталитета по размерному спектру (IVC).

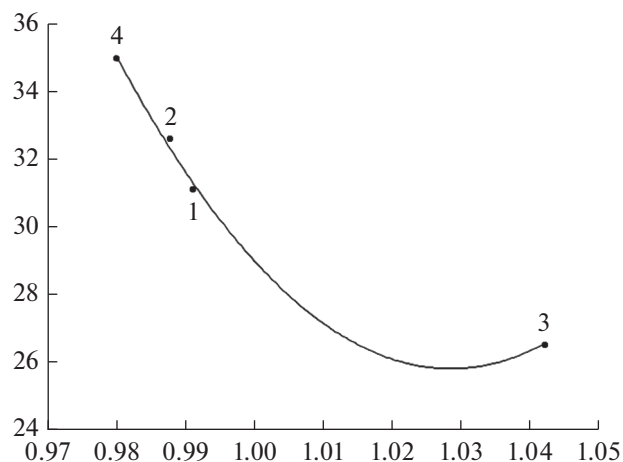


Рис. 4. Изменчивость числа цветков *Neottia ovata* (L.) на градиенте ухудшения условий обитания: по оси ординат – коэффициент вариации (CV, %), по оси абсцисс – индекс виталитета по размерному спектру (IVC).

На установленном градиенте комплексного фактора благоприятности условий (IVC) для *N. ovata* выявлено 4 типа онтогенетических тактик: конвергентная, дивергентная, дивергентно-конвергентная и конвергентно-дивергентная. Конвергентная тактика проявляется в уменьшении изменчивости признака при усилении стресса и выявлена для параметров верхнего листа: длины (рис. 3) и ширины. Так, максимальная степень изменчивости длины верхнего листа (CV = 23.22) достигается в наилучших условиях обитания (IVC = 1.04), при ухудшении условий среды (IVC = 0.98) изменчивость признака падает (CV = 19.30%). Дивергентная онтогенетическая тактика характерна для такого признака как длина соцветия (рис.4). Наибольшая вариабельность длины соцветия (CV = 35.02%) отмечена при нарастании стресса (IVC = 0.98), при благоприятных условиях среды (IVC = 1.04) вариабельность признака уменьшается (CV = 26.55%). Дивергентно-конвергентная тактика описывает изменчивость числа цветков. Как видно из рис. 5 изменчивость признака при ухудшении условий обитания сначала повышается, а затем понижается. Конвергентно-дивергентная тактика установлена для изменчивости длины (рис. 6) и диаметра генеративного побега, параметров нижнего листа (длина, ширина, число жилок) и числа жилок верхнего листа. При этом изменчивость признаков при ухудшении условий обитания сначала понижается, а затем повышается.

На основании выделенных онтогенетических тактик можно заключить, что в условиях антропогенного стресса наблюдается увеличение параметров вегетативной сферы (длина, диаметр генеративного побега, длина, ширина, число жилок листа)

растений и дестабилизация параметров, определяющих репродуктивный успех (число цветков). Полученные данные согласуются с результатами, полученными Ишбирдиным и др. (2005) для *Cephalanthera rubra*, согласно которым в пессимальных условиях реализуется тактика растения, направленная на выживание, а в оптимальных — на размножение.

Онтогенетическая стратегия *N. ovata* соответствует смешанному типу с чередованием стрессовой и защитной составляющих. Первоначально при ухудшении условий роста до умеренного уровня проявляется стрессовая составляющая. При этом

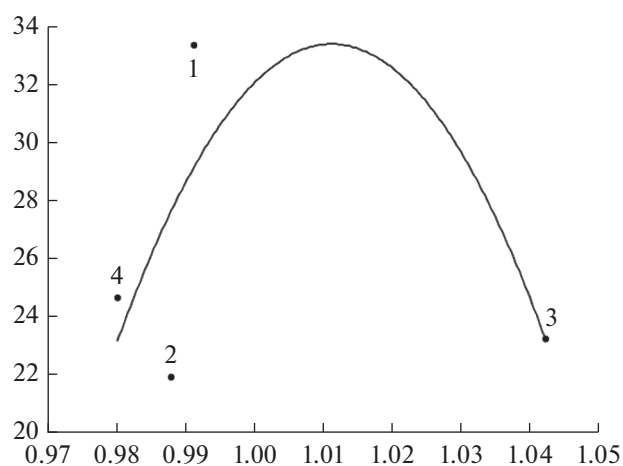


Рис. 5. Изменчивость числа цветков *Neottia ovata* (L.) на градиенте ухудшения условий обитания: по оси ординат – коэффициент вариации (CV, %), по оси абсцисс – индекс виталитета по размерному спектру (IVC).

