

ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Povolzhskiy Journal of Ecology

Номер 4

2024

Number 4



Решением Президиума ВАК Министерства образования и науки РФ журнал включен в Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий, в которых рекомендуется публикация основных результатов диссертационных исследований на соискание ученой степени доктора и кандидата наук

СОДЕРЖАНИЕ

Асякина Л. К., Бородина Е. Е., Фотина Н. В., Неверова О. А., Милен- тьева И. С. <i>Pseudomonas fluorescens</i> , <i>Bacillus megaterium</i> и <i>Pseudomonas</i> <i>putida</i> в восстановлении техногенно нарушенных территорий Кузбасса	385
Ашихмина Т. Я., Домрачева Л. И., Коротких А. И., Кондакова Л. В., Скугорева С. Г., Фокина А. И. Многолетние разрастания на каменистом субстрате	399
Гелашвили Д. Б., Романова Е. Б. Токсины яда пауков-птицеедов (Theraphosidae, Arachnida) в межвидовых взаимодействиях	410
Дрозденко Т. В., Волгушева А. А., Антал Т. К. Динамика состава и структуры сообществ фитопланктона в дельте реки Великой в период с 2016 по 2021 г.	431
Кондратенков И. А., Опарин М. Л., Опарина О. С. Определение вос- полняемых потенциалов популяций лося (<i>Alces alces</i> , Artiodactyla, Mammalia) по динамическим рядам численности	442
Кудрявцев А. Ю. Динамика экосистем влажной судубравы центра При- волжской возвышенности	457
Лежнев Д. В., Лебедев А. В. Онтогенетическая структура ценопопуля- ций древесных растений в спелых сосновых насаждениях Москвы	471
Розенцвет О. А., Богданова Е. С., Розенцвет В. А., Саблина Н. А., Гребенкина Т. М. Особенности структурно-функциональной организации листьев и клеточного метаболизма гибридогенного таксона <i>Echinops</i> <i>saksonovii</i> (Asteraceae, Asterales) в сравнении с родительскими видами.	487

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Мартынов В. В., Щемелинина Т. Н., Анчугова Е. М. Перспективы биотехнологической утилизации кородревесных отходов длительного срока хранения на основе микодеструкции	500
--	-----



CONTENTS

Asyakina L. K., Borodina E. E., Fotina N. V., Neverova O. A., Milentyeva I. S. <i>Pseudomonas fluorescens</i> , <i>Bacillus megaterium</i> , and <i>Pseudomonas putida</i> in the restoration of technogenically disturbed territories of the Kuzbass	385
Ashikhmina T. Ya., Domracheva L. I., Korotkikh A. I., Kondakova L. V., Skugoreva S. G., Fokina A. I. Permanent growth on a stony substrate	399
Gelashvili D. B., Romanova E. B. Toxins of the venom of tarantulas (Theraphosidae, Arachnida) in interspecies interactions	410
Drozdenco T. V., Volgusheva A. A., Antal T. K. Dynamics of the composition and structure of phytoplankton communities in the Velikaya River in the period from 2016 to 2021	431
Kondratenkov I. A., Oparin M. L., Oparina O. S. Assessment of the replenishing potentials of moose populations (<i>Alces alces</i> , Artiodactyla, Mammalia) based on dynamic abundance series	442
Kudryavtsev A. Yu. Dynamics of the ecosystems of complex pine woods (sudubrava) at the central part of Volga Upland	457
Lezhnev D. V., Lebedev A. V. Ontogenetic structure of woody plant coenopopulations in ripe pine stands of Moscow city	471
Rozentsvet O. A., Bogdanova E. S., Rozentsvet V. A., Sablina N. A., Grebenkina T. M. Features of the structural and functional organization of leaves and cellular metabolism of the hybridogenic taxon <i>Echinops saksonovii</i> (Asteraceae, Asterales) compared with its parental species	487

SHORT COMMUNICATIONS

Martynov V. V., Shchemelinina T. N., Anchugova E. M. Potential of utilizing aged bark-and-wood waste through mycological degradation as a biotechnological process	500
---	-----

Оригинальная статья

УДК 579.69:622

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-385-398>

***PSEUDOMONAS FLUORESCENS*, *BACILLUS MEGATERIUM* И *PSEUDOMONAS PUTIDA* В ВОССТАНОВЛЕНИИ ТЕХНОГЕННО НАРУШЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ КУЗБАССА**

**Л. К. Асякина, Е. Е. Бородина ✉, Н. В. Фотина,
О. А. Неверова, И. С. Милентьева**

*Кемеровский государственный университет
Россия, 650000, г. Кемерово, ул. Красная, д. 6*

Поступила в редакцию 22.09.2023 г., после доработки 31.01.2024 г., принята 04.02.2024 г., опубликована 17.12.2024 г.

Аннотация. Кузбасс – крупнейший регион, специализирующийся на добыче полезных ископаемых. Большинство горных разработок в регионе производится открытым методом, который является наиболее безопасным и эффективным, однако способствует образованию значительного количества техногенно нарушенных почв. Для формирования плодородного слоя почв и растительного покрова рационально совместное использование микроорганизмов в совокупности с растениями. Известно, что микроорганизмы способны интенсифицировать рост растений за счет улучшения их питания, синтеза ростостимулирующих веществ, защиты от фитопатогенов. При этом наибольшие ростостимулирующие свойства отмечены для представителей рода *Pseudomonas* и *Bacillus*. В свою очередь, некоторые растения, в частности житняк гребневидный (*Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.), формируют устойчивый травостой и участвуют в образовании поверхностного горизонта почв (дернины). Цель исследования: изучить перспективы совместного использования *Pseudomonas fluorescens* B-4252, *Bacillus megaterium* B-3778, *Pseudomonas putida* B-2950 и житняка гребневидного для повышения плодородия и формирования устойчивого растительного покрова на техногенно нарушенных почвах Кузбасса. Установлено, что изучаемые штаммы способны продуцировать синильную кислоту, фитогормоны, а также осуществлять солонбализацию фосфора и фиксацию азота. При этом штаммы и консорциумы на их основе улучшают рост житняка в лабораторных условиях. Обработка семян данными микроорганизмами способствует повышению всхожести и скорости роста житняка. Так, всхожесть семян при обработке консорциумом № 2 составила 94%, что на 12% больше по сравнению с контролем (без обработки). Средняя длина ростков при данном варианте обработки составила 56 мм, что превышает контрольные показатели на 43%. За счет описанных качеств консорциум может стать эффективным агентом, ускоряющим восстановление техноземов Кузбасса.

Ключевые слова: техноземы, ризобактерии, *Pseudomonas*, *Bacillus*, отвалы, плодородие

✉ Для корреспонденции. Лаборатория фиторемедиации техногенно нарушенных экосистем Кемеровского государственного университета.

ORCID и e-mail адреса: Асякина Людмила Константиновна: <https://orcid.org/0000-0003-4988-8197>, alk_kem@mail.ru; Бородина Екатерина Евгеньевна: <https://orcid.org/0000-0001-6362-7589>, kborodina1908@gmail.com; Фотина Наталья Вячеславовна: <https://orcid.org/0000-0002-7655-0258>, fotina.natashenka@mail.ru; Неверова Ольга Александровна: <https://orcid.org/0000-0002-0309-5709>, neverova@kemsu.ru; Милентьева Ирина Сергеевна: <https://orcid.org/0000-0002-3536-562X>, irazumnikova@mail.ru.

Финансирование. Работа выполнена в рамках Распоряжения Правительства Российской Федерации от 11.05.2022 г. № 1144-р, комплексной научно-технической программы полного инновационного цикла «Разработка и внедрение комплекса технологий в областях разведки и добычи твердых полезных ископаемых, обеспечения промышленной безопасности, биоремедиации, создания новых продуктов глубокой переработки из угольного сырья при последовательном снижении экологической нагрузки на окружающую среду и рисков для жизни населения» («Чистый уголь – зеленый Кузбасс»), мероприятие 3.1 «Экополигон мирового уровня технологий рекультивации и ремедиации». При поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (соглашение № 075-15-2022-1200 от 28.09.2022 г.).

Соблюдение этических норм. Исследования проводили без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Асякина Л. К., Бородина Е. Е., Фотина Н. В., Неверова О. А., Миленьева И. С. *Pseudomonas fluorescens*, *Bacillus megaterium* и *Pseudomonas putida* в восстановлении техногенно нарушенных территорий Кузбасса // Поволжский экологический журнал. 2024. № 4. С. 385 – 398. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-385-398>

ВВЕДЕНИЕ

Проблема восстановления техногенно нарушенных почв и сохранения биологического разнообразия остро стоит в Кемеровской области – Кузбассе. В процессе угледобычи происходит перемещение значительного количества почв и загрязнение их токсичными элементами (Drozdova et al., 2021; Osintseva et al., 2022; Atuchin et al., 2023). В связи с этим темпы восстановления растительного покрова и биологического разнообразия на нарушенных территориях остаются низкими (Frolova et al., 2022; Mahar et al., 2016; Podurets, Osintseva, 2021; Kumar et al., 2023). В условиях интенсивной эксплуатации угольных месторождений особое значение приобретают исследования, направленные на разработку новых эффективных способов восстановления биологической продуктивности техногенно нарушенных почв.

Микробиота почвы выполняет основные функции на начальных этапах сукцессии и почвообразования (Ahirwal et al., 2017; Wang et al., 2021). Поэтому наиболее важным этапом рекультивации считается процесс восстановления микробного сообщества (Qi et al., 2023). Для интенсификации процесса формирования устойчивых микробно-растительных ассоциаций перспективно дополнительное внесение бактерий (в особенности обладающих ростостимулирующими свойствами) на этапе биологической рекультивации. Известно, что ризобактерии способны ускорять рост и развитие растений за счет различных механизмов, включая (Backer et al., 2018; Milentyeva et al., 2022; Asyakina et al., 2023a): повышение доступности и фиксацию биогенных элементов почвы; синтез ростостимулирующих веществ; антагонистическое действие в отношении фитопатогенов.

Согласно литературным данным, наиболее предпочтительными инокулянтами являются бактерии родов *Pseudomonas* и *Bacillus*. Они образуют симбиотические связи с растением-хозяином путем выработки полезных для растений вторичных метаболитов и использования корневых экссудатов в качестве источника питания (Ortiz-Castro et al., 2020; Zhang et al., 2020; Zhuang et al., 2021).

К преимуществам применения *Pseudomonas* следует отнести повсеместное распространение, указывающее на высокую адаптивность благодаря молекулярному, экологическому и физиологическому разнообразию (Sah, Singh, 2016; Höfte, 2021). Бактерии, принадлежащие к данному роду, не только обладают высокими ростостимулирующими свойствами, но и принимают активное участие в циклах углерода и азота (Zhang et al., 2020; Zhuang et al., 2021). Среди представителей рода *Pseudomonas* ростостимулирующие свойства особенно выражены у видов *Pseudomonas fluorescens* и *Pseudomonas putida* (Ortiz-Castro et al., 2020; Höfte, 2021).

Многие исследования посвящены изучению влияния *Pseudomonas* на культурные растения в условиях сельскохозяйственных почв (Joshi et al., 2019; Joshi, Chitanand, 2020; Rodríguez et al., 2020). При этом роль данных бактерий в процессах повышения плодородия и восстановления растительного покрова техногенно нарушенных почв изучена мало.

Bacillus являются наиболее распространенной группой ризобактерий, составляя до 95% популяций грамположительных бактерий в прикорневой зоне растений (Aloo et al., 2019; Subhasmita et al., 2022). Для коммерческого полевого применения бактерии данного рода являются наиболее перспективными за счет способности к спорообразованию, которая позволяет препаратам на основе данных бактерий сохранять эффективность длительное время без создания специфичных условий хранения (Mendis et al., 2018; Subhasmita et al., 2022). Помимо спорообразования ризобактерии *Bacillus* обладают многими другими важными свойствами, повышающими их устойчивость к окружающей среде. Кроме того, некоторые представители данного вида способны выживать в экстремально бескислородных условиях, что дает конкурентное преимущество перед другими ризобактериями (Aloo et al., 2019).

Перспективным представителем рода *Bacillus* является вид *Bacillus megaterium*. Данный микроорганизм эффективно стимулирует прорастание и рост растений на более поздних этапах развития. Также *Bacillus megaterium* сохраняет жизнеспособность при высокой степени засоления субстрата, что делает его перспективным для интенсификации процессов восстановления растительности в условиях загрязненной и обедненной техногенно нарушенной почвы (Nascimento et al., 2020).

Таким образом, изучение взаимодействия штаммов *Pseudomonas fluorescens* B-4252, *Bacillus megaterium* B-2950 и *Pseudomonas putida* B-3778 с растениями, произрастающими на техногенно нарушенных почвах, является перспективной сферой исследований, направленных на восстановление техногенно нарушенных почв Кузбасса.

Цель работы: оценить перспективы совместного использования *Pseudomonas fluorescens* B-4252, *Bacillus megaterium* B-2950, *Pseudomonas putida* B-3778 и жителя для повышения плодородия и формирования устойчивого растительного покрова на техногенно нарушенных почвах Кузбасса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовали бактериальные штаммы *Pseudomonas fluorescens* B-4252, *Bacillus megaterium* B-3778 и *Pseudomonas putida* B-2950. Штаммы получены из коллекции Национального биоресурсного центра «Всероссийская коллекция

промышленных микроорганизмов» (БРЦ ВКПМ). Штаммы, используемые в данном исследовании, выделены из сред с высоким техногенным загрязнением. В связи с этим рационально предположить, что они сохраняют эффективность в агрессивных условиях техногенно нарушенных почв Кузбасса.

Апробацию бактериальных штаммов проводили на житняке гребневидном (*Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.) (Ива, Россия). Выбор растения обусловлен тем, что дикорастущие злаки (в частности житняк) характеризуются высокой приживаемостью в условиях техногенных грунтов, а также способностью формировать плотный устойчивый травостой и дернину (Kostenkov, Oznobikhin, 2011).

Исследования характеристик бактериальных штаммов. *Подготовка культуральной жидкости (КЖ) для изучения способности микроорганизмов синтезировать фитогормоны.* Готовили суспензию исследуемых штаммов в 2 мл стерильного физиологического раствора до коэффициента мутности по МакФарланду, равного 0.8 – 1.0 (титр микроорганизмов 1.5×10^8 КОЕ/мл) с помощью денситометра Densichek plus (Sendle, Россия). Далее 1 мл полученной суспензии добавляли в 10 мл среды Лурия-Бертани в модификации Миллера (ЛБ). Культивировали на шейкере-инкубаторе LSI-3016A/LSI-3016R (Daihan Labtech, Южная Корея) в течение 72 ч при температуре $30 \pm 2^\circ\text{C}$ и 100 об/мин. Отделяли культуральную жидкость от клеток с помощью центрифугирования при 8000 об/мин в течение 10 мин. В дальнейшем полученную бесклеточную КЖ использовали для проведения исследований.

Анализ способности продуцировать индолил-3-уксусную кислоту (ИУК) осуществляли в соответствии с методикой J. Kaug с соавторами (Kaug et al., 2022). Для этого смешивали бесклеточную КЖ с реактивом Сальковского в соотношении 1:1 и оставляли на 30 мин. По истечении времени измеряли оптическую плотность на спектрофотометре UV 1800 (Shimadzu, Япония) при длине волны 535 нм. В качестве раствора сравнения использовали питательную среду с реактивом Сальковского в соотношении 1:1. Количество ИУК определяли по калибровочному графику стандартных растворов ИУК концентрации от 5 до 200 мкг/мл.

Анализ способности продуцировать гиббереллиновую кислоту (ГК) осуществляли в соответствии с методикой R. Abdenaseur с соавторами (Abdenaseur et al., 2022). Для этого к 2 мл бесклеточной КЖ добавляли по 280 мкл 10.6% ферроцианида III калия и 1 М раствор цинка уксуснокислого и встряхивали. Затем центрифугировали в течение 10 мин при 4500 об/мин. Далее 2 мл полученного супернатанта смешивали с 2 мл 30% соляной кислоты. Раствор выдерживали при комнатной температуре в течение 75 мин и измеряли оптическую плотность при длине волны 254 нм. В качестве раствора сравнения использовали питательную среду с 5% соляной кислотой в соотношении 1:1. Концентрацию ГК определяли по калибровочному графику стандартного раствора ГК в пределах от 1 до 100 мкг/мл.

Анализ способности к фиксации азота осуществляли в соответствии с методикой J. Kaug с соавторами (Kaug et al., 2022). Для этого готовили питательную среду следующего состава, г/л: сахароза – 20.0; калий фосфорнокислый 2-замещенный – 1.0; магний сернокислый – 0.5; натрий хлористый – 0.5; натрий молибденовокислый – 0.005; железо II сернокислое – 0.01; кальций углекислый – 2.0;

агар-агар – 15.0. Суточную культуру наносили на среду с помощью бактериологической петли. Культивировали в течение 4 сут. при температуре $30\pm 2^\circ\text{C}$. Признаками фиксирования азота служило наличие блестящих колоний и/или линий микроорганизмов.

Анализ способности к солибилизации фосфора осуществляли в соответствии с методикой М. R. Swain с соавторами (Swain et al., 2012), расчет количества растворенного фосфора – S. P. Sandilya с соавторами (Sandilya et al., 2018). Для этого 5 мл суспензии микроорганизмов культивировали на 100 мл среды следующего состава, г/л: глюкоза (Химреактивы, Россия) – 20.0; натрий хлористый – 0.2; магний сернокислый – 0.1; марганец сернокислый (Ленреактив, Россия) – 0.01; железо (II) сернокислое – 0.01 г; кальций фосфорнокислый (Ленреактив, Россия) – 5.0. Далее отделяли клетки от культуральной жидкости по методике, описанной ранее.

Оценку способности к биосинтезу HCN осуществляли в соответствии с методикой S. Ogale с соавторами (Ogale et al., 2018). Для этого готовили среду следующего состава, г/л: пептон – 10, мясной экстракт – 11, натрий хлористый – 5, агар-агар – 15, глицин (ЛенРеактив, Россия) – 4.4. Половину чашки Петри засеивали штрихом исследуемого штамма, а вторую половину оставляли чистой. Затем на поверхность питательной среды наносили фильтровальную бумагу, пропитанную 0.5% пикриновой кислотой в 1% растворе натрия углекислого. Запечатанные парафином чашки Петри культивировали при температуре $30\pm 2^\circ\text{C}$ в темном месте в течение 96 ч. Проявление окраски на фильтровальной бумаге от темно-оранжевой до красной указывает на способность к продуцированию HCN.

Конструирование консорциумов. *Анализ биосовместимости по методу лунк* осуществляли в соответствии с методикой А. Н. Иркитовой и соавторов (Irkitova et al., 2012). Для этого бактериальную культуру 1 выращивали на среде ЛБ при $30\pm 2^\circ\text{C}$ в течение 48 ч. Полученный образец центрифугировали при 7500 об/мин в течение 15 мин для отделения КЖ от клеток. На поверхность чашки Петри с агаризованной средой ЛБ наносили тест-культуру методом газона с помощью шпателя Дригальского. Далее делали лунку диаметром 5 мм и вносили в нее КЖ исследуемой культуры. Культивировали в течение 48 ч при температуре $30\pm 2^\circ\text{C}$. Под положительным влиянием принималось наличие зоны активного роста тест-культуры вокруг лунки, нейтралитет – без выраженной зоны активного роста, ингибирование – зона подавления роста тест-культуры.

Составление консорциумов. В среде ЛБ готовили суспензии чистых культур с использованием денситометра до коэффициента мутности 0.8 – 1.0 по МакФарланду. Культивировали при температуре $30\pm 2^\circ\text{C}$ в течение 48 ч и 110 об/мин. Затем в пробирки со средой ЛБ вносили 5% от объема суспензий микроорганизмов, входящих в консорциум (количество мл вносимой суспензии микроорганизмов зависит от числа штаммов, присутствующих в консорциуме).

Оценка влияния бактериальных штаммов на рост житняка в лабораторных условиях. *Подготовку бактериальных изолятов* осуществляли в условиях, прописанных в работе Л. К. Асякиной с соавторами (Asyakina et al., 2023b). Семени в количестве 100 шт. замачивали в течение 30 мин в суспензии микроорганизмов/консорциумов с концентрацией по МакФарланду 2.5. Для посадки семян ис-

пользовали универсальный грунт (ООО «Терра Мастер», Россия). Почву стерилизовали с помощью автоклавирования. Стерильную почву распределяли в емкости по 0.25 кг. Посадку житняка осуществляли по методике, описанной в работе Л. К. Asyakina с соавторами (Asyakina et al., 2023a). Далее на 7 сут. рассчитывали всхожесть семян и измеряли длину побегов.

Все исследования проводили в трехкратной повторности. Полученные значения данных выражали как среднее значение трех измерений со стандартным отклонением. Статистический анализ полученных данных проводили с помощью одномоментного парного критерия Стьюдента по каждой паре интересов. Различия считали статистически значимыми при $p < 0.05$. Анализ статистических данных осуществляли при помощи программного продукта Microsoft Office Excel 2007 (Microsoft, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика бактериальных штаммов. В ходе работы изучили PGP свойства 3 штаммов микроорганизмов: *P. fluorescens* B-4252, *B. megaterium* B-3778 и *P. putida* B-2950. Анализировали следующие показатели: способность к синтезу фитогормонов, солюбилизация фосфатов, фиксация азота и производство HCN. Результаты представлены в табл. 1.