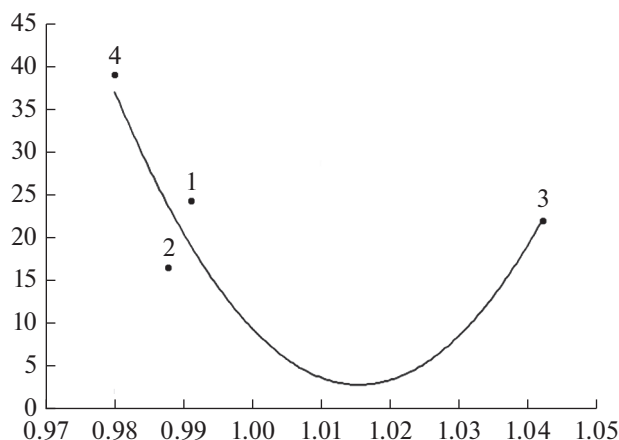


Рис. 6. Изменчивость длины надземного побега *Neottia ovata* (L.) на градиенте ухудшения условий обитания: по оси ординат – коэффициент вариации (CV, %), по оси абсцисс – индекс виталитета по размерному спектру (IVC).

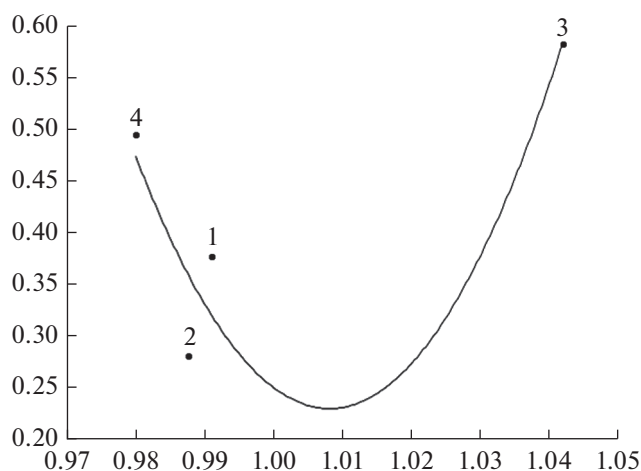


Рис. 7. Тренд онтогенетической стратегии ценопопуляций *Neottia ovata* (L.): по оси ординат – морфологическая целостность (коэффициент детерминации признаков, R_{ch}^2), по оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляции (IVC).

происходит снижение морфологической целостности, что отражается в понижении значений коэффициента детерминации до 0.28% (рис. 7). Дальнейшее усиление стресса включает защитные механизмы регуляции взаимообусловленности развития морфологических структур, компенсирующие неблагоприятные экологические и ценотические воздействия, что находит отражение в повышении индекса морфологической интеграции до 0.50 и проявлении защитной компоненты. Защитная составляющая в комбинированной онтогенетической стратегии свидетельствует о проявлении устойчивости к умеренному стрессу. Сходный тип

онтогенетической стратегии отмечался нами и для *C. calceolus* (Егорова, Сулейманова, 2019). Как отмечают М. М. Ишмуратова и др. (2010), И. В. Блинова (2014) стрессово-защитная онтогенетическая стратегия является типичной для многих видов семейства Орхидные, которая при антропогенном прессе дополняется чертами рудеральности.

ВЫВОДЫ

В условиях вторичных формаций выведенного из эксплуатации карьера по добыче известняка, эдафические параметры местообитаний *N. ovata* соответствуют условиям от сухолесолугового до влажнелесолугового слабопеременного режима увлажнения, слабокислым бедным азотом почвам. Ценопопуляции *N. ovata* – вегетативно-ориентированные, инвазионные, изменения их возрастной структуры характеризуют первые стадии внедрения вида в фитоценоз.

Изученные ценопопуляции в наибольшей степени различаются по таким признакам как длина генеративного побега и длина соцветия и укладываются в рамки двух факторов, объясняющих 99.66% изменчивости ЦП. Все рассматриваемые ценопопуляции являются процветающими. Наиболее благоприятные условия для *N. ovata* складываются в условиях опушки ельника с примесью осины и сосны (ЦП 2), где показатель качества имеет максимальное значение ($Q = 40.63$). Исследуемый вид обладает разнообразным набором онтогенетических тактик, что позволяет *N. ovata* поддерживать популяции в оптимальном состоянии в условиях антропогенно трансформированных биотопов. Свойственными типами онтогенетических тактик являются как чистые (дивергентная, конвергентная), так и комбинированные (конвергентно-дивергентная и дивергентно-конвергентная) типы. Анализ варибельности морфологических признаков *N. ovata* показал, что в основном признаки проявляют конвергентно-дивергентную тактику, то есть в неблагоприятных условиях роста изменчивость признаков сначала понижается, а затем повышается.