Таблица 1. Характеристика штаммов
Table 1. Characteristics of the strains

Показатель / Indicator	<i>P. fluorescens</i> B-4252	<i>B. megaterium</i> B-3778	<i>P. putida</i> B-2950
Количество ИУК, мкг/мл / Amount of indolyl-3-acetic acid, µg/mL	131.45±6.23	16.72±0.56	71.40±3.45
Количество ГК, мкг/мл / Amount of gibberellic acid, µg/mL	6.43±0.28	82.33±3.03	3.52±0.12
Содержание растворимого фосфора, мг/л / Content of soluble phosphorus, mg/L	437.19±20.45	264.04±12.53	49.83±2.39
Способность фиксировать азот / Ability to fix nitrogen	+	+	+
Способность к биосинтезу HCN / Ability to biosynthesize HCN	+	+	+

Полученные данные свидетельствуют о том, что все изученные штаммы способны продуцировать ростостимулирующие вещества – фитогормоны. Представители рода *Pseudomonas* наиболее активно синтезируют ИУК. Так, *P. fluorescens* B-4252 способен производить 131.45 мкг/мл этого вещества, что значительно выше показателей других изученных штаммов. Это говорит о высокой активности данного штамма и его потенциале в качестве источника ростостимулирующих веществ. Полученный результат согласуется с литературными данными. Так, в исследовании А. Syed с соавторами (Syed et al., 2023) *P. fluorescens* PGPR-7 синтезировал ИУК в количестве 124 мкг/мл за 5 сут.; исследователи С. L. Patten и В. R. Glick (Patten, Glick, 2002) выяснили, что *P. putida* GR12-2 дикого типа продуцирует 68 мкг/мл за 48 ч.

В свою очередь, штамм *B. megaterium* B-3778 продемонстрировал значительно меньшую способность к синтезу ИУК – 16.72 мкг/мл. Однако для данного микроорганизма отмечена высокая способность к продуцированию ГК. *B. megaterium*

В-3778 производил 82.33 мкг/мл этого вещества, в то время как *P. putida* В-2950 и *P. fluorescens* В-4252 синтезировали 3.52 и 6.43 мкг/мл соответственно. Способность ГК выводить из покоя семена за счет регулирования роста зародыша, размягчения слоев эндосперма и мобилизации запасных веществ достоверно подтверждена современными исследованиями. В связи с этим рационально предположить, что обработка растений штаммом *B. megaterium* В-3778 может способствовать лучшей всхожести семян.

Способность представителей рода *Bacillus* и *Pseudomonas* подтверждается другими исследованиями. Например, J. Mishra с соавторами (Mishra et al., 2022) определили, что *P. fluorescens* JM-1 способен продуцировать ГК в количестве 4 мкг/мл за 72 ч; в исследовании A. Gh. Rahal с соавторами (Rahal et al., 2010) выяснено, что *B. megaterium* R44 синтезирует 94 мкг/мл за 4 сут. на среде с глюкозой; P. Verma с соавторами (Verma et al., 2019) изучали штамм *P. putida* IARI-NIAW1-16, который синтезировал 9.8 мкг/мл за 72 ч.

Таким образом, установлено, что способность к синтезу фитогормонов среди изученных штаммов вариабельна. В связи с этим совместное культивирование штаммов при условии их биологической совместимости может являться перспективным, так как позволит обогатить культуральную жидкость сразу двумя фитогормонами. Кроме того, действие ИУК и ГК на растения во многом является однонаправленным.

Изученные микроорганизмы обладали рядом других ростостимулирующих свойств. Результаты исследований показали, что они способны к солюбилизации фосфора (содержание растворимого фосфора в питательной среде от 49.83 до 431.19 мг/л), фиксации азота и производству HCN. Полученные данные согласуются с литературными источниками. Так, в исследовании M. Sepehri и B. Khatabi (Sepehri, Khatabi, 2021) *P. fluorescens* B3 солюбилизировал фосфор в количестве 373 мг/л за 72 ч; в работе K. Bhatt и D. K. Maheshwari (Bhatt, Maheshwari, 2020) *B. megaterium* CDK25 – 281 мг/л за 48 ч; *P. putida* IARI-NIAW1-16 в исследовании P. Verma с соавторами (Verma et al., 2019) – 54 мг/л за 72 ч. В других исследованиях подтверждается, что данные микроорганизмы обладают способностью к фиксации азота (Li et al., 2017; Efe, 2020; Wu et al., 2022) и продуцированию HCN (Li et al., 2017; Abd El-Rahman et al., 2019; Sepehri, Khatabi, 2021).

Конструирование консорциумов. Анализ биосовместимости исследуемых штаммов необходим для конструирования бактериальных консорциумов. По полученным данным установили, что анализируемые штаммы оказывали положительное влияние на рост друг друга. За исключением *P. fluorescens* В-4252 и *B. megaterium* В-3778, во взаимном влиянии которых наблюдали нейтралитет. В соответствии с результатами биосовместимости сконструировали 4 варианта консорциумов, в состав которых вошли *P. fluorescens* В-4252, *B. megaterium* В-3778, *P. putida* В-2950: соотношение микроорганизмов: 1:1:1 соответственно; соотношение микроорганизмов: 2:1:1 соответственно; соотношение микроорганизмов: 1:2:1 соответственно; соотношение микроорганизмов: 1:1:2 соответственно.

Влияние бактерий на рост житняка и показатели грунта. Данные о влиянии исследуемых штаммов на ростовые показатели житняка в лабораторных условиях представлены на рисунке и в табл. 2.



a / a

б / б

Влияние консорциума на рост *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.: *a* – без обработки, *б* – с обработкой консорциумом № 2

Figure. The consortium's influence on the growth of *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.: *a* – without treatment; *b* – treatment with consortium No. 2

являются статистически значимыми) и консорциума № 1 – 18%.

При анализе результатов, представленных в табл. 2, можно сделать вывод, что обработка суспензией микроорганизмов и консорциумов способствует увеличению всхожести семян и средней длины ростков. Так, при использовании *P. fluorescens* B-4252 всхожесть составила 87%, консорциума № 2 – 94%, что на 15 и 22% соответственно больше по сравнению с контролем, общая всхожесть которого составляет 72%. Наименьший прирост показателя общей всхожести наблюдается при поливе суспензией микроорганизма *P. putida* B-2950 – на 11% больше по сравнению с контролем (однако эти данные не являются статистически значимыми) и консорциума № 1 – 18%.

Таблица 2. Влияние бактерий и консорциумов на рост *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.

Table 2. Influence of the bacteria and their consortia on the growth of *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.

Показатель / Indicator	Общая всхожесть, % / Total germination, %	Средняя длина ростков, мм / Average length of sprouts, mm
Без обработки (контроль) / Without processing (control)	72±3	39±2
Обработка <i>P. fluorescens</i> B-4252 / Treatment with <i>P. fluorescens</i> B-4252	87±3* $T_{ст} = 3.54, p = 0.04$	46±1* $T_{ст} = 3.13, p = 0.001$
Обработка <i>B. megaterium</i> B-3778 / Treatment with <i>B. megaterium</i> B-3778	84±4 $T_{ст} = 2.40, p = 0.09$	43±1 $T_{ст} = 1.79, p = 0.17$
Обработка <i>P. putida</i> B-2950 / Treatment with <i>P. putida</i> B-2950	83±4 $T_{ст} = 2.20, p = 0.12$	44±2 $T_{ст} = 1.77, p = 0.18$
Обработка консорциумом № 1 / Treatment with consortium No. 1	89±4 $T_{ст} = 3.40, p = 0.04$	46±1* $T_{ст} = 3.13, p = 0.05$
Обработка консорциумом № 2 / Treatment with consortium No. 2	94±5 $T_{ст} = 3.77, p = 0.03$	56±3* $T_{ст} = 4.71, p = 0.02$
Обработка консорциумом № 3 / Treatment with consortium No. 3	91±4 $T_{ст} = 3.80, p = 0.03$	50±2* $T_{ст} = 3.89, p = 0.03$
Обработка консорциумом № 4 / Treatment with consortium No. 4	90±3 $T_{ст} = 3.60, p = 0.04$	51±2* $T_{ст} = 4.24, p = 0.02$

Примечание. * – Наблюдаемые различия статистически значимы (уровень значимости $p < 0.05$).

Note. * The observed differences are statistically significant (significance level $p < 0.05$).

Средняя длина ростков при обработке штаммом *P. fluorescens* B-4252 увеличилась на 7 мм по сравнению с контролем (39 мм) и консорциумом № 2 – на 17 мм. Наименьшее увеличение средней длины ростков наблюдается в случае примене-

ния консорциума № 3 – 11 мм. При обработке микроорганизмами *B. megaterium* В-3778 и *P. putida* В-2950 статистически значимых различий в средней длине ростков в сравнении с контролем не обнаружено. Таким образом, наибольшее положительное влияние на семена житняка оказал консорциум № 2.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам исследований микроорганизмы *P. fluorescens* В-4252, *B. megaterium* В-3778, *P. putida* В-2950 обладали свойствами PGP-ризобактерий, а именно: продуцировали индол-3-уксусную кислоту (17 – 131 мкг/мл), гиббереллиновую кислоту (3.5 – 82.5 мкг/мл), обладали способностью к солюбилизации фосфора, фиксации азота и синтезу HCN.

Обработка консорциумами, составленными на основании данных микроорганизмов, повышала всхожесть семян житняка, а также способствовала увеличению средней длины побегов. При этом наиболее эффективен консорциум № 2.

Таким образом, полученные результаты позволят в дальнейшем разработать микробное удобрение комплексного действия для интенсификации процессов восстановления растительного покрова в условиях техногенных территорий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Abd El-Rahman A., Shaheen H., Abd-El-Aziz R., Ibrahim D. Influence of hydrogen cyanide-producing rhizobacteria in controlling the crown gall and root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 2019, vol. 29, article no. 41. <https://doi.org/10.1186/s41938-019-0143-7>
- Abdenaceur R., Farida B. T., Mourad D., Rima H., Zahia O., Fatma S. H. Effective biofertilizer *Trichoderma* spp. isolates with enzymatic activity and metabolites enhancing plant growth. *International Microbiology*, 2022, vol. 25, iss. 4, pp. 817–829. <https://doi.org/10.1007/s10123-022-00263-8>
- Ahirwal J., Maiti S. K., Singh A. K. Changes in ecosystem carbon pool and soil CO₂ flux following post-mine reclamation in dry tropical environment, India. *Science of The Total Environment*, 2017, vol. 583, pp. 153–162. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.01.043>
- Aloo B. N., Makumba B. A., Mbega E. R. The potential of *Bacilli rhizobacteria* for sustainable crop production and environmental sustainability. *Microbiological Research*, 2019, vol. 219, pp. 26–39. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.10.011>
- Asyakina L. K., Vorob'eva E. E., Proskuryakova L. A., Zharko M. Yu. Evaluating extremophilic microorganisms in industrial regions. *Foods and Raw Materials*, 2023a, vol. 11, iss. 1, pp. 162–171. <https://doi.org/10.21603/2308-4057-2023-1-556>
- Asyakina L. K., Serazetdinova Yu. R., Frolova A. S., Fotina N. V., Neverova O. A., Petrov A. N. Antagonistic activity of extremophilic bacteria against phytopathogens in agricultural crops. *Food Processing: Techniques and Technology*, 2023b, vol. 53, no. 3, pp. 565–575. <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2023-3-2457>
- Atuchin V. V., Asyakina L. K., Serazetdinova Y. R., Frolova A. S., Velichkovich N. S., Prosekov A. Y. Microorganisms for bioremediation of soils contaminated with heavy metals. *Microorganisms*, 2023, vol. 11, iss. 3, article no. 864. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11040864>
- Backer R., Rokem J. S., Ilangumaran G., Lamont J., Praslickova D., Ricci E., Subramanian S., Smith D. L. Plant growth-promoting Rhizobacteria: Context, mechanisms of action, and roadmap to commercialization of biostimulants for sustainable agriculture. *Frontiers in Plant Science*, 2018, vol. 9, article no. 1473. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01473>

- Bhatt K., Maheshwari D. K. *Bacillus megaterium* strain CDK25, a novel plant growth promoting bacterium enhances proximate chemical and nutritional composition of *Capsicum annuum* L. *Frontiers in Plant Science*, 2020, vol. 11, article no. 1147. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01147>
- Drozdova M. Yu., Pozdnyakova A. V., Osintseva M. A., Burova N. V., Minina V. I. The microorganism-plant system for remediation of soil exposed to coal mining. *Foods and Raw Materials*, 2021, vol. 9, iss. 2, pp. 406–418. <https://doi.org/10.21603/2308-4057-2021-2-406-418>
- Efe D. Potential plant growth-promoting bacteria with heavy metal resistance. *Current Microbiology*, 2020, vol. 77, iss. 12, pp. 3861–3868. <https://doi.org/10.1007/s00284-020-02208-8>
- Frolova A. S., Pereverzeva M. K., Asyakina L. K., Golubtsova Yu. V., Osintseva M. A. Enzymatic activity of technogenic surface formations of Kuzbass. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka*, 2022, vol. 23, no. 4, pp. 538–547 (in Russian). <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2022.23.4.538-547>
- Höfte M. The use of *Pseudomonas* spp. as bacterial biocontrol agents to control plant disease. In: *Microbial Bioprotectants for Plant Disease Management*. Cambridge, Burleigh Dodds Science Publ., 2021, pp. 2–74. <https://doi.org/10.19103/AS.2021.0093.11>
- Irkutova A. N., Kagan Ja. R., Sokolova G. G. Comparative analysis of the methods to define antagonistic activity of lactic bacteria. *Izvestiya of Altai State University*, 2012, no. 3, pp. 41–44 (in Russian).
- Joshi A., Chitanand M. Complete genome sequence of plant growth promoting *Pseudomonas aeruginosa* AJ D 2 an isolate from monocropic cotton rhizosphere. *Genomics*, 2020, vol. 112, article no. 1318. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2019.07.022>
- Joshi D., Chandra R., Suyal D. C., Kumar S., Goel R. Impacts of bioinoculants *Pseudomonas jessenii* MP1 and *Rhodococcus qingshengii* S10107 on Chickpea (*Cicer arietinum* L.) yield and soil nitrogen status. *Pedosphere*, 2019, vol. 29, iss. 3, pp. 388–399. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(19\)60807-6](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(19)60807-6)
- Kaur J., Mudgal G., Chand K., Singh G. B., Perveen K., Bukhari N. A., Debnath S., Mohan T. C., Charukesi R., Singh G. An exopolysaccharide-producing novel *Agrobacterium pusense* strain JAS1 isolated from snake plant enhances plant growth and soil water retention. *Scientific Reports*, 2022, vol. 12, iss. 1, article no. 21330. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-25225-y>
- Kostenkov N. M., Oznobikhin V. I. Environmental aspects of soil recultivation in the Sakhalin project pipeline systems. *Bulliten KrasSAU*, 2011, no. 10, pp. 23–28 (in Russian).
- Kumar A., Das S. K., Nainegali L., Reddy K. R. Phytostabilization of coalmine overburden waste rock dump slopes: Current status, challenges, and perspectives. *Bulletin of Engineering Geology and the Environment*, 2023, vol. 82, article no. 130. <https://doi.org/10.1007/s10064-023-03159-7>
- Li H. B., Singh R. K., Singh P., Song Q. Q., Xing Y. X., Yang L. T., Li Y. R. Genetic diversity of nitrogen-fixing and plant growth promoting *Pseudomonas* species isolated from sugarcane rhizosphere. *Frontiers in Microbiology*, 2017, vol. 8, article no. 1268. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01268>
- Mahar A., Wang P., Ali A., Awasthi M. K., Lahori A. H., Wang Q., Li R., Zhang Z. Challenges and opportunities in the phytoremediation of heavy metals contaminated soils: A review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2016, vol. 126, pp. 111–121. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2015.12.023>
- Mendis H. C., Thomas V. P., Schwientek P., Salamzade R., Chien J.-T., Waidyarathne P., Kloepper J., de La Fuente L. Strain-specific quantification of root colonization by plant growth promoting rhizobacteria *Bacillus firmus* I-1582 and *Bacillus amyloliquefaciens* QST713 in non-sterile soil and field conditions. *PLoS ONE*, 2018, vol. 13, iss. 2, article no. e0193119. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193119>
- Milentyeva I. S., Fotina N. V., Zharko M. Yu., Proskuryakova L. A. Microbial treatment and oxidative stress in agricultural plants. *Food Processing: Techniques and Technology*, 2022, vol. 52, no. 4, pp. 750–761 (in Russian). <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2022-4-2403>

Mishra J., Mishra I., Arora N. K. 2,4-Diacetylphloroglucinol producing *Pseudomonas fluorescens* JM-1 for management of ear rot disease caused by *Fusarium moniliforme* in *Zea mays* L. *3 Biotech*, 2022, vol. 12, iss. 6, article no. 138. <https://doi.org/10.1007/s13205-022-03201-7>

Nascimento F. X., Hernández A. G., Glick B. R., Rossi M. J. Plant growth-promoting activities and genomic analysis of the stress-resistant *Bacillus megaterium* STB1, a bacterium of agricultural and biotechnological interest. *Biotechnology Reports*, 2020, vol. 25, article no. e00406. <https://doi.org/10.1016/j.btre.2019.e00406>

Ogale S., Yadav K. S., Navale S. Screening of endophytic bacteria from the pharmacologically important medicinal plant *Gloriosa superba* for their multiple plant growth promoting properties. *Journal of Pharmaceutical Innovation*, 2018, vol. 7, iss. 1, pp. 208–214.

Ortiz-Castro R., Campos-García J., López-Bucio J. *Pseudomonas putida* and *Pseudomonas fluorescens* influence arabidopsis root system architecture through an auxin response mediated by bioactive cyclodipeptides. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2020, vol. 39, iss. 1, pp. 254–265. <https://doi.org/10.1007/s00344-019-09979-w>

Osintseva M. A., Melentyeva I. S., Golubtsova Yu. V. Physico-chemical analysis of the soil cover of technogenically disturbed territories of Kuzbass. *Sustainable Development of Mountain Territories*, 2022, vol. 14, no. 2, pp. 252–262 (in Russian). <https://doi.org/10.21177/1998-4502-2022-14-2-252-262>

Patten C. L., Glick B. R. Role of *Pseudomonas putida* indoleacetic acid in development of the host plant root system. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, vol. 68, iss. 8, pp. 3795–3801. <https://doi.org/10.1128/AEM.68.8.3795-3801.2002>

Podurets O. I., Osintseva M. A. Ecological aspect of the development of soil-forming processes at the post-technogenic stage. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2021, vol. 937, article no. 022008. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/937/2/022008>

Qi L., Sun S., Gao K., Ren W., Liu Y., Chen Z., Yuan X. Effect of reclamation years on soil physical, chemical, bacterial, and fungal community compositions in an open-pit coal mine dump in grassland area of Inner Mongolia, China. *Land Degradation & Development*, 2023, vol. 34, iss. 12, pp. 3568–3580. <https://doi.org/10.1002/ldr.4703>

Rahal A. Gh., Zaghoul R. A., Neweigy N. A., Hanafy E. A., El-Meihy R. M. Effect of carbon source and precursors on the production of plant growth regulators by *Azotobacter chroococcum* (R19) and *Bacillus megaterium* var. *phosphaticum* (R44). *Egyptian Journal of Microbiology*, 2010, vol. 13, special iss., pp. 45–61.

Rodríguez M., Torres M., Blanco L., Béjar V., Sampedro I., Llamas I. Plant growth-promoting activity and quorum quenching-mediated biocontrol of bacterial phytopathogens by *Pseudomonas segetis* strain P6. *Scientific Reports*, 2020, vol. 10, article no. 4121. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61084-1>

Sah S., Singh R. Phylogenetical coherence of *Pseudomonas* in unexplored soils of Himalayan region. *3 Biotech*, 2016, vol. 6, article no. 170. <https://doi.org/10.1007/s13205-016-0493-8>

Sandilya S. P., Bhuyan P. M., Gogoi D. K., Kardong D. Phosphorus solubilization and plant growth promotion ability of rhizobacteria of *R. communis* L growing in Assam, India. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India, Section B: Biological Sciences*, 2018, vol. 88, iss. 3, pp. 959–966. <https://doi.org/10.1007/s40011-016-0833-9>

Sepehri M., Khatabi B. Combination of siderophore-producing bacteria and piriformospora indica provides an efficient approach to improve cadmium tolerance in alfalfa. *Microbial Ecology*, 2021, vol. 81, iss. 3, pp. 717–730. <https://doi.org/10.1007/s00248-020-01629-z>

Subhasmita M., Radheshyam Y., Wusirika R. *Bacillus subtilis* impact on plant growth, soil health and environment: Dr. Jekyll and Mr. Hyde. *Journal of Applied Microbiology*, 2022, vol. 132, iss. 5, pp. 3543–3562. <https://doi.org/10.1111/jam.15480>

Swain M. R., Laxminarayana K., Ray R. C. Phosphorus solubilization by thermotolerant *Bacillus subtilis* isolated from cow dung microflora. *Agricultural Research*, 2012, vol. 1, iss. 3, pp. 273–279. <https://doi.org/10.1007/s40003-012-0022-x>

Syed A., Elgorban A. M., Bahkali A. H., Eswaramoorthy R., Iqbal R. K., Danish S. Metal-tolerant and siderophore producing *Pseudomonas fluorescence* and *Trichoderma* spp. improved the growth, biochemical features and yield attributes of chickpea by lowering Cd uptake. *Scientific Reports*, 2023, vol. 13, iss. 1, article no. 4471. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-31330-3>

Verma P., Yadav A. N., Khannam K. S., Mishra S., Kumar S., Saxena A. K., Suman A. Appraisal of diversity and functional attributes of thermotolerant wheat associated bacteria from the peninsular zone of India. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2019, vol. 26, iss. 7, pp. 1882–1895. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2016.01.042>

Wang K., Bi Y., Cao Y., Peng S., Christie P., Ma S., Zhang J., Xie L. Shifts in composition and function of soil fungal communities and edaphic properties during the reclamation chronosequence of an open-cast coal mining dump. *Science of The Total Environment*, 2021, vol. 767, article no. 144465. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144465>

Wu Y., Xiao S., Qi J., Gong Y., Li K. *Pseudomonas fluorescens* BsEB-1: An endophytic bacterium isolated from the root of *Bletilla striata* that can promote its growth. *Plant Signaling & Behavior*, 2022, vol. 17, no. 1, article no. 2100626. <https://doi.org/10.1080/15592324.2022.2100626>

Zhang L., Chen W., Jiang Q., Fei Z., Xiao M. Genome analysis of plant growth-promoting rhizobacterium *Pseudomonas chlororaphis* subsp. *aurantiaca* JD37 and insights from comparison of genomics with three *Pseudomonas* strains. *Microbiological Research*, 2020, vol. 237, article no. 126483. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126483>

Zhuang L., Li Y., Wang Z., Yu Y., Zhang N., Yang C., Zeng Q., Wang Q. Synthetic community with six *Pseudomonas* strains screened from garlic rhizosphere microbiome promotes plant growth. *Microbial Biotechnology*, 2021, vol. 14, iss. 2, pp. 488–502. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.13640>

***Pseudomonas fluorescens*, *Bacillus megaterium*, and *Pseudomonas putida*
in the restoration of technogenically disturbed territories of the Kuzbass**

L. K. Asyakina, E. E. Borodina , N. V. Fotina,
O. A. Neverova, I. S. Milentyeva

Kemerovo State University
6 Krasnaya St., Kemerovo 650000, Russia

Received: September 22, 2023 / revised: January 31, 2024 / accepted: February 4, 2024 / published: December 17, 2024

Abstract. The Kuznetsk Basin (Kuzbass) is the largest Russian region specializing in mining. Most mining operations in the region are carried out by the open method, which is the safest and most effective, but contributes to the formation of a significant amount of technogenically disturbed land. To form a fertile soil layer and vegetation cover, it is rational to use microorganisms together with plants. Microorganisms are known to be able to intensify plant growth by improving their nutrition, synthesis of growth-stimulating substances, and protection from phytopathogens. The greatest growth-stimulating properties were noted for representatives of the genera *Pseudomonas* and *Bacillus*. In turn, some plants, in particular the granary (*Agropyron cristatum* L.), form stable herbage and participate in the formation of the surface horizon of soils (sod). The purpose of the work was to study the prospects for the joint use of *Pseudomonas fluorescens* B-4252, *Bacillus megaterium* B-3778, *Pseudomonas putida* B-2950, and granary to increase fertility and form a stable vegetation cover in the technogenically disturbed territories of the Kuznetsk Basin. It has been established that the studied strains are capable of producing prussic acid, phytohormones, as well as phosphorus solubilization and nitrogen fixation. These strains and consortia based thereon improve the growth of the granary in laboratory conditions. Seed treatment with the above microorganisms contributes to an increase in germination and the growth rate of the granary. E.g., the germination of seeds during processing by consortium No. 2 was 94%, which was 12% more compared to the control (without treatment). The average length of the sprouts in this treatment option was 56 mm, which was more than 17 mm for the control. Due to the described qualities, the consortium could become an effective agent to accelerate the restoration of the Kuzbass technozems.

Keywords: technozems, rhizobacteria, *Pseudomonas*, *Bacillus*, dumps, fertility

Funding. The work is carried out within the framework of the Decree of the Government of the Russian Federation dated 05/11/2022 No. 1144-r, a comprehensive scientific and technical program of a full innovation cycle “Development and implementation of a complex of technologies in the fields of exploration and extraction of solid minerals, industrial safety, bioremediation, creation of new products of deep processing from coal raw materials with a consistent reduction of the environmental burden on the environment and risks to the life of the population” (“Clean coal – green Kuzbass”), event 3.1 “Ecopolygon of world-class technologies of reclamation and remediation”. With the support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (Agreement No. 075-15-2022-1200 dated 09/28/2022).

 **Corresponding author.** Laboratory of Phytoremediation of Technogenically Disturbed Ecosystems of the Kemerovo State University.

ORCID and e-mail addresses: Lyudmila K. Asyakina: <https://orcid.org/0000-0003-4988-8197>, alk_kem@mail.ru; Ekaterina E. Borodina: <https://orcid.org/0000-0001-6362-7589>, kborodina1908@gmail.com; Natalya V. Fotina: <https://orcid.org/0000-0002-7655-0258>, fotina.natashenka@mail.ru; Olga A. Neverova: <https://orcid.org/0000-0002-0309-5709>, neverova@kemsu.ru; Irina S. Milentyeva: <https://orcid.org/0000-0002-3536-562X>, irazumnikova@mail.ru.

Л. К. Асякина, Е. Е. Бородина, Н. В. Фотина и др.

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Asyakina L. K., Borodina E. E., Fotina N. V., Neverova O. A., Milentyeva I. S. *Pseudomonas fluorescens*, *Bacillus megaterium*, and *Pseudomonas putida* in the restoration of technogenically disturbed territories of the Kuzbass. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 4, pp. 385–398 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-385-398>

Оригинальная статья

УДК 579.2

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-399-409>

МНОГОЛЕТНИЕ РАЗРАСТАНИЯ НА КАМЕНИСТОМ СУБСТРАТЕ

Т. Я. Ашихмина^{1, 2✉}, Л. И. Домрачева^{2, 3}, А. И. Коротких³,
Л. В. Кондакова¹, С. Г. Скугорева², А. И. Фокина¹

¹ Вятский государственный университет

Россия, 610000, г. Киров, ул. Московская, д. 36

² Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН

Россия, 167982, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28

³ Вятский государственный агротехнологический университет

Россия, 610017, г. Киров, Октябрьский просп., д. 133

Поступила в редакцию 09.02.2024 г., после доработки 26.04.2024 г., принята 26.04.2024 г., опубликована 17.12.2024 г.

Аннотация. Многовидовые цианобактериальные сообщества (био пленки, феномен «цветение») могут постоянно развиваться и длительно вегетировать на различных плотных средах, включая почву и каменистые субстраты. Эти сообщества представляют интерес как в теоретическом, так и практическом планах. Специфические особенности биопленок связаны с тем, что помимо фототрофов (водорослей и цианобактерий), в их состав входят гетеротрофные бактерии, микромицеты, простейшие, коловратки, т. е. в подобных микробоценозах наблюдается классическая трофическая сеть, дающая возможность существовать подобным консорциумам длительное время, в первую очередь, из-за способности цианобактерий к автотрофному питанию по углероду (фотосинтез) и по азоту (азотфиксация), что обеспечивает их устойчивость не только в стабильных условиях среды, но и при стрессовых ситуациях. С практической точки зрения цианобактериальные биопленки могут найти применение в биотехнологии в таких направлениях, как биосорбция, синтез экзометаболитов различной направленности. Кроме того, они могут быть полезны в связи с эксплуатацией различных построек из материала, аналогичного тому, который служил субстратом произрастания микроорганизмов в нашем эксперименте. Исследуемые биопленки в течение 15 лет поддерживались в модельном опыте на каменистом субстрате. Проведенные анализы по определению качественного и количественного состава фототрофного компонента биопленок, антифузариозной активности, определения содержания пигментов и концентрации тяжелых металлов показали, что для разрастаний характерны не только морфологические различия, но и существенные различия определяемых показателей в зависимости от характера роста. В пределах данного каменистого субстрата было выделено три различных типа биопленок и особые разрастания на стенках контейнера, в котором происходило культивирование.

Ключевые слова: алгоцианобактериальный консорциум, биопленки, антифузариозная активность, фотосинтетические пигменты, тяжелые металлы

✉ Для корреспонденции. Лаборатория биомониторинга Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН.

ORCID и e-mail адреса: Ашихмина Тамара Яковлевна: <https://orcid.org/0000-0003-4919-0047>, usr08619@vyatsu.ru; Домрачева Людмила Ивановна: <https://orcid.org/0000-0002-7104-3337>, dli-alga@mail.ru; Коротких Анастасия Игоревна: <https://orcid.org/0000-0002-0700-371X>, nastya-malinina1997@mail.ru; Кондакова Любовь Владимировна: <https://orcid.org/0000-0002-2190-686X>, usr11521@vyatsu.ru; Скугорева Светлана Геннадьевна: <https://orcid.org/0000-0002-5902-5187>, skugoreva@mail.ru; Фокина Анна Ивановна: <https://orcid.org/0000-0001-8265-8882>, annushka-fokina@mail.ru.

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме «Структура и состояние компонентов техногенных экосистем подзоны южной тайги» (государственная регистрация в ЕГИСУ № 122040100032-5).

Соблюдение этических норм. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Ашихмина Т. Я., Домрачева Л. И., Коротких А. И., Кондакова Л. В., Скугорева С. Г., Фокина А. И. Многолетние разрастания на каменистом субстрате // Поволжский экологический журнал. 2024. № 4. С. 399 – 409. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-399-409>

ВВЕДЕНИЕ

С первичным появлением автотрофных микроорганизмов на нашей планете связывают начальный этап накопления кислорода в атмосфере и протекание почвообразовательного процесса после выхода организмов на сушу (Заварзин, Крылов, 1983; Панкратова, Трефилова, 2007). В первую очередь, такая способность присуща цианобактериям, которые, помимо автотрофии по углероду (фотосинтез), обладают автотрофией по азоту (азотфиксация) и легко вступают в различные типы симбиотических связей с другими микроорганизмами, включая водоросли, гетеротрофные бактерии, микромицеты, простейшие (Домрачева, 2005). Формирующиеся макроскопические сообщества с доминированием цианобактерий, получившие название «биопленки» или феномен «цветения», интересны не только в теоретическом плане, но в перспективе могут иметь большой биотехнологический потенциал для производства разнообразных целевых продуктов (Пиневиц и др., 2018). С этой целью интересен отбор предназначенных для биотестирования на определенные свойства природных биопленок из различных местообитаний, включая биотопы с экстремальными условиями.

Пройдя миллиарды лет эволюции, цианобактерии сохранили способность не только выживать в различных средах обитания, но и завоевывать субстраты, недоступные для других организмов, в частности, каменные породы различного происхождения от твердого гранита до пористых гипсовых, известняковых и песчаниковых скал (Bell et al., 1993; Schultz et al., 2000; Gorbushina, 2007; De Natale et al., 2020). Колонизация цианобактериями минерального субстрата обеспечивается наличием экзополисахаридного матрикса, который практически приклеивает клетки цианобактерий к твердой поверхности, препятствует их высыханию, обеспечивает относительное постоянство внутренней среды биопленок (Crispin, Gaylarde, 2005; Gorbushina, 2007; Rossi, De Phillipis, 2015).

Разрастания альгоцианобактериальных комплексов настолько разнообразны и масштабны, что выявление их систематической структуры и фитоценотической организации в условиях первичного освоения различного рода субстратов имеет огромное значение в плане изучения биоразнообразия микрофототрофов относительно экстремальных условий обитания, понимания механизмов освоения субстратов, выяснения путей становления и метаморфозов от инициальных, пионерных биогеоценозов до зрелых (Пивоварова и др., 2012).

Цель работы: определение качественного и количественного состава массовых многолетних разрастаний микрофототрофов на каменистом субстрате с выявлением пигментного состава, антифузариозной и сорбционной активности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследований стали разрастания фототрофных микроорганизмов на каменистом субстрате. Этот субстрат был найден вблизи железной дороги и заинтересовал тем, что на его поверхности имелись цветные налеты. Аналогичные налеты были отмечены на строениях, расположенных недалеко от железнодорожного полотна. Каменистый субстрат поместили в пластиковый контейнер с дистиллированной водой и оставили на свету. В течение 15 лет экспозиции происходило автономное развитие поверхностных микробных комплексов, при этом, кроме воды, в контейнер ничего не добавляли. Характер разрастаний, развивающихся в контейнере, был различных типов: 1) пузыри (условно цианобактериальные пузыри – ПЦБ), 2) плотные пленки (био пленки – БП), 3) био пленки с включениями мха – условно БПМ), 4) разрастания на стенках сосуда (пристенные био пленки – ПБП).

Для определения качественного и количественного состава разрастаний буриком площадью 1 см² были отобраны био пленки всех имеющихся типов разрастаний, пипеткой отбирали жидкость, омывающую каменистый субстрат.

Количественный учет цианобактерий и водорослей проводили методом микроскопирования на мазках (Заварзин, Крылов, 1983). Определение видового состава проводили в свежих культурах и при выращивании в жидкой питательной среде Громова № 6 без азота.

Для анализа содержания фотосинтетических пигментов разрастания с каменистого субстрата измельчали. Навеску массой 0.200 – 0.300 г заливали 5 мл 100% ацетона и фиксировали в кипящей водяной бане. Фиксированную пробу растирали в фарфоровой ступке с добавлением кварцевого песка под слоем ацетона. В целях предотвращения феофитинизации во время извлечения к ацетону добавляли небольшое количество карбоната кальция для нейтрализации кислот клеточного сока, а также сульфата натрия для обезвоживания пробы. Полученный экстракт фильтровали через стеклянный фильтр с помощью вакуумного насоса. Фильтрат переносили в мерную колбу объемом 25 мл, доводили до метки ацетоном.

Оптическую плотность раствора измеряли на спектрофотометре при длинах волн 662 нм (хлорофилл *a*), 644 нм (хлорофилл *b*) и 470 нм (каротиноиды) в кювете с толщиной слоя 1 см (Кудряшов и др., 2011). При смещении максимума поглощения хлорофилла *a* делали коррекцию на длины волн других пигментов. В качестве стандарта использовали 100%-ный ацетон. Повторность определения содержания пигментов трехкратная.

Для количественного определения тяжелых металлов (ТМ) использовали образцы био пленок, вырезанные буриком. Образцы озоляли и определяли содержание методом инверсионной вольтамперометрии по ГОСТ 33824-2016.

Антифузариозную активность выявляли путем помещения вырезанных дисков из всех вариантов площадью 1 см² на предварительно выращенный газон фитопатогенного гриба *Fusarium culmorum* с последующим измерением диаметра зон лизиса. В случае культуральной жидкости ее также вносили на газоны фитопатогена в количестве 0.1 мл. Все в 5-кратной повторности.

Статистическую обработку полученных результатов выполняли стандартными методами с использованием встроенного пакета программ Microsoft Excel (Microsoft Corp., USA). Статистическую значимость различий средних величин оценивали по *t*-критерию Стьюдента (использовали гетероскедастический двусторонний тест ТТЕСТ из статистического пакета Microsoft Excel).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При определении видового состава в целом выявлено 9 видов цианобактерий и 6 видов зеленых водорослей (табл. 1). Однако в разных консорциумах видовой состав различается.

Таблица 1. Фототрофные микроорганизмы обрастания

Table 1. Phototrophic fouling microorganisms

№ / No.	Отдел, вид / Department, species	ПЦБ / CB	БП / B	БПМ / BMI	ПБП / WB	Ж-р / L-s
Cyanobacteria						
1	<i>Leptolyngbya angustissima</i> Anag. et Kom.	+	+	+	–	+
2	<i>L. frigida</i> (Fritsch) Anag. et Kom.	+	–	–	–	–
3	<i>L. fragilis</i> (Gom.) Anag. et Kom.	–	+	–	–	–
4	<i>L. foveolarum</i> (Rabenhorst ex Gom.) Anag. et Kom.	–	–	–	+	+
5	<i>L. notata</i> (Schmidle) Anag. et Kom.	–	–	+	+	+
6	<i>Nostoc linckia</i> Born. et Flah. f. <i>muscorum</i> (Ag.) Elenk.	+	+	+	–	–
7	<i>N. paludosum</i> Kütz.	+	–	+	+	–
8	<i>Phormidium autumnale</i> Gom.	–	+	–	–	–
9	<i>Ph. ambiguum</i> Gom.	–	–	+	–	–
Chlorophyta						
10	<i>Chlorella vulgaris</i> Beijerinck	+	+	+	+	+
11	<i>Ch. minutissima</i> Fot et Novakova	–	+	+	+	+
12	<i>Chlorococcum infusionum</i> (Schrang) Meneg.	–	–	+	+	+
13	<i>Chloroplana terricola</i> Hollerb.	–	–	+	–	–
14	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerheim) Chodat	–	–	+	–	–
15	<i>S. quadricauda</i> Breb.	–	–	+	–	–
Всего		5	6	11	6	6

Примечание. ПЦБ – цианобактериальные пузыри, БП – биопленки, БПМ – биопленки с включениями мха, ПБП – пристенные биопленки, Ж-р – жидкость-раствор.

Note. CB – cyanobacterial bubbles, B – biofilms, BMI – biofilms with moss inclusions, WB – wall biofilms, L-s – liquid-solution.

В природном обрастании выявлено 15 видов микрофототрофов. Матриksom данного микробного сообщества являются гетероцистные цианобактерии, представители рода *Nostoc* (*N. linckia*, *N. paludosum*), за счет слизи, объединяющей все организмы в единый комплекс. Присутствующие нитчатые цианобактерии располагаются большей частью в поверхностных слоях комплекса: *Phormidium autumnale*, *Ph. ambiguum*, *Leptolyngbya angustissima*, *L. frigidum*, *L. fragile*, *L. foveolarum*, *L. notatum*. Данные виды широко распространены в почвах региона, обладают толерантностью к антропогенной нагрузке.

МНОГОЛЕТНИЕ РАЗРАСТАНИЯ НА КАМЕНИСТОМ СУБСТРАТЕ

Зеленые водоросли, населяющие данный комплекс, представлены видами-убиквистами, встречающимися как в почвенной, так и в водной средах. В биопленке с мхом выявлено наибольшее число видов, в основном за счет зеленых водорослей. Умеренное сходство обнаружено для вариантов 3, 4 и 5. Наиболее сходны варианты 4 и 5, для которых коэффициент Жаккара составил 41.7% (табл. 2).

Таблица 2. Коэффициенты Жаккара, %

Table 2. Jaccard's coefficients, %

Вариант / Option	1	2	3	4	5
1		27.3	25.0	18.2	18.2
2	–		17.6	16.7	25.0
3	–	–		29.4	29.4
4	–	–	–		41.7
5	–	–	–	–	

Примечание. 1 – ПЦБ, 2 – БП, 3 – БПМ, 4 – ПБП, 5 – жидкость-раствор.

Note. 1 – cyanobacterial bubbles, 2 – biofilms, 3 – biofilms with moss inclusions, 4 – wall biofilms, 5 – liquid-solution.

Учет численности фототрофных микроорганизмов исследуемых биопленок показал очень высокую плотность развивающихся популяций во всех вариантах опыта с суммарной численностью клеток от 0.47×10^8 до 69.26×10^8 на cm^2 (табл. 3). При этом своего максимума по численности достигали разрастания в виде плотных пленок. Сравнительно небольшая плотность популяций характерна для разрастаний со мхом, где, вероятно, мох выступает в виде конкурента за пространство, и для популяций, развивающихся в водной среде.

Абсолютными лидерами по численности клеток всех изученных сообществ выступают цианобактерии, где их доминирование может превышать 90% (табл. 4), которые являются эдификаторами всех изученных консорциумов и основой их автономного длительного существования без внешней подпитки минеральными элементами (см. табл. 3). Существенное преобладание (более 90%) цианобактерий оказалось в вариантах «пленка» и «пузырь». В минимальном количестве в вариантах встречались зеленые водоросли.

Таблица 3. Численность фототрофных микроорганизмов (кл./ cm^2) в составе разрастаний на каменистом субстрате

Table 3. Numbers of phototrophic microorganisms (cells/ cm^2) in growths on a stony substrate

Вариант / Option	Численность, $\times 10^8$ / Number, $\times 10^8$		Общая численность фототрофов, $\times 10^8$ / Total numbers of phototrophs, $\times 10^8$
	Цианобактерии / Cyanobacteria	Зеленые водоросли / Green algae	
1	9.33 ± 1.00	0.97 ± 0.20	10.3
2	68.6 ± 11.5	0.66 ± 0.10	69.26
3	0.31 ± 0.10	0.16 ± 0.07	0.47
4	5.97 ± 0.32	3.10 ± 0.07	9.07
5	0.327 ± 0.28	0.113 ± 0.02	0.44

Примечание. 1 – ПЦБ, 2 – БП, 3 – БПМ, 4 – ПБП, 5 – жидкость-раствор.

Note. 1 – cyanobacterial bubbles, 2 – biofilms, 3 – biofilms with moss inclusions, 4 – wall biofilms, 5 – liquid-solution.

Таблица 4. Соотношение численности (%) / видового разнообразия (%) фототрофных микроорганизмов в составе разрастаний на каменистом субстрате**Table 4.** Ratio of abundance (%) / species diversity (%) of phototrophic microorganisms in the composition of growths on a stony substrate

Вариант / Option	Цианобактерии / Cyanobacteria	Зеленые водоросли / Green algae
1	91.0/80.0	9.0/20.0
2	99.0/66.7	1.0/33.3
3	66.0/45.4	34.0/54.6
4	66.0/33.3	34.0/66.7
5	74.0/50.0	26.0/50.0

Примечание. 1 – ПЦБ, 2 – БП, 3 – БПМ, 4 – ПБП, 5 – жидкость-раствор.

Note. 1 – cyanobacterial bubbles, 2 – biofilms, 3 – biofilms with moss inclusions, 4 – wall biofilms, 5 – liquid-solution.

приозной активности фототрофных микроорганизмов в составе разрастаний показал, что во всех вариантах присутствовали зоны лизиса, свидетельствующие о процессе подавления фитопатогенного гриба *Fusarium culmorum*. Наибольший литический эффект наблюдался в вариантах сообществ, развивающихся на стенках сосуда (4) и в цианобактериальном пузыре (1) (табл. 5).