По характеру проявления согласованности в организации морфологической структуры растений для вида установлена стрессово-защитная онтогенетическая стратегия. Подобный тип онтогенетической стратегии соответствует SR типу рудерально-стресс-толерантной эколого-ценотической стратегии. Эксплерентная составляющая эколого-фитоценотической стратегии способствует заселению *N. ovata* в искусственные ландшафты и антропогенно измененные фитоценозы. Это является важным механизмом адаптации *N. ovata* к антропогенно нарушенным экотопам и его способности к выживанию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева Е.Н., Баккал И.Ю., Горшков В.В., Лянгузова И.В., Мазная Е.А., Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю., Ставрова Н.И., Ярмишко В.Т., Ярмишко М.А. Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. 240 с.
- Баштавой Н.Г. Стратегия защиты у ценопопуляций сныти обыкновенной и купены многоцветковой в условиях антропогенных нагрузок // Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы. Матер. Всесоюз. конф. Йошкар-Ола, 4–8 февраля 1991 г. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 1991. С. 67.
- Блинова И.В. Эколого-ценотические и онтогенетические стратегии редких видов сосудистых растений Мурманской обл. // Вест. КНЦ РАН. 2014. Т. 19. № 4. С. 83–95.
- Блинова И.В. О сопряженности пространственного размещения популяций редких видов орхидных и осоковых с кислотностью и электропроводностью почв на минеротрофном и насыщенном основаниями болоте в Мурманской обл. (Россия) // Вест. КНЦ РАН. 2016. Т. 27. № 4. С. 108–120.
- Быченко Т.М. Изучение ценопопуляций некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья на техногенно нарушенных территориях // “Проблемы экологии и рационального использования природных ресурсов в Дальневосточном регионе”: Матер. региональной науч. практ. конф. Благовещенск: БГПУ, 2004. Т. 1. С. 175–179.
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 437 с.
- Виляева Н.А. Состояние популяций *Platanthera bifolia* (L.) Rich. и *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb. (Orchidaceae) в национальном парке “Смоленское Поозерье” // Вест. Рос. ун-та дружбы народов. Сер. Экология и безопасность жизнедеятельности. 2014. № 4. С. 5–10.
- Егорова Н.Ю., Сулейманова В.Н. Оценка состояния ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. на выходах известняковых пород по склонам долины реки Вятка. Вест. Томского гос. ун-та. Биология. 2019. № 47. С. 40–58.
<https://doi.org/10.17223/19988591/47/3>
- Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”, 1995. 224 с.
- Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: универ. книга, 2009. 263 с.
- Ишибирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сыктывкар. 2004. Ч. 2. С. 113–120.
- Ишибирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Вест. Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. № 1. С. 85–98.
- Ишмуратова М.М., Набиуллин М.И., Суюндуков И.В., Ишибирдин А.Р. Орхидеи Башкирского заповедника и сопредельных территорий. Уфа: Гилем, 2010. 176 с.
- Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В., Ишибирдин А.Р., Жирнова Т.В., Набиуллин М.И. Состояние ценопопуляций некоторых видов сем. *Orchidaceae* на Южном Урале. Сообщ. 2. Корневищные виды // Растительные ресурсы. 2003. Т. 39. № 2. С. 18–37.
- Коваленко І.М. Структура популяцій домінантів трав'яно-чагарникового ярусу в лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного природного парку. І. Онтогенетична структура // Український ботанічний журн. 2005. Т. 62. № 5. С. 707–714.
- Курченко Е.И., Егорова В.Н. Процесс естественного за-растания золоотвалов Новомосковской ГРЭС Тульской обл. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114. Вып. 5. С. 21–28.
- Кучер Е.Н. Сравнительный анализ виталитетного спектра популяций *Dactylorhiza romana* (Orchidaceae) // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2013. № 9. С. 250–257.
- Малева М.Г., Филимонова Е.И., Борисова Г.Г., Желнарчук А.С., Новиков П.Е. Участие неэнзиматических антиоксидантов в адаптации редкой орхидеи (*Listera ovata* (L.) R.Br.) к неблагоприятным условиям золоотвала // Экобиотех. 2020. Т. 3. № 2. С. 261–270.
<https://doi.org/10.31163/2618-964X-2020-3-2-261-270>
- Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 124 с.
- Перебора Е.А. Экологические особенности местообитаний *Listera ovata* (L.) R.Br. в условиях Северо-Западного Кавказа // Эколог. вест. Северного Кавказа. 2008. Т. 4. № 1. С. 40–61.
- Плантариум: открытый онлайн атлас-определитель растений и лишайников России и сопредельных стран [Электронный ресурс]. 2007–2020.
- Плотникова И.А. Состояние ценопопуляций видов рода *Listera* (Orchidaceae) в Печоро-Ильчском заповеднике // Вест. института биологии Коми НЦ Уральского отделения РАН. 2009. № 3(137). С. 40–43.
- Поletaева И.И., Дегтева С.В., Кириллова И.А. Характеристика ценопопуляций некоторых редких растений на отвалах месторождения россыпного золота (Приполярный Урал) // Растительные ресурсы. 2014. Т. 50. № 1. С. 53–66.
- Пушай Е.С. Орхидные урбанизированных территорий г. Твери // Вест. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. 2007. № 4. С. 97–100.
- Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2002. 308 с.
- Салманова Р.К. Распространение видов семейства *Orchidaceae* Juss. в кустарниковой и лесной растительности Нахичеванской автономной республики // Бюллетень науки и практики. 2020. Т. 6. № 9. С. 62–68.
<https://doi.org/10.33619/2414-2948/58/06>

- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Фардеева М.Б., Исламова Г.Р. Онтогенез тайника яйцевидного (*Listera ovata* (L.) R. Br.) // Онтогенет. атлас лекар. раст. Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. Т. 4. С. 123–128.
- Филимонова Е.И., Лукина Н.В., Глазырина М.А. Орхидные в техногенных экосистемах Урала // Экосистемы, их оптимизация и охрана. Симферополь: ТНУ, 2014. Вып. 11. С. 68–75.
- Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с.
- Convention of International Trade in Endangered Species of wild fauna and flora. Appendices I, II and III: valid from 10.03.2016. CITES–UNEP. 2016. P. 1–46.
- Fay M. British and Irish orchids in a Changing world // Curtis's Botanical Magazine. 2015. V. 32. P. 3–23.
- Hammer Ø., Harper D.A. T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4 (1). 9 p. http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Hill M.O., Preston C.D., Roy D.B. PLANTATT – attributes of British and Irish Plants: status, size, life history, geography and habits. Centre for Ecology and Hydrology. Huntingdon, UK. 2004. 73 p.
- Jurkiewicz A., Turnau K., Mesjasz-Przybyłowicz J., Przybyłowicz W., Godzik B. Heavy metal localisation in mycorrhizas of *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser (Orchidaceae) from zinc mine tailings // Protoplasma. 2001. V. 218. P. 117–124.
- Kluza M., Maciejewska I. Struktura populacji Listery jawowej (*Listera ovata*) oraz Kukułki krwistej (*Dactylorhiza incarnata*) w obrębie użytków ekologicznych w południowo-zachodniej Części Poznania // Roczn. AR Pozn. CCCXVI, Bot. 1999. V. 2. P. 67–76.
- Klymenko G., Kovalenko I., Lykholat Yu., Khromykh N., Didur O., Alekseeva A. The integral assessment of the rare plant populations // Ukr. J. Ecology. V. 7. № 2. 2017. P. 201–209. https://doi.org/10.15421/2017_37
- Plants of the World Online (<http://www.plantsoftheworldonline.org/>).
- Preston C.D., Hill M.O. The geographical relationships of British and Irish vascular plants // Bot. J. Linnean Society. 1997. V. 124. P. 1–120. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1997.tb01785.x>
- Shefferson R., Kull T., Tali K. Mycorrhizal interactions of orchids colonizing Estonian mine tailings hills // Amer. J. Botany. 2008. V. 95(2). P. 156–164. <https://doi.org/10.3732/ajb.95.2.156>

Ontogenetic, Vitalitet and State of Coenopopulations of *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh in Disturbed Habitats of the Kirov Region

N. Yu. Egorova^{1, 2} and V. N. Suleimanova^{1, 2, #}

¹ Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, Preobrazhenskaya str., 79, Kirov, 610000 Russia

² Vyatka State Agrotechnological University, Oktyabrsky pr., 133, Kirov, 610017 Russia

#e-mail: venera_su@mail.ru

The integrated assessment of the status of populations of *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh. (Orchidaceae Juss.) based on population characteristics: population quality, generativity index, renewability index, population density, vitality and ontogenetic types of populations. It is established that the ontogenetic structure of coenopopulations of *N. ovata* is normal, incomplete, and left-sided. Slight fluctuations in the quantitative ratio of different ontogenetic states are noted. The analysis of the structure of variability of morphological features is presented. Ontogenetic tactics and strategies of survival of the species in conditions of technogenically disturbed biotopes are described. According to the nature of the manifestation of consistency in the organization of the morphological structure of plants for the species, a stress-protective ontogenetic strategy was revealed.

Keywords: *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh., coenopopulation, ontogenetic composition, demographic parameters, vitality, variability of morphological features