В ходе анализа содержания фотосинтетических пигментов в разрастаниях получены данные, которые проиллюстрированы на рисунке. Наибольшее содержание хлорофиллов *a* и *b* определено в биопленках на стенках контейнера (4), в котором находился каменистый субстрат: 0.138 и 0.053 мг/г сырой массы соответственно. Несколько ниже было содержание хлорофиллов в биопленках на самом каменистом субстрате (2). В мохоподобных разрастаниях (3) концентрация всех

Таблица 5. Антифузариозная активность фототрофных разрастаний с камня**Table 5.** Antifusarium activity of the phototrophic growths from the stone

Вариант / Option	Зоны лизиса на газоне <i>Fusarium culmorum</i> , мм / Lysis zones on the <i>Fusarium culmorum</i> lawn, mm
1	7.8±2.0
2	3.8±0.8
3	3.4±0.5
4	12.4±2.0
5	3.6±0.2

Примечание. 1 – ПЦБ, 2 – БП, 3 – БПМ, 4 – ПБП, 5 – жидкость-раствор.

Note. 1 – cyanobacterial bubbles, 2 – biofilms, 3 – biofilms with moss inclusions, 4 – wall biofilms, 5 – liquid-solution.

Постоянная регенерация альгоцианобактериальных сообществ обеспечивается наличием гетеротрофных микроорганизмов: коллатерал, микромицетов, бактерий, перерабатывающих и отмершие клетки, и продукты экзосмоса цианобактерий до минеральных солей и газов, которые постоянно используются вновь автотрофами, в первую очередь, цианобактериями вследствие их способности усваивать не только углекислый газ в процессе фотосинтеза, но и молекулярный азот в процессе азотфиксации.

Опыт по изучению антифузариозной активности фототрофных микроорганизмов в составе разрастаний показал, что во всех вариантах присутствовали зоны лизиса, свидетельствующие о процессе подавления фитопатогенного гриба *Fusarium culmorum*. Наибольший литический эффект наблюдался в вариантах сообществ, развивающихся на стенках сосуда (4) и в цианобактериальном пузыре (1) (табл. 5). В ходе анализа содержания фотосинтетических пигментов в разрастаниях получены данные, которые проиллюстрированы на рисунке. Наибольшее содержание хлорофиллов *a* и *b* определено в биопленках на стенках контейнера (4), в котором находился каменистый субстрат: 0.138 и 0.053 мг/г сырой массы соответственно. Несколько ниже было содержание хлорофиллов в биопленках на самом каменистом субстрате (2). В мохоподобных разрастаниях (3) концентрация всех фотосинтетических пигментов была ниже, чем в биопленках. Минимальной концентрацией пигментов отличались пузыреподобные разрастания (1).

В результате определения ТМ в отобранном биоматериале установлено, что в большем количестве накопилось железо (табл. 6, 7). Соединения железа были заметны даже визуально, а после озоления биоматериала азотнокислая вытяжка имела характерный для ионов железа (III) цвет. При добавлении к азотнокислой вытяжке

раствора роданида калия (5%) вытяжка окрашивалась в кроваво-красный цвет, что указывало на наличие ионов железа (III). Анализ методом ИВА показал, что в большем количестве железо содержится в том материале, у которого площадь соприкосновения с субстратами (каменистый субстрат, стенка контейнера) была выше. Скорее всего, это обусловлено тем, что соединения железа (оксигидроксиды, гидроксиды, оксиды) лучше удерживаются в слоях, плотно прилегающих к субстратам (водоросли на стенках сосуда 4 и каменистого субстрата 2), чем в биоматериале (мох 3, пузырь 1), омываемом жидкостью.

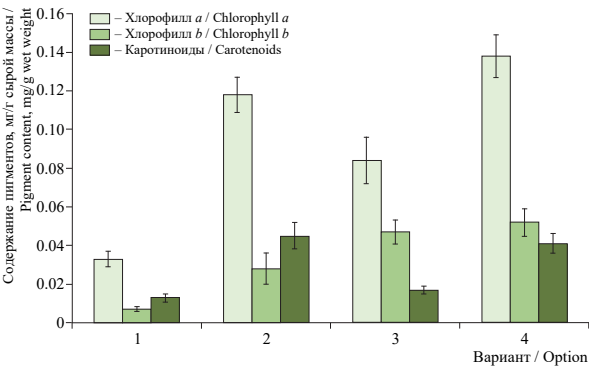
Во всех образцах обнаружены следовые количества свинца. В биопленке с камня не удалось обнаружить кадмий и медь. Незначительные количества меди и кадмия обнаружены в образцах со мхом и биопленке со стенки контейнера (см. табл. 6).

Таким образом, в ходе работы выявлены морфологические, структурные, антагонистические, биохимические особенности биопленок (см. табл. 7), которые показывают, что каждый исследуемый консорциум имеет специфические особенности.

Таблица 7. Морфологические и физиологические особенности биопленок, развивающихся на каменистом субстрате

Table 7. Morphological and physiological characteristics of the biofilms developing on the stony substrate

Показатель / Index	Вариант / Option			
	1	2	3	4
1	2	3	4	5
Общее число фототрофных видов / Total number of phototrophic species	5	6	11	6
Число видов цианобактерий / Number of cyanobacteria species	4	4	5	3
Число видов водорослей / Number of algae species	1	2	6	3



Содержание фотосинтетических пигментов в разрастаниях на каменистом субстрате: 1 – ПЦБ; 2 – БП; 3 – БПМ; 4 – ПБП

Figure. Content of photosynthetic pigments in the growths on the rocky substrate: 1 – cyanobacterial bubbles, 2 – biofilms, 3 – biofilms with moss inclusions, 4 – wall biofilms

Table 6. Content of heavy metals (µg/g) in the biomaterial selected from the stony substrate

Вариант / Option	Fe	Cd	Cu	Pb
1	12.0±0.6	–	–	Следы / Footprints
2	50±13	–	–	
3	11.0±0.6	6.9±2.5	3.8±1.3	
4	700±60	2.8±0.9	3.7±1.3	

Примечание. 1 – ПЦБ, 2 – БП, 3 – БПМ, 4 – ПБП.
Note. 1 – cyanobacterial bubbles, 2 – biofilms, 3 – biofilms with moss inclusions, 4 – wall biofilms.

Окончание таблицы 7
Table 7. Continuation

1	2	3	4	5
Численность клеток фототрофов, $\times 10^8$ кл./см ² / Number of phototroph cells, $\times 10^8$ cells/cm ²	10.3	69.26	0.47	9.07
Содержание цианобактерий, % / Content of cyanobacteria, %	91	99	66	66
Антифузариозная активность (диаметр зоны лизиса, мм) Antifusarium activity (lysis zone diameter, mm)	7.8	3.8	3.4	12.4
Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/г сырой массы / Chlorophyll <i>a</i> content, mg/g wet weight	0.033	0.118	0.084	0.138
Содержание хлорофилла <i>b</i> , мг/г сырой массы / Chlorophyll <i>b</i> content, mg/g wet weight	0.007	0.028	0.047	0.052
Содержание каротиноидов, мг/г сырой массы / Carotenoid content, mg/g wet weight	0.013	0.045	0.017	0.041
Содержание железа, мкг/г / Iron content, μ g/g	12.0	50	11.0	700

Примечание. 1 – ПЦБ, 2 – БП, 3 – БПМ, 4 – ПБП; жирным шрифтом выделены максимальные значения.

Note. 1 – cyanobacterial bubbles, 2 – biofilms, 3 – biofilms with moss inclusions, 4 – wall biofilms; the maximum values are highlighted in bold.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все выявленные нами морфологические, структурные, антагонистические, биохимические особенности исследованных биопленок, отраженные в табл. 7, показывают, что каждый исследуемый консорциум имеет специфические особенности, что проявляется в характере доминирования отдельных показателей. При этом лидером по численности клеток фототрофов, доминированию цианобактерий, относительно высокому содержанию фотосинтетических пигментов и железа является плотная биопленка, занимающая большую часть поверхности каменистого субстрата. Биотехнологически значимые антагонистическая и антифузариозная активности характерны для пристенной биопленки, в которой также отмечается максимальное содержание пигментов и железа.

Сообщества, развивающиеся в одних условиях, имеют различные структурные и функциональные особенности, в первую очередь биопленки, сформировавшиеся на пластиковом сосуде, что, видимо, связано с характером трофических и аллопатических связей между фото- и гетеротрофными партнерами.

Таким образом, 4 типа биопленок, много лет существующих без внесения дополнительных питательных веществ, представляют собой модель возможных природных биопленок, обладающих способностью не только к длительному автономному существованию, но и к самовосстановлению и самосборке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Домрачева Л. И. «Цветение» почвы и закономерности его развития. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, 2005. 336 с.

Заварзин Г. А., Крылов Н. Н. Цианобактериальные сообщества – колодец в прошлое // Природа. 1983. № 3. С. 59 – 68.

Кудряшов А. П., Дитченко Т. И., Молчан О. В., Смолич И. И., Яковец О. Г. Физиология растений: лабораторный практикум для студентов биологического факультета. Минск: БГУ, 2011. 76 с.

Панкратова Е. М., Трефилова Л. В. Симбиоз как основа существования цианобактерий в естественных условиях и в конструируемых системах // Теоретическая и прикладная экология. 2007. № 1. С. 4 – 14.

Пивоварова Ж. Ф., Факторович Л. В., Благодатнова А. Г. Особенности таксономической структуры почвенных фотоавтотрофов при освоении первичных субстратов // Растительный мир Азиатской России. 2012. № 1 (9). С. 16 – 21.

Пиневич А. В., Коженкова Е. В., Аверина С. Г. Биопленки и другие прокариотные консорциумы. СПб.: Химиздат, 2018. 254 с.

Bell R. A. Cryptoendolithic algae of hot semiarid lands and deserts // Journal of Phycology. 1993. Vol. 29, iss. 2. P. 133 – 139. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1993.00133.x>

Crispin C., Gaylarde C. Cyanobacteria and biodeterioration of cultural heritage: A review // Microbial Ecology. 2005. Vol. 49, iss. 1. P. 1 – 9. <https://doi.org/10.1007/s00248-003-1052-5>

Gorbushina A. Life on the rocks // Environmental Microbiology. 2007. Vol. 9, iss. 7. P. 1613 – 1631. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01301.x>

De Natale A., Mele B. H., Cennamo P., Del Mondo A., Petraretti M., Pollio A. Microbial biofilm community structure and composition on the lithic substrates of Herculaneum Suburban Baths // PLoS ONE. 2020. Vol. 15, iss. 5. Article number e0232512. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0232512>

Rossi F., De Phillipis R. Role of cyanobacterial exopolysaccharides in phototrophic biofilms and in complex microbial mats // Life. 2015. Vol. 5, iss. 2. P. 1218 – 1238. <https://doi.org/10.3390/life5021218>

Schultz M., Porembski S., Budel B. Diversity of rock-inhabiting cyanobacterial lichens: Studies on granite inselbergs along the Orinoco and Guyana // Plant Biology. 2000. Vol. 2, iss. 4. P. 482 – 495. <https://doi.org/10.1055/s-2000-5951>

Permanent growth on a stony substrate

T. Ya. Ashikhmina ^{1,2✉}, L. I. Domracheva ^{2,3}, A. I. Korotkikh ³,
L. V. Kondakova ¹, S. G. Skugoreva ², A. I. Fokina ¹

¹ Vyatka State University

36 Moskovskaya St., Kirov 610000, Russia

² Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of RAS

28 Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Republic of Komi 167982, Russia

³ Vyatka State Agrotechnological University

133 Oktyabrsky Pros., Kirov 610017, Russia

Received: February 9, 2024 / revised: April 26, 2024 / accepted: April 26, 2024 / published: December 17, 2024

Abstract. Multispecies cyanobacterial communities (biofilms, the “blooming” phenomenon) may constantly develop and vegetate for a long time on various dense media, including soil and stony substrates. These communities are of interest both theoretically and practically. Some specific features of such biofilms are due to the fact that in addition to phototrophs (algae and cyanobacteria), they include heterotrophic bacteria, micromycetes, protozoa, rotifers. I.e., a classical trophic network is observed in such microbial cenoses, which makes it possible for such consortia to exist for a long time, primarily due to the ability of cyanobacteria to autotrophic nutrition in terms of carbon (photosynthesis) and nitrogen (nitrogen fixation), which ensures their stability not only in stable environmental conditions, but also in stressful situations. From a practical viewpoint, cyanobacterial biofilms could find application in biotechnology in such areas as biosorption and the synthesis of exometabolites of various directions. In addition, they could be useful in connection with the operation of various buildings made of a material similar to that which served as a substrate for the growth of these microorganisms in our experiment. The studied biofilms were maintained for 15 years in a model experiment on a stony substrate. Our analyzes carried out to determine the qualitative and quantitative composition of the phototrophic component of these biofilms, their antifusarium activity, the content of pigments and the concentration of heavy metals showed that the growths were characterized not only by morphological differences, but also by significant differences in the determined indicators depending on the nature of growth. Within this stony substrate, three different types of biofilms and specific growths on the walls of the container which the cultivation took place in were identified.

Keywords: algal-cyanobacterial consortium, biofilms, antifusarium activity, photosynthetic pigments, heavy metals

Funding. The work was carried out within the framework of the state assignment of the Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences on the theme “Structure and Condition of Components of Anthropogenic Ecosystems of the Southern Taiga Subzone” (state registration in EGISU No. 122040100032-5).

✉ *Corresponding author.* Laboratory Biomonitoring of Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Tamara Ya. Ashikhmina: <https://orcid.org/0000-0003-4919-0047>, usr08619@vyatsu.ru; Lyudmila I. Domracheva: <https://orcid.org/0000-0002-7104-3337>, dli-alga@mail.ru; Anastasia I. Korotkikh: <https://orcid.org/0000-0002-0700-371X>, nastya-malinina1997@mail.ru; Liubov V. Kondakova: <https://orcid.org/0000-0002-2190-686X>, usr11521@vyatsu.ru; Svetlana G. Skugoreva: <https://orcid.org/0000-0002-5902-5187>, skugoreva@mail.ru; Anna I. Fokina: <https://orcid.org/0000-0001-8265-8882>, annushka-fokina@mail.ru.

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Ashikhmina T. Ya., Domracheva L. I., Korotkikh A. I., Kondakova L. V., Skugoreva S. G., Fokina A. I. Permanent growth on a stony substrate. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 4, pp. 399–409 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-399-409>

REFERENCES

- Domracheva L. I. “*Tsveteniye*” *pochvy i zakonornosti yego razvitiya* [“Blooming” of the Soil and Patterns of its Development]. Syktyvkar, Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences Publ., 2005. 336 p. (in Russian).
- Zavarzin G. A., Krylov N. N. Cyanobacterial communities – a well into the past. *Priroda*, 1983, no. 3, pp. 59–68 (in Russian).
- Kudryashov A. P., Ditchenko T. I., Molchan O. V., Smolich I. I., Yakovets O. G. *Fiziologiya rasteniy: laboratornyy praktikum dlya studentov biologicheskogo fakul'teta* [Plant Physiology: Laboratory Workshop for Students of the Faculty of Biology]. Minsk, Belarusian State University Publ., 2011. 76 p. (in Russian).
- Pankratova E. M., Trefilova L. V. Symbiosis as the basis for the existence of cyanobacteria in natural conditions and in constructed systems. *Theoretical and Applied Ecology*, 2007, no. 1, pp. 4–14 (in Russian).
- Pivovarova J. F., Factorovich L. V., Blagodatnova A. G. Features of the taxonomic structures of soil photoautotrophs at development of primary substrate. *Flora and Vegetation of Asian Russia*, 2012, no. 1 (9), pp. 16–21 (in Russian).
- Pinevich A. V., Kozhenkova E. V., Averina S. G. *Bioplenki i drugiye prokariotnyye konsortsiy* [Biofilms and Other Prokaryotic Consortia]. St. Petersburg, Khimizdat, 2018. 254 p. (in Russian).
- Bell R. A. Cryptoendolithic algae of hot semiarid lands and deserts. *Journal of Phycology*, 1993, vol. 29, iss. 2, pp. 133–139. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1993.00133.x>
- Crispin C., Gaylarde C. Cyanobacteria and biodeterioration of cultural heritage: A review. *Microbial Ecology*, 2005, vol. 49, iss. 1, pp. 1–9. <https://doi.org/10.1007/s00248-003-1052-5>
- Gorbushina A. Life on the rocks. *Environmental Microbiology*, 2007, vol. 9, iss. 7, pp. 1613–1631. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01301.x>
- De Natale A., Mele B. H., Cennamo P., Del Mondo A., Petraretti M., Pollio A. Microbial biofilm community structure and composition on the lithic substrates of Herculaneum Suburban Baths. *PLoS ONE*, 2020, vol. 15, iss. 5, article no. e0232512. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0232512>
- Rossi F., De Phillipis R. Role of cyanobacterial exopolysaccharides in phototrophic biofilms and in complex microbial mats. *Life*, 2015, vol. 5, iss. 2, pp. 1218–1238. <https://doi.org/10.3390/life5021218>
- Schultz M., Porembski S., Budel B. Diversity of rock-inhabiting cyanobacterial lichens: Studies on granite inselbergs along the Orinoco and Guyana. *Plant Biology*, 2000, vol. 2, iss. 4, pp. 482–495. <https://doi.org/10.1055/s-2000-5951>

Обзорная статья

УДК 591.145.2

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-410-430>

ТОКСИНЫ ЯДА ПАУКОВ-ПТИЦЕЕДОВ (THERAPHOSIDAE, ARACHNIDA) В МЕЖВИДОВЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯХ

Д. Б. Гелашвили ✉, Е. Б. Романова

*Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет
им. Н. И. Лобачевского*

Россия, 603950, г. Нижний Новгород, просп. Гагарина, д. 23

Поступила в редакцию 17.02.2024 г., после доработки 20.03.2024 г., принята 22.03.2024 г., опубликована 17.12.2024 г.

Аннотация. Пауки, как важнейшие энтомофаги экосистем, являются самыми многочисленными ядовитыми животными на планете и незаменимыми регуляторами численности популяций, истребляя, главным образом, насекомых и других мелких членистоногих. Пауки – неотъемлемая часть трофической цепи, они производят яд, который служит для обездвиживания добычи. Яды пауков являются «природной комбинаторной библиотекой» биологически активных веществ, с различной эффективностью и специфичностью. Особенностью биологического действия яда пауков является уникальное сочетание относительно низкой общей токсичности цельного яда, как для животных, так и для человека, с высокой селективностью взаимодействия нейротоксинов, входящих в состав яда, с молекулярными структурами ионных каналов и синаптических рецепторов нервной системы. Обзор знакомит с новыми фундаментальными фактами и идеями в активно развивающейся области изучения яда пауков-птицеедов и перспектив их практического применения в биомедицинских исследованиях для рационального конструирования лекарств (drug design). Рассмотрено современное состояние исследований уникального набора полипептидных токсинов, служащих химическими факторами (алломонами) межвидовых (аллелохимических) взаимодействий пауков-птицеедов семейства Thetaphosidae. Современная информация о структуре токсинов яда пауков-птицеедов анализируется по базе данных UniProt. Приведена новейшая биоэкологическая и токсинологическая характеристика пауков-птицеедов. Рассмотрена химическая природа и механизм действия уникальных токсинов, селективно действующих на ключевые процессы в нервной системе: синаптическую передачу и функционирование ионных каналов, что позволяет паукам-птицеедам не только взаимодействовать с различными молекулярными мишенями жертвы или хищника, но и реализовывать различные жизненные стратегии, приобретая эволюционное преимущество.

Ключевые слова: пауки-птицееды, Theraphosidae, алломоны, полипептидные токсины

Соблюдение этических норм. Исследования проводили без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

✉ Для корреспонденции. Институт биологии и биомедицины Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского.

ORCID и e-mail адреса: Гелашвили Давид Бежанович: <https://orcid.org/0009-0008-3664-8112>, gelashvili.david@gmail.com;
Романова Елена Борисовна: <https://orcid.org/0000-0002-1925-7864>, romanova@ibbm.unn.ru.

Для цитирования. Гелашивили Д. Б., Романова Е. Б. Токсины яда пауков-птицеедов (Theraphosidae, Arachnida) в межвидовых взаимодействиях // Поволжский экологический журнал. 2024. № 4. С. 410 – 430. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-410-430>

ВВЕДЕНИЕ

Пауки – универсальные хищники-генералисты, которых можно встретить во всех наземных экосистемах, за исключением Антарктиды. В основном они охотятся на других членистоногих, хотя некоторые виды иногда охотятся на позвоночных. Несмотря на то что у ряда групп пауков развилась трофическая специализация (стенофагия): питание другими пауками (аранеофагия, например, *Portia* spp.), муравьями (мирмекофагия, например, *Zodarion* spp.), мокрицами (онискофагия, например, *Dysdera* spp.), бабочками и мотыльками (лепидоптерофагия, например, *Mastophora* spp.) и даже иногда травоядными, большинство пауков питаются преимущественно насекомыми и, таким образом, занимают важную экологическую нишу, поддерживая равновесие в популяциях насекомых. В наземных экосистемах пауки – один из важнейших регуляторов численности насекомых, которых они ежегодно потребляют суммарно от 400 до 800 млн тонн (Pekar et al., 2011; Platnick, 2020; Lüddecke et al., 2022; Hesselberg, Galvez, 2023).

Ключевым компонентом значительного эволюционного успеха пауков, связанным с их ролью хищных членистоногих, является универсальный молекулярный инструментарий, позволяющий осуществлять химические атаки на добычу, представленный двумя основными уникальными компонентами – паутинным шелком и ядом. Если паутина характеризуется рекордными прочностными характеристиками, то яд пауков лидирует по молекулярному разнообразию компонентов: он может содержать до 3000 различных молекул, что позволяет предположить, что поиск всех сохранившихся видов пауков может дать 10 млн компонентов яда. Таким образом, пауки представляют собой гиперразнообразную группу хищников с ядом, который намного сложнее, чем у большинства других животных (Saez et al., 2010; Herzig, 2019; Pineda et al., 2020). Заметим, что, несмотря на кажущуюся избыточность в арсенале ядовитых средств, пауки весьма экономно используют яд, который является метаболически дорогим продуктом. Согласно «гипотезе оптимизации яда» ядовитые животные регулируют количество яда во время хищничества и / или защиты в зависимости от размера жертвы или хищника (Wigger et al., 2002).

С экологической точки зрения яды, вырабатываемые живыми организмами, служат химическими факторами, участвующими в межвидовых (аллелохимических) взаимодействиях. В свою очередь, вещества, участвующие в аллелохимических взаимодействиях и приносящие пользу организму-продуценту, называют алломонами (Whittaker, Feeny, 1971). К их числу относятся яды, вырабатываемые животными – зоотоксины. Предметом изучения зоотоксикологии являются яды, вырабатываемые различными животными, их химическая природа и механизмы токсического действия на организм человека и животных (Gelashvili et al., 2015). В круг задач зоотоксикологии входит также изучение особенностей биологии, эко-

логии и физиологии ядопродуцирующих животных, исследование ядов как химических факторов эволюции живых организмов, использование зоотоксинов в фундаментальных направлениях биологии и медицины, а также вопросы их практического применения. Зоотоксиналогия – составная часть токсиналогии – науки, изучающей природные яды (животного, растительного и микробного происхождения). Ядовитые пауки традиционно являются предметом внимания зоотоксиналогии, прежде всего в связи с их медицинским значением, но в настоящее время яды пауков привлекают пристальное внимание специалистов широкого профиля как «природные комбинаторные библиотеки» биологически активных веществ, в первую очередь полипептидов (Vassilevski et al., 2009). Такие «библиотеки» позволяют ядовитым животным реализовывать различные жизненные стратегии. Так, наличие в ядах широкого спектра молекул с различными функциональными свойствами обеспечивает богатство выбора потенциальных жертв с относительно низкой устойчивостью к яду. С другой стороны, альтернативой является возможность отбора селективно действующих токсинов.

Предлагаемый обзор мировой литературы позволит отечественным специалистам познакомиться с новыми фундаментальными фактами и идеями в активно развивающейся области изучения яда пауков-птицеедов¹ и перспектив их практического применения. Рассмотрению фактического материала целесообразно предпослать краткую биоэкологическую и токсиналогическую характеристику пауков-птицеедов.

Биоэкологическая и токсиналогическая характеристика пауков-птицеедов

Пауки (Araneae, Aranei) – отряд членистоногих, второй по числу известных представителей в классе паукообразных (Arachnida). Пауки – облигатные хищники, питаются, прежде всего, насекомыми или мелкими животными. Отряд делится на три инфраотряда: Mesothelae (Членистобрюхие пауки), Mugalomorphae (пауки-птицееды в широком смысле) и Araneomorphae (Аранеоморфные пауки). «Всемирный каталог пауков. Версия 25.0» включает в него 51930 видов (World Spider Catalog, 2024). В токсиналогическом плане интерес представляют последние два инфраотряда. Наиболее изученные представители мигаломорфных пауков принадлежат к сем. Theraphosidae (пауки-птицееды), включающее 1084 вида, на примере некоторых из них целесообразно рассмотреть особенности механизма действия различных групп токсинов пауков.

Пауки-птицееды населяют все континенты, кроме упоминавшейся Антарктиды. Ареал включает полностью Африку, Южную Америку, юго-запад США, Австралию и Океанию (Pérez-Miles, 2020). В Европе пауки-птицееды встречаются редко, их ареал включает южную половину Италии, Испанию и Португалию.

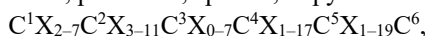
¹ В ряде европейских языков птицеедов, а иногда и всех крупных пауков, часто называют tarantula. В русском языке слово «тарантул» служит для обозначения пауков другой группы. В связи с этим часто возникает путаница при неграмотном переводе текстов. В современной биологической систематике таксоны «тарантулы» и «птицееды» не пересекаются; птицееды относятся к мигаломорфным паукам, а тарантулы – к аранеоморфным.

Встречаются как влаголюбивые виды, обитающие в кронах экваториальных лесов, так и засухоустойчивые полупустынные. Пауки-птицееды нередко достигают в размах ходильных ног 6 – 11 см и более. Живут на деревьях в паутинных трубках или полостях почвы, в дуплах деревьев или расщелинах скал. Паук-птицеед опасен для мелких животных в условиях дикой природы. Птицеед охотится на лягушек, ящериц и маленьких птиц, при этом он подкарауливает добычу из засады, а не использует паутину для изготовления ловушек. В природе птицееды едят только подвижную добычу, в неволе же отмечено употребление в пищу как молодыми пауками, так и взрослыми экземплярами, обездвиженных кормовых объектов, а также отдельных их частей, кусочков мяса и рыбы (индивидуально). Яд паука не убивает жертву, а всего лишь парализует ее. Паук схватывает жертву ортогнатными (подвижные когти направлены вперед и вниз параллельно друг другу) хелицерами – ротовыми придатками пауков, клещей, сольпуг, скорпионов, мечехвостов и др., по наличию которых эта группа членистоногих получила название хелицеровых. Они же служат для защиты и умерщвления добычи. На концах когтевидных члеников открываются протоки пары ядовитых желез, лежащих или в основных члениках хелицер, или заходящих в головогрудь.

В силу своих размеров и нередко агрессивного поведения пауки-птицееды могут представлять опасность и для человека: роды *Avicularia* (Гвиана, Суринам, Бразилия, Калифорния), *Acanthoscurria* и *Lasiadora* (Южная Америка), *Pterinochilus* (Восточная Африка), *Poecilotheria* (остров Цейлон). Пауки-птицееды, которых в последнее время все чаще стали содержать в домашних условиях, как правило, имеют яркую окраску, а размах ходильных ног достигает 25 см. Птицееды кусаются только в целях самозащиты. Укусы их не более опасны, чем укусы пчел. Большинство укусов приводит к слабой или сильной локальной боли, сильному зуду и болезненности, которые могут сохраняться в течение нескольких часов после укуса, отеку, эритеме, скованности в суставах, опухшим конечностям, чувству жжения и судорогам. В более тяжелых случаях сильные судороги и мышечные спазмы могут длиться несколько часов, прежде чем утихнуть. Боль после укуса может быть вызвана сочетанием механических повреждений от больших клыков, низкого уровня pH яда (обычно pH 5) и воздействия биогенных аминов (серотонина и гистамина), аденозина и АТФ и других компонентов яда (Schanbacher et al., 1973; Chan et al., 1975; Odell et al., 1987). Домашний паук-птицеед чаще всего кусает хозяина «сухим» способом, то есть не выпускает яд, а только повреждает кожные покровы. Кроме того, у пауков-птицеедов Нового Света тело покрыто особыми раздражающими (уртикуляционными) волосками. Если паука потревожить, он скреждает задние ноги над брюшком и потирает их друг об друга; волоски при этом разлетаются в стороны и, вонзаясь в кожу, вызывают образование зудящих папул.

Яды пауков – сложные смеси биологически активных веществ, представляющие собой «химическое оружие», используемое для нападения и защиты. По механизму действия в настоящее время выделяют три основные группы ядовитых веществ: нейротоксические и цитолитические полипептиды и ферменты. С химической точки зрения токсины яда пауков по молекулярной массе также можно разделить на три группы (Escoubas, Rash, 2004; Vassilevski et al., 2009; Kuhn-Nentwig et al., 2011). Первую группу представляют низкомолекулярные соединения

(<1 кДа), например ацилполиамины, встречающиеся в яде пауков кругопрядов (сем. *Aganeidae*). Вторая группа представлена пептидами с молекулярной массой 1 – 10 кДа, в ней выделяют две структурно-функциональные группы: цитолитические полипептиды и нейротоксины. Последние встречаются у большинства изученных пауков. Наконец, третья группа включает высокомолекулярные белки – ферменты и нейротоксины, например α -латротоксин из яда каракурта. Большинство изученных пауков производят яд с преобладанием дисульфид-содержащих пептидных нейротоксинов, которые в основном характеризуются общим цистеиновым «мотивом» первичной структуры и относятся к так называемым «ноттинам» (от англ. knot – узел) – пептидным молекулам, формирующим в пространстве структуру «цистинового узла» (inhibitor cystine knot, ИСК). Этот же мотив встречается у множества пептидов с разнообразными функциями, выделенными из самых разных источников: животных, растений, грибов, вирусов:



где X – любой аминокислотный остаток (а.о.). Расположение дисульфидных связей для всех молекул этого типа следующее: $C^1-C^4, C^2-C^5, C^3-C^6$. Пространственная структура пептидов с мотивом ИСК характеризуется наличием β -шпильки и своеобразного «узла» (отсюда их название): третья по счету дисульфидная связь (C^3-C^6) пронизывает кольцо, образованное двумя другими дисульфидами и атомами основной цепи, их соединяющими. В одном яде могут присутствовать до нескольких сотен молекул ноттинов со сходной пространственной структурой, стабилизированной инвариантными остатками полуцистина. Специфичность действия каждой молекулы определяется уникальной комбинацией варьируемых аминокислотных остатков, расположенных в петлевых участках между дисульфидными мостами. Следует подчеркнуть, что различные по структуре и механизму действия токсины могут усиливать действие друг друга (эффект синергизма), что позволило выдвинуть концепцию «групп заговорщиков» (англ. sabals). «Заговорщики» – разнокачественные компоненты яда – действуют согласованно для достижения определенного биологического эффекта.

Пауки, так же, как и другие ядовитые животные, например змеи или скорпионы, характеризуются не только межвидовой, но и внутривидовой гетерогенностью химического состава, а следовательно, и механизмов действия яда и его компонентов. Мишенями действия нейротоксинов яда пауков являются наиболее уязвимые, с точки зрения тяжести последствий структурно-функциональных нарушений, элементы нервной системы: ионные каналы электровозбудимых мембран, участвующие в генерации и распространении потенциалов действия, и синаптические структуры, обеспечивающие передачу сигнала между нейронами или между нейроном и эффекторным органом.

В настоящее время основные нейротоксические компоненты яда пауков-птицеедов рассматривают в рамках следующей классификации: токсины Na^+ -каналов, токсины K^+ -каналов, токсины Ca^{2+} -каналов, токсины TRPV1²-каналов, токсины ASIC-каналов (acid-sensing ion channels – протон-активируемые катион-

² Transient receptor potential channel vanilloid family member 1 – первый представитель ванилоидного семейства переменного рецепторного потенциала.

ные каналы) и токсины MSC-каналов (mechano-sensitive ion channels – механочувствительные ионные каналы).

Особенностью биологического действия яда пауков-птицеедов является уникальное сочетание относительно низкой общей токсичности цельного яда, как для животных, так и для человека, с высокой селективностью взаимодействия нейротоксинов, входящих в состав яда, с молекулярными структурами ионных каналов и синаптических рецепторов нервной системы. Это открывает широкие возможности для рационального конструирования лекарств (drug design), обеспечивающего ускорение и оптимизацию процесса нахождения новых биологически активных соединений – базовых структур новых лекарств.

Токсины, выделенные из яда пауков-птицеедов, в соответствии с рациональной номенклатурой (King et al., 2008) называются терафотоксины (theraphotoxins), однако в научной литературе широко применяются оригинальные названия, исторически закрепленные за тем или иным токсином и образованные созвучно латинскому названию (родовому или видовому) паука-продуцента, например, псалмотоксин-1, либо названию рецептора-мишени – ваниллотоксины, или механотоксины. Ниже будут кратко охарактеризованы основные группы терафотоксинов в соответствии с их оригинальными названиями и с учетом рекомендаций рациональной номенклатуры.

Токсины яда паука-птицееда *Psalmopoeus cambridgei*

Паук-птицеед *Psalmopoeus cambridgei* Pocock, 1895 – эндемик острова Тринидад. Дендробиальные птицееды живут поодиночке в специально построенной шелковистой паутине или в расщелинах, за рыхлой корой или среди эпифитных растений. *P. cambridgei* охотится на летучих мышей, лягушек, ящериц, кузнечиков, мышей, сверчков и других насекомых. Максимальный размах ходильных ног этого птицееда около 18 см при длине тела 6 – 7 см.

Ваниллотоксины (vanillotoxins) продуцируются пауком *P. cambridgei*, из яда которого выделено три паралогичных токсина³ – ваниллотоксины 1 – 3 (vanillotoxins 1 – 3) (табл. 1), представляющие собой полипептидные цепочки, состоящие из 34 – 35 а.о., стабилизированные тремя дисульфидными связями (табл. 2) (Cromer, McIntyre, 2008; Siemens et al., 2006).

Ваниллотоксины избирательно активируют каналы TRPV1 – суперсемейство трансмембранных белков, которые преобразуют химические и/или физические сигналы внешней среды в изменение потенциала клеточной мембраны и далее в колебания концентрации важнейшего вторичного мессенджера – внутриклеточного кальция (Ca^{2+}) и представляют собой неселективный катионный канал млекопитающих, экспрессируемый сенсорными нейронами болевого пути (Gladkikh et al., 2021). TRPV1, или проще – ваниллоидный рецептор 1, назван так, потому что каналы TRPV1 активируются химическими соединениями, содержащими ванилиновую группу

³ Паралоги – это гомологичные белки, принадлежащие одному организму. Они возникают в результате дупликации гена и могут разойтись в процессе эволюции настолько, что начнут выполнять разные функции.

Таблица 1. Характеристика ваниллотоксинов из яда *P. cambridgei*
Table 1. Characteristic of the vanillotoxins from *P. cambridgei* venom

Рекомендуемое название / Recommended name	Рекомендуемая аббревиатура / Recommended abbreviation	Синоним / Synonym	Число а.о. / Number a.a.r.	M _r (Да) / M _r (Da)	UniProt
τ/κ-Theraphotoxin-Pc1a	τ/κ-TRTX-Pc1a	Vanillotoxin-1	35	4008.5	P0C244
τ-Theraphotoxin-Pc1b	τ-TRTX-Pc1b	Vanillotoxin-2	35	3842.0	P0C245
τ-Theraphotoxin-Pc1c	τ-TRTX-Pc1c	Vanillotoxin-3	34	4179.0	P0C246

Примечание. Число а.о. – число аминокислотных остатков; M_r (Да) – молекулярная масса, Да; UniProt – здесь и далее под логином UniProt даны ссылки на базу данных последовательностей белков (<https://www.uniprot.org/>).

Note. Number of a.a.r. – the number of amino acid residues; M_r (Da) – molecular mass, Dalton; UniProt – here and below under the UniProt login are links to the protein sequence database (<https://www.uniprot.org/>).

(например, капсаицином⁴). Кроме того, каналы TRPV1 активируются температурой выше 43°C, низким значением pH, медиаторами воспаления. Поскольку ваниллотоксины неспецифически блокируют и калиевые каналы типа K_v2.1, было высказано предположение, что токсины могут играть двойную роль в яде: ингибирование калиевых каналов K_v2.1 вызывает паралич, а агонизм к каналам TRPV1 вызывает боль.

Табл. 2. Первичная структура терафотоксинов
Table 2. Primary structure of Theraphotoxins

№ / No.	Аминокислотная последовательность / Amino acid sequence	Название токсина и его продуцента / Name of toxin and it's of a producer
1	2	3
1	SECRWFMGGC DSTLDCCCKHL SCKMGLYYCA WDGTF Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 3–17; 10–22; 16–29	Ваниллотоксин 1(τ/κ-TRTX-Pc1a, UniProt P0C244) из яда <i>P. cambridgei</i> / Vanillotoxin 1(τ/κ-TRTX-Pc1a, UniProt P0C244) from <i>P. cambridgei</i> venom
2	EDCIPKWKGC VNRHGDCCFEG LECWKRRSF EVCVPKT Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 3–18; 10–23; 17–33	Псалмотоксин-1 (π-TRTX-Pc1a, UniProt P60514) из яда <i>P. cambridgei</i> / Psalmotoxin-1 (π-TRTX-Pc1a, UniProt P60514) from <i>P. cambridgei</i> venom
3	ECRYLFGGCS STSDCCCKHLS CRSDWKYCAW DGTFS Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 2–16; 9–21; 15–28	Гетероскодратоксин 1(δ-TRTX-Hm1a, UniProt P60992) из яда <i>H. maculate</i> / Heteroscodratoxin 1(δ-TRTX-Hm1a, UniProt P60992) from <i>H. maculate</i> venom
4	EGECGGFWWK CGSGKPACCP KYVCSPKWGL CNFPMP Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 4–19; 11–24; 18–31	Гуанкситоксин-1 (κ-TRTX-Pg1a, UniProt P84835) из яда <i>P. guangxiensis</i> / Guangxitoxin-1 (κ-TRTX-Pg1a, UniProt P84835) from <i>P. guangxiensis</i> venom
5	ECRYLFGGCK TTSDCCCKHLG CKFRDKYCAW DFTFS Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 2–16; 9–21; 15–28	Ханатоксин-1 (κ-TRTX-Gr1a, UniProt P56852) из яда <i>G. rosea</i> / Hanatoxin-1 (κ-TRTX-Gr1a, UniProt P56852) from <i>G. rosea</i> venom
6	DCVRFWGKCS QTSDCCPHLA CKSKWPRNIC VWDGVS Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 2–16; 9–21; 15–30	ω-граммотоксин SIA (ω-TRTX-Gr1a, UniProt P60590) из яда <i>G. rosea</i> / ω-grammotoxin SIA (ω-TRTX-Gr1a, UniProt P60590) from <i>G. rosea</i> venom
7	GCLEFWWKC CNDDKCCRRLK LKSKLFLKLC NFSF Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 2–17; 9–23; 16–30	Токсин GsMTx-4 (M-TRTX-Gr1a, UniProt Q7YT39) из яда <i>G. rosea</i> / GsMTx-4 toxin (M-TRTX-Gr1a, UniProt Q7YT39) from <i>G. rosea</i> venom
8	ECRYWLGGS AGQTCCCKHLV CSRRHGWCVW DGTFS Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 2–16; 9–21; 15–28	Протоксин-1 (β/ω-TRTX-Tp1a, UniProt P83480) из яда <i>T. pruriens</i> / Protoxin-1 (β/ω-TRTX-Tp1a, UniProt P83480) from <i>T. pruriens</i> venom

⁴ Капсаицин (ванилиламид 8-метил-6-ноненовой кислоты) – алкалоид, содержащийся в различных видах стручкового перца *Capsicum*. Чистый капсаицин представляет собой бесцветное кристаллическое вещество со жгучим вкусом.

Окончание табл. 2
Table 2. Continuation

1	2	3
9	ECKGFGKSCV PGKNECCSGY ACNSRDKWCK VLL Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 2–17; 9–22; 16–29	Хаинантоксин- I (μ -TRTX-Hhn2b, UniProt D2Y1X8) из яда <i>C. hainanus</i> / Hainantoxin-I (μ -TRTX-Hhn2b, UniProt D2Y1X8) from <i>C. hainanus</i> venom
10	ACKGVFDACT PGKNECCPNR VCSDKHKWCK WKL Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 2–17; 9–22; 16–29	Хувентоксин-I (μ / ω -TRTX-Hs1a, UniProt P56676) из яда <i>C. schmidt</i> / Huventoxin-I (μ / ω -TRTX-Hs1a, UniProt P56676) from <i>C. schmidt</i> venom
11	ACGQFWWKCG EGKPPCCANF ACKIGLYLCI WSP Дисульфидные связи / Disulfide bonds: 2–17; 9–22; 16–29	Цзинчжаотоксин-1(δ -TRTX-Cg1a, UniProt P83974) из яда <i>C. guangxiensis</i> / Jingzhaotoxin-1(δ -TRTX-Cg1a, UniProt P83974) from <i>C. guangxiensis</i> venom

Псалмотоксин-1 (psalmotoxin-1, PcTx1), рекомендованное название π -theraphotoxin-Pc1a (π -TRTX-Pc1a), выделен из яда *P. cambridgei* и состоит из 40 а.о., стабилизированных тремя дисульфидными связями, с M_r 4695 Да (см. табл. 2) (Escoubas et al., 2000; Saez et al., 2011; Dawson et al., 2012). Псалмотоксин-1 образован тремя антипараллельными β -листами, скрученными в три петли, в центре которых лежит компактное ядро из трех дисульфидных мостиков. Таким образом, для псалмотоксина-1 характерна укладка полипептидной цепи, описываемая структурным мотивом ИСК, известным для многих полипептидных токсинов (ноттинов), в том числе для беспозвоночных, например, моллюсков (конусов), скорпионов или других пауков, блокирующих Na^+ -каналы, но PcTx1 является первым ноттином пауков, действующим на каналы ASIC1a (рис. 1).

Протон-активируемые катионные каналы семейства ASIC широко распространены в ЦНС позвоночных и играют важную роль в ряде физиологических и патологических процессов. Наиболее чувствительны к закислению внешней среды каналы ASIC1a, что и обуславливает интерес к их функции и лигандам. Псалмотоксин-1 селективно ингибирует ($IC_{50} = 0.9$ нМ) каналы подкласса ASIC1a, увели-

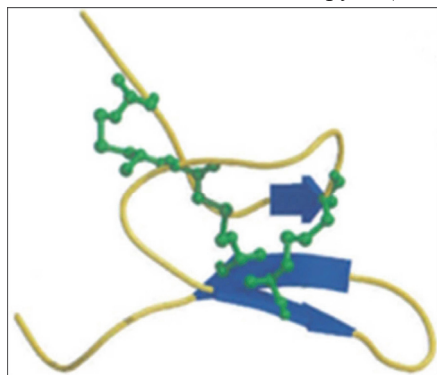


Рис. 1. Ленточное представление вторичной структуры псалмотоксина-1 из яда паука *P. cambridgei* (Escoubas et al., 2003)

Fig. 1. Ribbon diagram of the secondary structure of psalmotoxin-1 from the venom of *P. cambridgei* (Escoubas et al., 2003)

чивая чувствительность рецептора к протонам, но при этом сдвигая кривую инактивации рецептора к менее кислым значениям pH. Этот подтип каналов экспрессируется как в нейронах ЦНС, так и в сенсорных нейронах задних корешков спинного мозга.

Псалмотоксин-1 является первым высокоаффинным и высокоселективным фармакологическим агентом для каналов ASIC1a и избирательно блокирует только гомомультимерные сборки ASIC1a. Другие члены семейства ASIC и гетеромультимерные агрегаты ASIC1a с другими ASIC субъединицами нечувствительны к этому токсину. Поэтому PcTx1 является важным инструментом для характеристики нативных ASIC-каналов и изучения их физиологической роли.

Токсины яда паука-птицееда *Heteroscodra maculata*

Heteroscodra maculata Росcock, 1900 – вид пауков-птицеедов Старого Света, родом из Западной Африки и встречается преимущественно в Того и Гане. Эти пауки достигают своего полного размера примерно через 3 года, с размахом ходильных ног до 13 см. Будучи «старосветскими видами», эти пауки обладают очень сильным ядом и не рекомендуются для домашнего содержания. Кроме того, они не имеют раздражающих волосков, что еще больше побуждает их кусаться в качестве основной защиты.

Гетероскодратоксины (heteroscodratoxins) выделены из яда *H. maculata* в виде двух гомологичных полипептидов гетероскодратоксинов 1 и 2 (heteroscodratoxins 1 и 2, HmTx1 и HmTx2), состоящих из 35 и 38 а.о. и имеющих Mr 3994.57 и 4754.06 Да соответственно (Escoubas et al., 2002; Osteen et al., 2016; Richards et al., 2018). Оба полипептида стабилизированы тремя дисульфидными связями. С-концевая часть полипептида карбоксилирована у HmTx1 и амидирована у HmTx2. В соответствии с рекомендациями рациональной номенклатуры полипептиды HmTx1 и HmTx2 получили название δ -theraphotoxin-Hm1a (δ -TRTX-Hm1a; UniProt P60992) и κ -theraphotoxin-Hm2a (κ -TRTX-Hm2a; UniProt P60993) соответственно (см. табл. 2). Первоначально HmTx1 позиционировался как блокатор калиевых каналов с умеренным сродством к потенциал-управляемым каналам $K_v4.1$. Однако последующие исследования показали, что HmTx1 селективно ингибирует инактивацию потенциал-управляемого натриевого канала $Na_v1.1$ млекопитающих. Таким образом, токсин δ -TRTX-Hm1a действует подобно α -токсинам скорпионов, которые ингибируют инактивацию Na^+ -каналов. Токсин κ -TRTX-Hm2a (300 Нм) ингибирует потенциал-управляемые каналы $K_v2.1$, но не активен в отношении каналов $K_v2.2$, $K_v4.1$, $K_v4.2$ и $K_v4.3$. При внутрижелудочковом введении мышам κ -TRTX-Hm2a, в отличие от δ -TRTX-Hm1a, не вызывает заметных нейротоксических симптомов.

Токсины из яда паука-птицееда *Plesiophrictus guangxiensis*

Plesiophrictus guangxiensis Yin, Tan, 2000 (= *Chilobrachys guangxiensis*) встречается в Гуанси-Чжуанском автономном районе Китая. Несмотря на название, паук, вероятно, не встречается в провинции Гуанси. Отметим, что вид *C. jingzhao*, идентифицированный в 2001 г., был признан синонимом *C. guangxiensis* в 2008 г.

Гуанкситоксины (guangxitoxins) выделены из яда *P. guangxiensis* в виде полипептидных токсинов гуанкситоксина-1 (guangxitoxin-1, GxTx-1) и гуанкситоксина-2 (guangxitoxin-2, GxTx-2). GxTx-1 (см. табл. 2) существует в двух изоформах: GxTx-1E (guangxitoxin-1E, GxTx-1E) и GxTX-1D (guangxitoxin-1D, GxTX-1D), отличающихся N-концевым а.о. – глутаматом (E) в случае GxTx-1E и аспаратом (D) в случае GxTX-1D. GxTx-1E и GxTX-1D состоят из 36 а.о. и имеют Mr 3955 Да и 2941 Да соответственно, а GxTx-2 – из 33 а.о. (Mr 3.586 Да), все токсины стабилизированы тремя дисульфидными связями (Lee et al., 2010; Tilley et al., 2019). Наиболее подробно изучен GxTx-1E, который более эффективно модифицирует воротный механизм канала $K_v2.1$ ($IC_{50} = 5.1$ нМ), чем каналов $K_v2.2$ и $K_v4.3$ ($IC_{50} = 39$ нМ). Из-

вестно, что панкреатические β -клетки деполяризуются в ответ на глюкозу и вызывают кальций-зависимые потенциалы действия, которые запускают секрецию инсулина. Основной эффект, ответственный за реполяризацию потенциала действия в β -клетках, обеспечивают каналы $K_v2.1$ (Herrington et al., 2007). Следовательно, блокаторы каналов $K_v2.1$ могут удлинять потенциалы действия и усиливать всасывание кальция и секрецию инсулина. Поскольку GxTx-1E ингибирует ток каналов K_v в β -клетках, продлевая вызванный глюкозой потенциал действия, тем самым он усиливает глюкоза-зависимое повышение внутриклеточного кальция и секрецию инсулина. Вместе взятые, эти данные свидетельствуют о том, что блокаторы каналов $K_v2.1$, в том числе и GxTx-1E, могут быть полезными при разработке новых терапевтических средств для лечения диабета 2-го типа.

Токсины яда паука-птицееда *Grammostola rosea*

Grammostola rosea (Walckenaer, 1837) (= *Grammostola spatulata*) обитает в северной части Чили, Боливии и Аргентины. *G. rosea* – распространенный питомец среди любителей пауков-птицеедов. В прошлом существовала значительная путаница между этим видом и *G. porteri*, но в 2022 г. Всемирный каталог пауков пересмотрел его как младший синоним *G. rosea*. Естественная среда обитания *G. rosea* – высокогорные пустынные и кустарниковые районы северной части Чили, Боливии и Аргентины. У этого паука разнообразный рацион, включающий множество жуков, гусениц, сверчков, тараканов, кузнечиков, мучных червей, шелкопрядов, восковых червей и даже мелких ящериц и грызунов.

Ханатоксины (hanatoxins) выделены из яда *G. rosea* в виде полипептидных токсинов – ханатоксин-1 (hanatoxin-1, HaTx1; κ -theraphotoxin-Gr1a, κ -TRTX-Gr1a) и ханатоксин-2 (hanatoxin-2, HaTx2; κ -theraphotoxin-Gr1b, κ TRTX-Gr1b) (Fletcher et al., 1999; Swartz, MacKinnon, 1997; Takahashi et al., 2000). HaTx1 состоит из 35 а.о., стабилизирован тремя дисульфидными связями, Mr 4.1 кДа (см. табл. 2). HaTx2 также состоит из 35 а.о. и стабилизирован тремя дисульфидными связями, Mr 4.1 кДа. HaTx1 и HaTx2 отличаются друг от друга только а.о. в положении 13, где у HaTx1 находится S(Ser), а у HaTx2 – A(Ala). HaTx1 и HaTx2 ингибируют потенциал-управляемые калиевые каналы $K_v2.1$ и $K_v4.2$, смещая открытие канала в сторону более деполяризованных значений. Сайты связывания токсинов расположены на внеклеточном линкере S3 – S4 канала. Отличительной особенностью HaTx1 является наличие большого участка гидрофобных остатков Tyr(Y)4, Leu(L)5, Phe(F)6, Tyr(Y)27, Ala(A)29 и Trp(W)30, окруженных тремя основными остатками Lys(K)22, Arg(R)24 и Lys(K)26 и двумя кислотными остатками Asp(D)25 и Asp(D)31. Предполагается, что именно эта часть HaTx является стороной токсина, которая взаимодействует непосредственно с K-каналом (рис. 2).

В практическом плане перспективным является применение HaTx1 как блокатора каналов типа $K_v2.1$, так же, как и рассмотренного выше токсина GxTx-1E яда *P. guangxiensis* для разработки терапевтических средств коррекции диабета 2-го типа.

Грамматоксин (grammotoxin) – токсический полипептид – ω -граммотоксин SIA (ω -grammotoxin SIA, ω -GSTxSIA), или в соответствии с рациональной номен-

клатурой ω -theraphotoxin-Gr1a (ω -TRTX-Gr1a) (Lampe et al., 1993; Piser et al., 1995; Takeuchi et al., 2002). ω -Грамотоксин SIA ингибирует потенциал-управляемые кальциевые каналы P/Q-(Ca_v2.1) и N-(Ca_v2.2) типов. Селективно и обратимо блокирует кальциевые каналы, связанные с высвобождением глутамата. С меньшим сродством ингибирует калиевые каналы (K_v2.1).

Ингибиторы механочувствительных ионных каналов (inhibitors of mechanosensitive ion channels) представлены полипептидными токсинами GsMTx-4 (M-theraphotoxin-Gr1a; M-TRTX-Gr1a); GsAFII (κ-theraphotoxin-Gr2c; κ-TRTX-Gr2c) и GsMTx-2 (κ-theraphotoxin-Gr2a; κ-TRTX-Gr2a) (Suchyna et al., 2000; Ostrow et al., 2003; Bowman et al., 2007). GsMTx-4 состоит из 34 а.о., стабилизированных тремя дисульфидными связями, с Mr 4.0 кДа. GsAF II состоит из 31 а.о., стабилизированных тремя дисульфидными связями, Mr 3.9 кДа. GsMTx-2 состоит также из 31 а.о., с тремя дисульфидными связями и Mr 3.9 кДа. GsMTx-4 является селективным ингибитором механочувствительных ионных каналов (mechanosensitive channel, MSC), также называемых активизируемыми растяжением каналами (stretch-activated channels, SACs).

MSC присутствуют в мембранах бактерий, архей и эукариотов. Все организмы и, очевидно, все типы клеток чувствуют механические стимулы и реагируют на них. MSC функционируют как механотрансдукторы, способные генерировать как электрические, так и ионные сигналы потока в ответ на внешние или внутренние стимулы. Дефицит блокаторов MSC (кроме GsMTx-4 известны еще блокирующие свойства гадолиния) стимулирует интерес к имеющимся и к поиску других потенциальных блокаторов, в связи с ролью MSC в целом ряде актуальных патологий (сердечная аритмия, включая фибрилляцию предсердий, гипертрофия сердца, миодистрофия Дюшенна и другие сердечно-сосудистые заболевания).

Селективность GsAF II и GsMTx-2 в отношении MSC ниже, чем у GsMTx-4, поскольку они еще ингибируют, но с низкой эффективностью натриевые, калиевые и кальциевые каналы.

Токсины яда паука-птицееда *Thrixopelma pruriens*

Thrixopelma pruriens Schmidt, 1998 – обитает в Чили и Перу в Южной Америке. Несмотря на мирный характер, этот вид редко содержат в качестве домашнего животного, отчасти из-за его склонности выбрасывать раздражающие волоски при минимальной провокации.

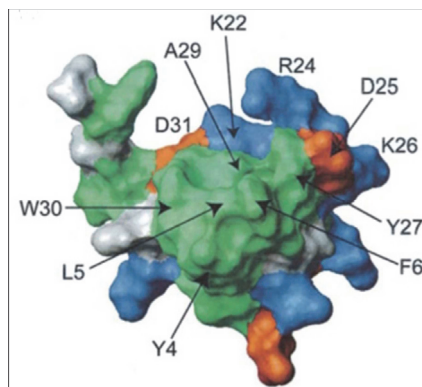


Рис. 2. Поверхностный профиль молекулы NaTx1. Гидрофобные аминокислотные остатки окрашены в зеленый цвет; основные и кислотные аминокислотные остатки в синий и красный цвет соответственно (Takahashi et al., 2000)

Fig. 2. NaTx1 molecular surface profile. Hydrophobic amino acid residues are colored green; basic and acidic amino acid residues are colored blue and red, respectively (Takahashi et al., 2000)

Протоксины (protoxins) – протоксин-I (protoxin-I, ProTx-I) и протоксин-II (protoxin-II, ProTx-II) выделены из яда *T. ruriens* (Middleton et al., 2002; Priest et al., 2007; Wright et al., 2017). В соответствии с рациональной номенклатурой они называются β/ω -theraphotoxin-Trp1a и β/ω -theraphotoxin-Trp2a соответственно. Протоксин-I состоит из 35 а.о., стабилизированных тремя дисульфидными связями, и имеет M_r 3994 Да (см. табл. 2). Протоксин-II также состоит из 30 а.о., стабилизированных тремя дисульфидными связями с M_r 3833 Да. С использованием твердофазного синтеза получены лантионин⁵-связанные аналоги ProTx-II, в которых одна из трех дисульфидных связей заменена на тиоэфирную связь, что открывает возможности оптимизации конструирования и синтеза конформационно ограниченных пептидов с улучшенными фармакокинетическими свойствами (рис. 3).

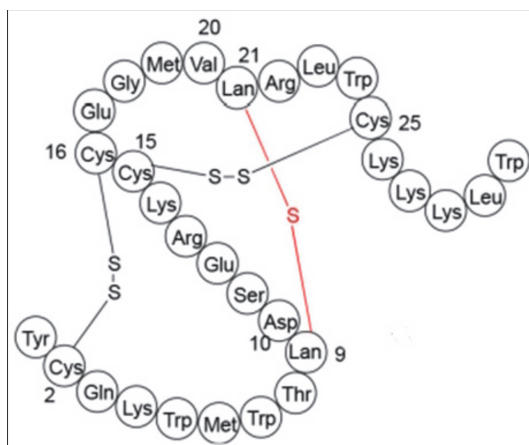


Рис. 3. Вариант замены дисульфидной связи Cys9-S-S-Cys21 на тиоэфирную связь Lan9-S-Lan21 в молекуле ProTx-II (Wright et al., 2017)

Fig. 3. An option to replace the Cys9-S-S-Cys21 disulfide bond with the Lan9-S-Lan21 thioether bond in the ProTx-II molecule (Wright et al., 2017)

Протоксин-I блокирует потенциал-управляемые Ca^{2+} -каналы $\text{Ca}_v3.1$ ($IC_{50} = 53$ нМ), K^+ -каналы $\text{K}_v2.1$ ($IC_{50} = 411$ нМ) и все тестированные Na^+ -каналы ($IC_{50} = 60 - 104$ нМ), а также TRPA1⁶ каналы ($IC_{50} = 389$ нМ). Протоксин-II блокирует потенциал-управляемые Na^+ -каналы $\text{Na}_v1.7$ ($IC_{50} = 1 - 1.5$ нМ). При этом протоксин-II по крайней мере в 100 раз более селективен для $\text{Na}_v1.7$ по сравнению с другими подтипами натриевых каналов, что позволяет рассматривать его как универсальный экспериментальный инструмент для изучения роли $\text{Na}_v1.7$. Помимо натриевых каналов, протоксин-II также ингибирует некоторые подтипы потенциал-управляемых кальциевых каналов, $\text{Ca}_v1.2$ и $\text{Ca}_v3.2$.

⁵ Лантионин – это непептидогенная аминокислота с химической формулой ($\text{HOOC}-\text{CH}(\text{NH}_2)-\text{CH}_2-\text{S}-\text{CH}_2-\text{CH}(\text{NH}_2)-\text{COOH}$). Обычно он образован остатком цистеина и остатком дегидратированного серина.

⁶ Ионный канал TRPA1 (Transient Receptor Potential Ankyrin) – одно из семейств ионных каналов TRP, отличающееся длинным N-концом, содержащим цистеин и состоящим из 18 повторяющихся анкириновых доменов. TRPA1 является мишенью для действия таких веществ, как горчичное масло и чеснок. Не исключается роль TRPA1 в реализации температурной (холодовой) и болевой чувствительности, боли воспаления, а также слуха. TRPA1 также является мишенью для таких внешних раздражителей, как акролеин (входит в состав слезоточивого газа и оказывает токсическое и воспалительное действие), выхлопные газы и побочные продукты метаболизма химиотерапевтических препаратов.

Токсины яда паука-птицееда *Cyriopagopus hainanus*

Cyriopagopus hainanus (Liang, Peng, Huang, Chen, 1999) (= *Selenocosmia hainana*, *Ornithoctonus hainana*, *Haplopelma hainanum*) обитает в Китае и Вьетнаме. *C. hainanus* похож на *C. schmidt*, но отличается темно-коричневой окраской тела и более длинными «шипами» на обращенной вперед (пролатеральной) стороне максилл. *C. hainanus* делает норы, выстланные шелком, и часто с шелковыми сигнальными линиями, исходящими из рта. Паук остается в норе в течение дня, выходя только ночью, чтобы поймать добычу, в основном крупных насекомых.

Хаинантоксины (hainantoxins) в виде большого числа изоформ выделены из яда *C. hainanus*. В соответствии с рациональной номенклатурой они получили название терафотоксины (theraphotoxins). Наиболее полно изучены хаинантоксины I – V (hainantoxins I – V, HnTx-I-V) (Li et al., 2003; Liu et al., 2013; Cheng et al., 2016). Хаинантоксины I – V состоят из 33 – 37 а.о., с Mr 3.6 – 4.2 кДа. Хаинантоксин I (см. табл. 2), III и IV демонстрируют высокую гомологию, включая наличие трех дисульфидных связей, которые образуют мотив ингибиторного цистеинового узла (ICK).

Хаинантоксины являются блокаторами потенциал-управляемых Na⁺-каналов как у насекомых, так и у млекопитающих, но с разной эффективностью. Наиболее селективным антагонистом нейрональных тетродотоксин (TTX)-чувствительных потенциал-управляемых натриевых каналов (IC_{50} = 1270 нМ для Na_v1.1, 270 нМ для Na_v1.2, 491 нМ для Na_v1.3 и 232 нМ для Na_v1.7) является хаинантоксин-III, но он не влияет на каналы Na_v1.4 и Na_v1.5.

Токсины яда паука-птицееда *Cyriopagopus schmidt*

Cyriopagopus schmidt (von Wirth, 1991) (= *Haplopelma schmidt*, *Selenocosmia huwena*, *Ornithoctonus huwena*, *Haplopelma huwenum*) обитает в провинции Гуанси на юге Китая. Также как представители рода *Cyriopagopus*, *C. schmidt* оплетает норы шелковой паутиной. Паук охотится в основном на крупных насекомых.

Хувентоксины (huwentoxins). Как показали биохимические исследования, а также транскриптомный и протеомный анализы в яде *C. schmidt* содержится большое число полипептидных токсинов и белков (Liang, 2004; Yuan et al., 2008; Deng et al., 2014; Agwa et al., 2017). Часть из них, получившие групповое название хувентоксинов (huwentoxins, HwTx), были очищены и охарактеризованы. Хувентоксины обладают разными биологическими активностями, включая ингибирование кальциевых и натриевых каналов, инсектицидной активностью, лектиноподобной агглютинацией и ингибированием трипсина. Эти различия нашли свое отражение в рекомендованных названиях согласно рациональной номенклатуре (табл. 3). Однако следует подчеркнуть, что для большого числа идентифицированных с химической точки зрения токсинов не установлена молекулярная мишень их действия, на что указывает префикс «U – unknown activity». Большинство хувентоксинов состоят из 28 – 55 а.о., сшитых тремя дисульфидными связями (см. табл. 3).

Как правило, типичные хувентоксины имеют компактную пространственную структуру, состоящую из небольших трехцепочечных антипараллельных бета-листов и бета-поворотов. На одной стороне молекулы расположен небольшой гид-

рофобный участок, три дисульфидные связи располагаются внутри молекулы. Структура содержит мотив «цистинового узла» (ICK).

Таблица 3. Примеры названия хувентоксинов

Table 3. Examples of Huwentoxins names

Рекомендованное название / Recommended name	Синоним / Synonym	Краткое название / Short name	Uniprot
μ/ω -theraphotoxin-Hs1a	Huwentoxin-I	HwTx-I	P56676
U1-theraphotoxin-Hs1a	Huwentoxin-II	HwTx-II	P82959
μ -theraphotoxin-Hs1a	Huwentoxin-III	HwTx-III	P61103
μ -theraphotoxin-Hs2a	Huwentoxin-IV	HwTx-IV	P83303
ω -theraphotoxin-Hs2a	Huwentoxin-V	HwTx-V	P61104
U3-theraphotoxin-Hs1a	Huwentoxin-VI	HwTx-VI	P68420
U1-theraphotoxin-Hs1a	Huwentoxin-VII	HwTx-VII	P68421
U1-theraphotoxin-Hs1f	Huwentoxin-VIII	HwTx-VIII	P68422
U4-theraphotoxin-Hs1a	Huwentoxin-IX	HwTx-IX	P68423
ω -theraphotoxin-Hs1a	Huwentoxin-X	HwTx-X	P68424
Kunitz-type $\kappa\tau$ -theraphotoxin-Hs1a	Huwentoxin-XI	HwTx-XI	P68425

Хувентоксины обладают широким спектром биологической активности. HwTx-I (см. табл. 2) ингибирует ТТХ-чувствительные Na^+ -каналы в нейронах спинного мозга крысы ($IC_{50} = 55 \text{ nM}$), а также активен при прямом тестировании на каналах $\text{Na}_v1.7$ ($IC_{50} = 25.1 \div 630 \text{ nM}$). Кроме того, ингибирует Ca^{2+} -каналы N-типа ($\text{Ca}_v2.2$; $IC_{50} = 100 \text{ nM}$). При интратекальном введении (под оболочки мозга) токсин вызывает анальгетический эффект на модели болевой реакции, вызванной формалином. Смертельные дозы для мышей: $LD_{50} 0.7 \text{ mg/kg}$ при в/б введении и $LD_{50} 9.40 \text{ мкг/кг}$ при внутрижелудочковом введении. HwTx-II является инсекто-токсином, блокирует нервно-мышечную передачу. Действует кооперативно, потенцируя активность хувентоксина-I. HwTx-III – блокатор Na^+ -каналов, подобный тетродотоксину. *In vivo* обратимо парализует тараканов. HwTx-IV – летальный нейротоксин, ингибирует потенциал-управляемые Na^+ -каналы $\text{Na}_v1.2$ ($IC_{50} = 10 \div 150 \text{ nM}$), $\text{rNa}_v1.3$ ($IC_{50} = 338 \text{ nM}$), $\text{Na}_v1.6$ ($IC_{50} = 117 \text{ nM}$) и $\text{hNa}_v1.7$ ($IC_{50} = 9.6 - 33 \text{ nM}$). HwTx-V блокирует Ca^{2+} -каналы таракана. Вызывает обратимый паралич у саранчи и тараканов, в высоких дозах приводит к летальному исходу. HwTx-XI – двухфункциональный токсин, ингибирующий как сериновые протеазы (например, трипсин), т.е. являющийся аналогом ингибитор типа Кунитца, так и потенциал-управляемые K^+ -каналы (K_v). Токсин активнее действует на $\text{K}_v1.1$ (78% ингибирования), чем на $\text{K}_v1.2$ (10% ингибирования) и $\text{K}_v1.3$ (28% ингибирования), но в высоких концентрациях (5 мкМ). При введении в четвертый желудочек мозга мыши токсичность (LD_{50}) HwTx-XI составляет $256 \pm 23 \text{ мкг/кг}$. HwTx-XVI специфически ингибирует Ca^{2+} -каналы N-типа в клетках ганглия заднего корешка спинного мозга крысы ($IC_{50} = 60 \text{ nM}$), а также семявыносящего протока (vas deferens) крысы, но не оказывает влияния на Ca^{2+} -каналы Т-типа, K^+ - и Na^+ -каналы. Внутрибрюшинное введение токсина HwTx-XVI вызывает значительный анальгетический ответ на вызванную формалином болевую реакцию, а также в тесте горячей пластинки. Полагают, что HwTx-XVI имеет терапевтический потенциал для разработки новых потенциальных анальгетиков.

Токсины яда паука-птицееда *Chilobrachys guangxiensis*

Chilobrachys guangxiensis (известный как «китайский тарантул») – вид птицееда, обитающий в Китае, в провинции Хайнань. Этот сравнительно крупный норный паук-птицеед достигает длины 8 – 9 см по телу, 16 – 18 см в размахе ходильных ног, имеет коричневую окраску.

Цзинчжаотоксины (jingzhaotoxins) – это групповое название полипептидных токсинов, выделенных из яда *C. guangxiensis*, взаимодействующих с различными Na^+ - и K^+ -ионными каналами (Chen et al., 2008; Liao et al., 2007; Xiao et al., 2004). Эти различия нашли свое отражение в рекомендованных, согласно рациональной номенклатуре, названиях (табл. 4).

Таблица 4. Примеры названия цзинчжаотоксинов

Table 4. Examples of Jingzhaotoxins names

Рекомендованное название / Recommended name	Синоним / Synonym	Краткое название / Short name	Uniprot
Delta-theraphotoxin-Cg1a1	Jingzhaotoxin-I	JZTX-I	P83974
U7-theraphotoxin-Cg1a	Jingzhaotoxin-II	JZTX-II	B1P1B9
Beta/kappa-theraphotoxin-Cg1a	Jingzhaotoxin-III	JZTX-III	P62520
Mu-theraphotoxin-Cg2a	Jingzhaotoxin-IV	JZTX-IV	B1P1F4
Beta/kappa-theraphotoxin-Cg2a	Jingzhaotoxin-V	JZTX-V	Q2PAY4
U18-theraphotoxin-Cg1a	Jingzhaotoxin-IX	JzTx-IX	B1P1F5
Kappa-theraphotoxin-Cg1a1	Jingzhaotoxin-XI	JZTX-XI	P0C247
Kappa-theraphotoxin-Cg2a	Jingzhaotoxin-XII	JZTX-XII	P0C5X7
Mu-theraphotoxin-Cg1a	Jingzhaotoxin-34	JZTX-34	B1P1F7

Большинство цзинчжаотоксинов состоят из 29 – 36 а.о., например, цзинчжаотоксин-1 сшит тремя дисульфидными связями (см. табл. 2) и имеет характерный ИСК мотив с шестью остатками цистеинов. Сырой яд *C. guangxiensis* при в/б введении мышам имеет $\text{LD}_{50} = 4.4$ мг/кг. Значения LD_{50} для токсинов, входящих в состав яда, варьируются от 0.23 мг/кг для JZTX-IX до 1.48 мг/кг для JZTX-I. Цзинчжаотоксины обладают multifункциональными свойствами, взаимодействуя с разными ионными каналами, в том числе потенциал-управляемыми ТТХ-чувствительными (ТТХ-S) и ТТХ-устойчивыми (ТТХ-R) натриевыми каналами (Na_v), а также потенциал-управляемыми калиевыми каналами (K_v) с разной степенью селективности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подведем итог анализу химической природы и механизмов токсического действия яда пауков-птицеедов. Токсические полипептиды яда пауков способны селективно взаимодействовать с ионными каналами и синаптическими структурами. Рассмотренные примеры химического состава и механизмов действия яда пауков-птицеедов свидетельствуют, что их характерной особенностью является политропность: способность яда одного вида пауков взаимодействовать с различными молекулярными мишенями жертвы или хищника. Эта особенность обусловлена наличием в яде полипептидных токсинов, селективно действующих на ключевые процессы в нервной системе: синаптическую передачу и функционирование ион-

ных каналов. Миллионы лет молекулярной эволюции и селективного давления привели к созданию у животных ядовитых арсеналов, дополненных синергическими и взаимодополняющими токсинами для наиболее эффективного обездвиживания добычи, т. е. появлению фармакологически сложных ядов, имеющих в том числе и у пауков.

Учитывая вышесказанное, общую схему поражающего действия яда пауков на примере насекомых (наиболее распространённой добычи пауков-птицеедов) можно представить следующим образом. Действуя через ионотропные глутаматные рецепторы нервно-мышечной системы, яд вызывает быстрый, но обратимый паралич. Более стойкому обездвиживанию способствуют блокаторы K^+ -каналов, предотвращающие реполяризацию нервной мембраны, а также блокаторы Na^+ -каналов токсинами, которые подавляют инактивацию, еще больше активируя нервную ткань. Действие этих токсинов приводит к массивному выбросу и истощению нейротрансмиттеров в пресинаптических окончаниях, что дает время для более медленно действующих, но необратимых блокаторов Ca^{2+} -каналов, что полностью подавляет высвобождение нейротрансмиттеров и приводит к необратимому параличу насекомого с летальным исходом. Такое синергетическое действие токсинов («групп заговорщиков», *sabals*) не только повышает эффективность действия яда, но и приводит к его экономии. Следует учесть и болевой эффект, вызываемый компонентами яда и способный, например, отпугнуть хищника.

Молекулярная биология дает множество примеров успешного использования нейротоксинов. Так, основываясь на естественном для пауков-птицеедов взаимодействии в паре хищник – жертва с насекомыми, было логичным использовать инсектотоксины яда пауков для разработки биоинсектицидов в рамках «зеленой» биотехнологии. Такой подход оказался вполне продуктивным, уже получены трансгенные растения, продуцирующие токсины (Khan et al., 2006), а также вирусные векторы на основе бакуловирусов, содержащие гены токсинов и доставляющие токсины к своим мишеням в организме жертвы (Ardisson-Araújo et al., 2013).

Наблюдаемое в зоотоксинах разнообразие компонентов одного структурного типа сегодня называют уже упоминавшейся эволюционно отредактированной «комбинаторной библиотекой». Примеры этому дают токсины конусов – брюхоногих моллюсков, скорпионов и пауков. Эти зоотоксины обладают различной эффективностью и специфичностью в отношении широкого круга рецепторов, а результирующая смесь токсинов эффективна для разновидовых мишеней. Эти факты позволяют выдвинуть гипотезу эволюционного преимущества наличия такого богатого арсенала «химического оружия» – например, отслеживать способность жертвы мутировать и тем самым пытаться ускользнуть из-под воздействия хищника, однако у последнего есть «запасные» варианты токсинов, которые могут быть аффинными к мутирующему рецептору. В дальнейшем эта комбинация может быть подхвачена отбором, а источником является все та же «комбинаторная библиотека». Зоотоксины используются как для защиты, так и для нападения, но ни в одном из этих случаев не предусматривается щадящее отношение к жертве или агрессору: смертельный исход является самым эффективным. Но природа «мудрее» – она не дает ядовитым животным такого абсолютного преимущества, спо-

собного подорвать их ресурсную базу – жертва тоже эволюционирует и совершенствует защитные механизмы. Поэтому избыточность токсинов – это шанс сохранить паритет в эволюционной «гонке вооружений» хищника и жертвы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Agwa A. J., Lawrence N., Deplazes E., Cheneval O., Chen R. M., Craik D. J., Schroeder C. I., Henriques S.T. Spider peptide toxin HwTx-IV engineered to bind to lipid membranes has an increased inhibitory potency at human voltage-gated sodium channel hNav1.7. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2017, vol. 1859, no. 5, pp. 835–844. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2017.01.020>
- Ardissou-Araújo D. M. P., Morgado F. D. S., Schwartz E. F., Corzo G., Ribeiro B. M. A new theraphosid spider toxin causes early insect cell death by necrosis when expressed in vitro during recombinant baculovirus infection. *PLoS ONE*, 2013, vol. 12, no. 8, article no. e84404. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084404>
- Bowman C. L., Gottlieb P. A., Suchyna T. M., Murphy Y. K., Sachs F. Mechanosensitive ion channels and the peptide inhibitor GsMTx-4: History, properties, mechanisms and pharmacology. *Toxicon*, 2007, vol. 49, iss. 2, pp. 249–270. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2006.09.030>
- Chan T. K., Geren C. R., Howell D. E., Odell G. V. Adenosine triphosphate in tarantula spider venoms and its synergistic effect with the venom toxin. *Toxicon*, 1975, vol. 13, iss. 1, pp. 61–66.
- Chen J., Deng M., He Q., Meng E., Jiang L., Liao Z., Rong M., Liang S. Molecular diversity and evolution of cystine knot toxins of the tarantula *Chilobrachys jingzhao*. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2008, vol. 65, iss. 15, pp. 2431–2444. <https://doi.org/10.1007/s00018-008-8135-x>
- Cheng T.-C., Long R.-W., Wu Y.-Q., Guo Y.-B., Liu D.-L., Peng L., Li D.-Q., Yang D.-W., Xu X., Liu F.-X., Xia Q.-Y. Identification and characterization of toxins in the venom gland of the Chinese bird spider, *Haplophelma hainanum*, by transcriptomic analysis. *Insect Science*, 2016, vol. 23, iss. 3, pp. 487–499. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12305>
- Cromer B. A., McIntyre P. Painful toxins acting at TRPV1. *Toxicon*, 2008, vol. 51, iss. 2, pp. 163–173.
- Dawson R. J., Benz J., Stohler P., Tetaz T., Joseph C., Huber S., Schmid G., Hügin D., Pflimlin P., Trube G., Rudolph M.G., Hennig M., Ruf A. Structure of the acid-sensing ion channel 1 in complex with the gating modifier Psalmotoxin 1. *Nature Communications*, 2012, no. 3, article no. 936. <https://doi.org/10.1038/ncomms1917>
- Deng M., Luo X., Xiao Y., Sun Z., Jiang L., Liu Z., Zeng X., Chen H., Tang J., Zeng W., Liang S. Huwentoxin-XVI, an analgesic, highly reversible mammalian N-type calcium channel antagonist from Chinese tarantula *Ornithoctonus huwena*. *Neuropharmacology*, 2014, vol. 79, pp. 657–667. <https://doi.org/10.1016/j.neuropharm.2014.01.017>
- Escoubas P., Bernard C., Lambeau G., Lazdunski M., Darbon H. Recombinant production and solution structure of PcTx1, the specific peptide inhibitor of ASIC1a proton-gated cation channels. *Protein Science*, 2003, vol. 12, iss. 7, pp. 1332–1343. <https://doi.org/10.1110/ps.0307003>
- Escoubas P., De Weille J. R., Lecoq A., Diochot S., Waldmann R., Champigny G., Moinier D., Ménez A., Lazdunski M. Isolation of a tarantula toxin specific for a class of proton-gated Na⁺-channels. *Journal of Biological Chemistry*, 2000, vol. 275, iss. 33, pp. 25116–25121. <https://doi.org/10.1074/jbc.M003643200>
- Escoubas P., Diochot S., Celerier M.-L., Nakajima T., Lazdunski M. Novel tarantula toxins for subtypes of voltage-dependent potassium channels in the Kv2 and Kv4 subfamilies. *Molecular Pharmacology*, 2002, vol. 62, iss. 1, pp. 48–57. <https://doi.org/10.1124/mol.62.1.48>
- Escoubas P., Rash L. Tarantulas: Eight-legged pharmacists and combinatorial chemists. *Toxicon*, 2004, vol. 43, iss. 5, pp. 555–574. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2004.02.007>

Fletcher J. I., Wang X., Connor M., Christie M. J., King G. F., Nicholson G. M. Spider toxins: A new group of potassium channel modulators. *Perspectives in Drug Discovery and Design*, 1999, vol. 15, iss. 1, pp. 61–69.

Gelashvili D. B., Krylov V. N., Romanova E. B. *Zootoxinology: Bioecological and Biomedical Aspects*. Nizhniy Novgorod, Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod Publ., 2015. 770 p. (in Russian).

Gladkikh I. N., Sintsova O. V., Leychenko E. V., Kozlov S. A. TRPV1 ion channel: Structural features, activity modulators, and therapeutic potential. *Biochemistry*, 2021, vol. 86, suppl. 1, pp. 50–70. <https://doi.org/10.1134/S0006297921140054>

Herrington J. Gating modifier peptides as probes of pancreatic β -cell physiology. *Toxicon*, 2007, vol. 49, iss. 2, pp. 231–238. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2006.09.012>

Herzig V. Arthropod assassins: Crawling biochemists with diverse toxin pharmacopeias. *Toxicon*, 2019, vol. 158, pp. 33–37. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2018.11.312>

Hesselberg T., Galvez D. Spider ecology and behaviour—spiders as model organisms. *Insects*, 2023, vol. 14, no. 4, article no. 330. <https://doi.org/10.3390/insects14040330>

Khan S. A., Zafar Y., Briddon R. W., Malik K. A., Mukhtar Z. Spider venom toxin protects plants from insect attack. *Transgenic Research*, 2006, vol. 15, iss. 3, pp. 349–357. <https://doi.org/10.1007/s11248-006-0007-2>

King G. F., Gentz M. C., Escoubas P., Graham M. N. A rational nomenclature for naming peptide toxins from spiders and other venomous animals. *Toxicon*, 2008, vol. 52, iss. 2, pp. 264–276. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2008.05.020>

Kuhn-Nentwig L., Stocklin R., Nentwig W. Venom composition and strategies in spiders: Is everything possible? *Advances in Insect Physiology*, 2011, vol. 40, pp. 1–86. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387668-3.00001-5>

Lampe R. A., Defeo P. A., Davison M. D., Young J., Herman J. L., Spreen R. C., Horn M. B., Mangano T. J., Keith R. A. Isolation and pharmacological characterization of omega-grammotoxin SIA, a novel peptide inhibitor of neuronal voltage-sensitive calcium channel responses. *Molecular Pharmacology*, 1993, vol. 44, iss. 2, pp. 451–460.

Lee S., Milesu M., Jung H. H., Lee J. Y., Bae C. H., Lee C. W., Kim H. H., Swartz K. J., Kim J. I. Solution structure of GxTX-1E, a high-affinity tarantula toxin interacting with voltage sensors in Kv2.1 potassium channels. *Biochemistry*, 2010, vol. 49, iss. 25, pp. 5134–5142. <https://doi.org/10.1021/bi100246u>

Li D., Xiao Y., Hu W., Xie J., Bosmans F., Tytgat J., Liang S. Function and solution structure of hainantoxin-I, a novel insect sodium channel inhibitor from the Chinese bird spider *Selenocosmia hainana*. *FEBS Letters*, 2003, vol. 555, iss. 3, pp. 616–622. [https://doi.org/10.1016/s0014-5793\(03\)01303-6](https://doi.org/10.1016/s0014-5793(03)01303-6)

Liang S. An overview of peptide toxins from the venom of the Chinese bird spider *Selenocosmia huwena* Wang [= *Ornithoctonus huwena* (Wang)]. *Toxicon*, 2004, vol. 43, iss. 5, pp. 575–585. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2004.02.005>

Liao Z., Cao J., Li S., Yan X., Hu W., He Q., Chen J., Tang J., Xie J., Liang S. Proteomic and peptidomic analysis of the venom from Chinese tarantula *Chilobrachys jingzhao*. *Proteomics*, 2007, vol. 7, iss. 11, pp. 1892–1907. <https://doi.org/10.1002/pmic.200600785>

Liu Z., Cai T., Zhu Q., Deng M., Li J., Zhou X., Zhang F., Li D., Liu Y., Hu W., Liang S. Structure and function of hainantoxin-III, a selective antagonist of neuronal tetrodotoxin-sensitive voltage-gated sodium channels isolated from the Chinese bird spider *Ornithoctonus hainana*. *Journal of Biological Chemistry*, 2013, vol. 288, iss. 28, pp. 20392–20403. <https://doi.org/10.1074/jbc.M112.426627>

Lüddecke T., Herzig V., von Reumont B. M., Vilcinskas A. The biology and evolution of spider venoms. *Biological Reviews*, 2022, vol. 97, pp. 163–178. <https://doi.org/10.1111/brv.12793>

Middleton R. E., Warren V. A., Kraus R. L., Hwang J. C., Liu C. J., Dai G., Brochu R. M., Kohler M. G., Gao Y.-D., Garsky V. M., Bogusky M. J., Mehl J. T., Cohen C. J., Smith M. M. Two tarantula peptides inhibit activation of multiple sodium channels. *Biochemistry*, 2002, vol. 41, iss. 50, pp. 14734–14747. <https://doi.org/10.1021/bi026546a>

Odell G. V., Ownby C. L., Christian C. D., Hudiburg S. A., Herrero V., Swartz P. D., Hooper K. P. A review of research on tarantula colony maintenance, venom collection, composition and toxicity. *Toxicon*, 1987, vol. 25, iss. 2, pp. 151. [https://doi.org/10.1016/0041-0101\(87\)90219-4](https://doi.org/10.1016/0041-0101(87)90219-4)

Osteen J. D., Herzig V., Gilchrist J., Emrick J. J., Zhang C., Wang X., Castro J., Garcia-Caraballo S., Grundy L., Rychkov G. Y. Selective spider toxins reveal a role for the Nav1.1 channel in mechanical pain. *Nature*, 2016, vol. 534, no. 7680, pp. 494–499. <https://doi.org/10.1038/nature17976>

Ostrow K. L., Mammoser A., Suchyna T., Sachs F., Oswald R., Kubo S., Chino N., Gottlieb P. A. cDNA sequence and in vitro folding of GsMTx4, a specific peptide inhibitor of mechanosensitive channels. *Toxicon*, 2003, vol. 42, iss. 3, pp. 263–274. [https://doi.org/10.1016/s0041-0101\(03\)00141-7](https://doi.org/10.1016/s0041-0101(03)00141-7)

Pekar S., Coddington J. A., Blackledge T. A. Evolution of stenophagy in spiders (Araneae): Evidence based on the comparative analysis of spider diets. *Evolution*, 2011, vol. 66, iss. 3, pp. 776–778. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01471.x>

Pérez-Miles F. Introduction to the Theraphosidae. In: Pérez-Miles F., ed. *New World Tarantulas: Taxonomy, Biogeography and Evolutionary Biology of Theraphosidae*. Cham, Springer Nature, 2020, pp. 1–24. https://doi.org/10.1007/978-3-030-48644-0_1

Pineda S. S., Chin Y. K. Y., Undheim E. A. B., King G. F. Structural venomomics reveals evolution of a complex venom by duplication and diversification of an ancient peptide-encoding gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2020, vol. 117, no. 21, pp. 11399–11408. <https://doi.org/10.1073/pnas.1914536117>

Piser T. M., Lampe R. A., Keith R. A., Thayer S. A. Complete and reversible block by ω -grammotoxin SIA of glutamatergic synaptic transmission between cultured rat hippocampal neurons. *Neuroscience Letters*, 1995, vol. 201, iss. 2, pp. 135–138. [https://doi.org/10.1016/0304-3940\(95\)12169-2](https://doi.org/10.1016/0304-3940(95)12169-2)

Platnick N. I., ed. *Spiders of the World: A Natural History*. Princeton, Princeton University Press, 2020. 257 p. <https://doi.org/10.1525/9780691204987>

Priest B. T., Blumenthal K. M., Smith J. J., Warren V. A., Smith M. M. ProTx-I and ProTx-II: Gating modifiers of voltage-gated sodium channels. *Toxicon*, 2007, vol. 49, iss. 2, pp. 194–201. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2006.09.014>

Richards K. L., Milligan C., Richardson R. J., Jancovski N., Grunnet M., Jacobson L. H., Undheim E. A. B., Mobli M. Selective Nav1.1 activation rescues Dravet syndrome mice from seizures and premature death. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, vol. 115, no. 34, pp. 8077–8085. <https://doi.org/10.1073/pnas.1804764115>

Saez N. J., Mobli M., Bieri M., Chassagnon I. R., Malde A. K., Gamsjaeger R., Mark A. E., Gooley P. R., Rash L. D., King G. F. A dynamic pharmacophore drives the interaction between Psalmotoxin-1 and the putative drug target acid-sensing ion channel 1a. *Molecular Pharmacology*, 2011, vol. 80, iss. 5, pp. 796–808. <https://doi.org/10.1073/pnas.180476411510.1124/mol.111.072207>

Saez N. J., Senff S., Jensen J. E., Er S. Y., Herzig V., Rash L. D., King G. F. Spider-venom peptides as therapeutics. *Toxins*, 2010, vol. 2, iss. 12, pp. 2851–2871. <https://doi.org/10.3390/toxins2122851>

Schanbacher F. L., Lee C. K., Wilson I. B., Howell D. E., Odell G. V. Purification and characterization of tarantula, *Dugesia hentzi* (Girard) venom hyaluronidase. *Comparative Biochemistry & Physiology*, 1973, vol. 44, iss. 2, pp. 389–396.

Siemens J., Zhou S., Piskorowski R., Nikai T., Lumpkin E. A., Basbaum A. I., King D., Julius D. Spider toxins activate the capsaicin receptor to produce inflammatory pain. *Nature*, 2006, vol. 444, pp. 208–212.

Suchyna T. M., Johnson J. H., Hamer K., Joseph F., Leykam D. A., Gage H. F., Clive C., Baumgarten M., Sachs F. Identification of a peptide toxin from *Grammostola spatulata* spider venom that blocks cation-selective stretch-activated channels. *Journal of General Physiology*, 2000, vol. 115, iss. 5, pp. 583–598. <https://doi.org/10.1085/jgp.115.5.583>

Swartz K. J., MacKinnon R. Hanatoxin modifies the gating of a voltage-dependent K⁺ channel through multiple binding sites. *Neuron*, 1997, vol. 18, iss. 4, pp. 665–673. [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(00\)80306-2](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(00)80306-2)

Takahashi H., Kim J. I., Min H. J., Sato K., Swartz K. J., Shimada I. Solution structure of hanatoxin1, a gating modifier of voltage-dependent K⁺ channels: Common surface features of gating modifier toxins. *Journal of Molecular Biology*, 2000, vol. 297, iss. 3, pp. 771–780. <https://doi.org/10.1006/jmbi.2000.3609>

Takeuchi K., Park E. J., Lee C. W., Takeuchi K., Park E. J., Lee C. W., Kim J. I., Takahashi H., Swartz K. J., Shimada I. Solution structure of ω -grammotoxin SIA, a gating modifier of P/Q and N-type Ca²⁺ channel. *Journal of Molecular Biology*, 2002, vol. 321, iss. 3, pp. 517–526. [https://doi.org/10.1016/s0022-2836\(02\)00595-8](https://doi.org/10.1016/s0022-2836(02)00595-8)

Tilley D. C., Angueyra J. M., Eum K. S., Kim H., Chao L.H., Peng A.W., Sack J.T. The tarantula toxin GxTx detains K⁺ channel gating charges in their resting conformation. *Journal of General Physiology*, 2019, vol. 151, iss. 3, pp. 292–315. <https://doi.org/10.1085/jgp.201812213>

Vassilevski A. A., Kozlov S. A., Grishin E. V. Molecular diversity of spider venom. *Biochemistry*, 2009, vol. 74, no. 13, pp. 1505–1534. <https://doi.org/10.1134/S0006297909130069>

Whittaker R. H., Feeny P. P. Allelochemicals: Chemical interactions between species. *Science*, 1971, vol. 17, no. 3973, pp. 757–770. <https://doi.org/10.1126/science.171.3973.757>

Wigger E., Kuhn-Nentwig L., Nentwig W. The venom optimisation hypothesis: A spider injects large venom quantities only into difficult prey types. *Toxicon*, 2002, vol. 40, iss. 6, pp. 749–752. [https://doi.org/10.1016/s0041-0101\(01\)00277-x](https://doi.org/10.1016/s0041-0101(01)00277-x)

World Spider Catalog. Version 25.0. Bern, Natural History Museum, 2024. Available at: <http://wsc.nmbe.ch/> (accessed January 21, 2024). <https://doi.org/10.24436/2>

Wright Z. V. F., McCarthy S., Dickman R., Reyes F. E., Sanchez-Martinez S., Cryar A., Kilford I., Hall A. The role of disulfide bond replacements in analogues of the tarantula toxin ProTx-II and their effects on inhibition of the voltage-gated sodium ion channel Nav1.7. *Journal of the American Chemical Society*, 2017, vol. 139, no. 37, pp. 13063–13075. <https://doi.org/10.1021/jacs.7b06506>

Xiao Y., Tang J., Hu W., Xie J., Maertens C., Tytgat J., Liang S. Jingzhaotoxin-I, a novel spider neurotoxin preferentially inhibiting cardiac sodium channel inactivation. *Journal of Biological Chemistry*, 2004, vol. 280, iss. 13, pp. 12069–12076. <https://doi.org/10.1074/jbc.m411651200>

Yuan C. H., He Q. Y., Peng K., Diao J.-B., Jiang L.-P., Tang X., Liang S.-P. Discovery of a distinct superfamily of Kunitz-type toxin (KTT) from tarantulas. *PLoS ONE*, 2008, vol. 3, no. 10, article no. e3414. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003414>

Toxins of the venom of tarantulas (Theraphosidae, Arachnida) in interspecies interactions

D. B. Gelashvili ✉, E. B. Romanova

Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod
23 Gagarin Avenue, Nizhni Novgorod 603950, Russia

Received: February 17, 2024 / revised: March 20, 2024 / accepted: March 22, 2024 / published: December 17, 2024

Abstract. Spiders are the most important entomophages in ecosystems. They are the most numerous poisonous animals on the planet, indispensable regulators of populations' numbers by killing mainly insects and other small arthropods. Spiders are an integral part of the food chain; they produce venom serving to immobilize the prey. Spider venoms are a "natural combinatorial library" of biologically active substances, with varying effectiveness and specificity. A feature of the biological effect of spider's venom is a unique combination of the low toxicity of the whole venom, for both animals and humans, with high selectivity of the interaction of the neurotoxins, which are part of the venom, with the molecular structures of ion channels and synaptic receptors of the nervous system. The present review introduces the reader to new fundamental facts, ideas and perspective of the practical application of spider's venoms in biomedical research and drug design. The current state of research on a unique set of polypeptide toxins which serve as chemical factors (allomons) of the interspecific (allelochemical) interactions of spiders of the family Theraphosidae is considered. Modern information on the structure of spiders' venom toxins is analyzed using the UniProt database. The latest bioecological and toxicological characteristics of tarantulas are presented. The chemical nature and mechanism of action of some unique toxins selectively acting on key processes in the nervous system are considered. The toxins act upon synaptic transmission and the functioning ion channels, which allow spiders not only to interact with various molecular targets of the prey or predator, but also to implement various life strategies, gaining an evolutionary advantage.

Keywords: spiders, Theraphosidae, allomons, polypeptide toxins

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Gelashvili D. B., Romanova E. B. Toxins of the venom of tarantulas (Theraphosidae, Arachnida) in interspecies interactions. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 4, pp. 410–430 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-410-430>

✉ *Corresponding author.* Department of Ecology of Institute of Biology and Biomedicine, Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod, Russia.

ORCID and e-mail addresses: David B. Gelashvili: <https://orcid.org/0009-0008-3664-8112>, gelashvili.david@gmail.com; Elena B. Romanova: <https://orcid.org/0000-0002-1925-7864>, romanova@ibbm.unn.ru.

Оригинальная статья

УДК 574.583:574.21:574.633

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-431-441>

ДИНАМИКА СОСТАВА И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ФИТОПЛАНКТОНА В ДЕЛЬТЕ РЕКИ ВЕЛИКОЙ В ПЕРИОД С 2016 ПО 2021 г.

Т. В. Дрозденко ^{1✉}, А. А. Волгушева ², Т. К. Антал ¹

¹ Псковский государственный университет

Россия, 180000, г. Псков, пл. Ленина, д. 2

² Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова

Россия, 119991, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12

Поступила в редакцию 24.06.2024 г., после доработки 30.07.2024 г., принята 30.07.2024 г., опубликована 17.12.2024 г.

Аннотация. Пресноводный фитопланктон чувствителен к изменениям окружающей среды, поэтому его мониторинг имеет экологическое, рекреационное и экономическое значение. Анализ многолетних изменений фитопланктонных сообществ особенно важен, поскольку позволяет не только выявлять причины изменений, но и делать прогнозы на будущее. В настоящей работе проведено исследование динамики доминантных видов летнего фитопланктона дельты р. Великой с 2016 по 2021 г., в том числе изучена связь видового состава и количественных характеристик фитопланктона с изменениями pH и температуры воды. В целом в течение исследованного периода обозначилась тенденция к снижению видового разнообразия и количества фитопланктона в дельте р. Великой. В 2020 и 2021 гг. отмечалось резкое снижение количества/биомассы тех видов фитопланктона, которые обычно доминируют в р. Великой. Данные изменения затронули сначала зеленые микроводоросли и цианобактерии (2020 г.), затем диатомовые водоросли (2021 г.). В течение того же периода (2020 – 2021 гг.) наблюдали наибольшее снижение количества клеток у цианобактерии *Aphanocapsa delicatissima*, что позволяет использовать данный вид как индикатор состояния фитопланктона в дельте р. Великой. Температура и pH воды значительно влияли на количество клеток доминантных отделов (Bacillariophyta, Chlorophyta, Cyanobacteria) и слабо коррелировали с видовым составом. Особенно температура воды и pH воды влияли на количество клеток цианобактерий, что указывает на важность этих факторов для инициации цветения водоемов и позволяет предполагать усиление эффекта при их одновременном действии.

Ключевые слова: фитопланктон, доминантные виды, видовой состав, экологическое равновесие

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 23-24-00353).

Соблюдение этических норм. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

✉ Для корреспонденции. Лаборатория комплексных экологических исследований Псковского государственного университета.

ORCID и e-mail адреса: Дрозденко Татьяна Викторовна: <https://orcid.org/0000-0002-5553-2296>, tboichuk@mail.ru; Волгушева Алёна Александровна: <https://orcid.org/0000-0002-0414-1236>, volgusheva_alena@mail.ru; Антал Тарас Корнелиевич: <https://orcid.org/0000-0002-9690-8034>, taras_an@mail.ru.

Для цитирования. Дрозденко Т. В., Волгушева А. А., Антал Т. К. Динамика состава и структуры сообществ фитопланктона в дельте реки Великой в период с 2016 по 2021 г. // Поволжский экологический журнал. 2024. № 4. С. 431 – 441. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-431-441>

ВВЕДЕНИЕ

Фитопланктон играет ключевую роль в круговороте углерода и составляет основу пищевой цепи пресноводных и морских водоемов. Антропогенные и климатические изменения оказывают значительное влияние на изменение структуры фитопланктонного сообщества, что, в свою очередь, отражается на функционировании всей экосистемы (Barinova et al., 2006; Castellani, 2010).

Негативное воздействие антропогенного влияния на фитопланктонные сообщества возродило научный интерес к изучению взаимосвязи между биоразнообразием и стабильностью экосистем. Вопрос о том, необходимы ли все виды в экосистеме для поддержания ее способности к восстановлению, является ключевым в возникшей дискуссии (Elliott, 2012). В настоящее время считается, что видовое богатство и динамика популяций доминирующих видов значительно влияют на стабильность сообщества при действии различных стрессов. При гибели или значительном снижении количества доминирующих видов может происходить рост редких и устойчивых к стрессу видов, что должно предупредить гибель естественных сообществ. Например, мелкий фитопланктон, как принято считать, лучше приспособлен к олиготрофным условиям, поэтому структура сообществ фитопланктона может сместиться в сторону мелкоклеточных видов при снижении доступности биогенных элементов (Díaz, Cabido, 2001).

Изменения абиотических факторов (доступность CO_2 , температура, инсоляция, доступность биогенных элементов, уровень солености и т.д.) значительно влияют на эффективность фотосинтетических процессов, а также распространение и распределение видового состава фитопланктона (Díaz, Cabido, 2001). Влияние некоторых факторов, например, содержания CO_2 и температуры, может быть как прямым, так и косвенным. Так, увеличение CO_2 напрямую способствует активации фотосинтетических процессов и, как следствие, увеличивается количество водорослей, но данный эффект весьма видоспецифичен (Raven et al., 2011; Ighalo et al., 2022). Было показано, что увеличение содержания CO_2 способствует росту более крупных представителей диатомовых (Wu et al., 2014; Hennon et al., 2017). Кроме того, повышенный уровень CO_2 может вызывать изменения в химическом составе карбонатов, уменьшение pH и закисление водоема (Beaufort et al., 2011; Nagelkerken, Connell, 2015).

Известно, что видовой состав сообществ фитопланктона тесно связан с величиной pH (Dixit et al., 1992; Locke, Sprules, 2000), которая влияет на скорость роста и численность видов, что может приводить к смене доминантных сообществ. Важно, что изменения величины pH водоемов, индуцированные антропогенными факторами, влияют на все организмы: от водорослей до позвоночных, и представляют основную угрозу биоразнообразию и функционированию экосистем (Yang et al.,

2008), что определяет важность мониторинга данного параметра и необходимость оценки его влияния на структуру фитопланктонного сообщества.

Увеличение температуры в основном приводит к росту скорости метаболизма, при этом скорость дыхания возрастает в большей степени по сравнению с фотосинтезом (Regaudie-de-Gioux, Duarte, 2012). Это способствует образованию локальных анаэробных условий, благоприятных для распространения видов водорослей и нефотосинтезирующей микрофлоры с развитым анаэробным метаболизмом. Кроме того, изменение температуры коррелирует с размером клеток водорослей, в частности, с преобладанием мелких видов диатомовых, как предполагая, вследствие температурной стратификации (Finkel et al., 2005).

В настоящей работе проведен анализ многолетних (с 2016 по 2021 г.) изменений доминантных сообществ фитопланктона в дельте р. Великой – наиболее крупной реки Псковской области (Россия). Она является основным источником воды для Псковско-Чудского озера, определяя в значительной степени экологическое состояние этого крупного озера. Дельта реки Великой представлена комплексом заболоченных островов, разделенных протоками, и является уникальной экотонной акваторией, соединяющей речные и озерные экосистемы, а также играет роль барьера, защищающего Псковско-Чудское озеро от загрязнения, вызванного антропогенными факторами. На ее территории встречаются редкие представители флоры и фауны (Lebedeva, 2006).

Цель работы: проанализировать взаимосвязи между температурой, pH воды и таксономическим составом доминантных видов фитопланктона в дельте р. Великой в разные сезоны 2016 – 2021 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в летний период с 2016 по 2021 г. на пяти постоянных станциях дельты р. Великой (рис. 1).

Гидробиологический материал отбирали пластиковыми емкостями (0.5 л) с поверхностного слоя (0.5 м) дельты и фиксировали раствором формалина. Параллельно с отбором проб фитопланктона проводили измерение температуры и pH воды.

После отстаивания отобранные пробы фитопланктона концентрировали осадочным методом до 5 – 10 мл с помощью сифона, затянутого несколькими слоями мельничного газа № 76 (Sadchikov, 2003).

Идентификацию микроводорослей проводили с помощью микроскопа «Carl Zeiss Axio Lab. A1.»

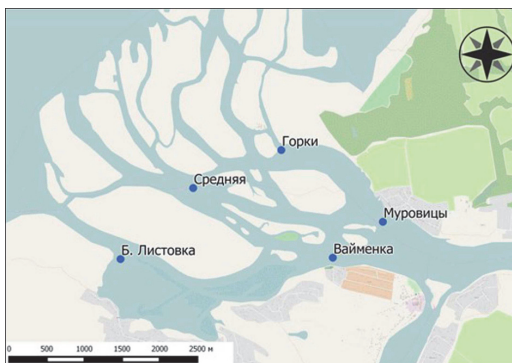


Рис. 1. Станции отбора проб (●) дельты р. Великой (Муровицы, Горки, Средняя, Большая Листовка, Вайменка)

Fig. 1. Sampling stations (●) in the Velikaya River delta (Murovitsy, Gorki, Srednaya, Bolshaya Listovka, Vaymenka)

(Carl Zeiss, Германия), используя определители, указанные ранее (Drozdenko, Antal, 2021).

Для количественного анализа фитопланктона использовали камеру Нажотта объемом 0.05 см³. Клетки на литр пересчитывали по общеизвестной формуле (Sadchikov, 2003). Доминирующими видами считали микроводоросли, численность которых была больше 15% от общего количества летнего фитопланктона исследуемого года.

За весь период исследования было обработано 60 качественных и количественных проб фитопланктона.

Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010 (Microsoft Corp.), статистические расчеты выполняли с использованием программы STATISTICA 6.0 (Statsoft Inc., OK, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изменения доминантных отделов фитопланктона. В период с 2016 г. по 2021 г. уменьшалось общее количество видов в дельте р. Великой (рис. 2, а). Наиболее значительные изменения происходили в 2017 и в 2020 гг., однако их динамика была разной. В 2017 г. количество видов снизилось на 23% (с 165 до 127) по сравнению с 2016 г. и оставалось примерно на том же уровне до 2019 г. В 2020 г. наблюдали еще большее уменьшение видового состава (до 94), а в 2021 г. – некоторое увеличение количества видов (до 123), однако эта величина была ниже показателей в первые 4 года исследования.

Пятилетняя динамика изменения количества клеток также была отрицательной (см. рис. 2, а) – снижение составило около 70 – 80%, за исключением 2018 г., когда наблюдали значительное (более чем в 13 раз) увеличение количества клеток по сравнению с 2017 г. Однако на следующий год (2019) количество клеток снизилось до уровня 2017 г. и мало изменялось в дальнейшем.

Снижение количества клеток в 2017 г. по сравнению с 2016 г. происходило в основном за счет уменьшения количества клеток в двух отделах фототрофных микроорганизмов: Chlorophyta (на 82%) и Cyanobacteria (на 75%) (рис. 3). Значительное увеличение количества клеток в 2018 г. по сравнению с 2017 г. также было связано с этими двумя отделами. Так, количество клеток отдела Chlorophyta увеличилось более чем в 17 раз, а Cyanobacteria – в 22 раза по сравнению с 2017 г. Уменьшение количества клеток в 2019 г. происходило во всех трех отделах примерно одинаково (на 90%).

Уменьшение видового богатства в 2017 г. происходило в основном за счет снижения количества видов из доминантных отделов (см. рис. 2, б). Значительное уменьшение количества видов наблюдали в отделе Chlorophyta (на 40%), затем Cyanobacteria (на 25%) и Bacillariophyta (на 16%). Следует отметить, что в анализ включали род водорослей, содержащий 4 и более видов. В 2017 г. было зарегистрировано снижение видовых представителей следующих родов отдела Chlorophyta: *Ankistrodesmus* (100% снижение), *Chlamydomonas* (снижение на 57%), *Monoraphidium* (на 43%), *Kirchneriella* (на 40%), *Scenedesmus* (на 30%), *Dictyosphaerium* (на 29%), *Pediastrum* (на 25%). В отделе Bacillariophyta снижение количества видов

наблюдали у *Diatoma* (на 75%), *Epithemia* (на 75%), *Cymbella* (на 60%), *Fragilaria* (на 55%), *Achnanthes* (на 50%), *Gyrosigma* (на 50%), *Navicula* (на 44%), *Gomphonema* (на 40%), *Aulacoseira* (на 25%), а в отделе Cyanobacteria – у *Aphanocapsa* (на 50%), *Aphanothece* (на 40%), *Anabaena* (на 25%).

При снижении видового богатства в 2020 г. наблюдали снижение количества видов по сравнению с 2019 г. у следующих родов Chlorophyta: *Tetraëdron* (на 75%) и *Scenedesmus* (на 50%). Отдел Bacillariophyta характеризовался снижением видового состава у четырех родов: *Diatoma* (100% снижение), *Fragilaria* (на 57%), *Navicula* (на 57%), *Nitzschia* (на 25%). У цианобактерий каждый род был представлен 1-2 видами, поэтому при анализе использовали род с двумя представителями. Число видов рода *Aphanocapsa* снизилось на 50%, а представители родов *Meristopedia* и *Snowella* зарегистрированы не были.

Доминантные и устойчивые к стрессу виды. Изменения доминантных видов основных отделов фитопланктона представлено на рис. 4. У диатомовых водорослей было выявлено три доминантных вида: *Aulacoseira granulata*, *Stephanodiscus hantzschii* и *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusilla* (см. рис. 4, а). В 2018 г. наблюдали рост количества клеток *St. hantzschii* var. *pusilla* с 10 до 50%, а на следующий год данный показатель снижался до 30%. При снижении видового богатства в 2017 г. не было выявлено видов, вклад которых в количественные показатели фитопланктонных сообществ превышал 15%.

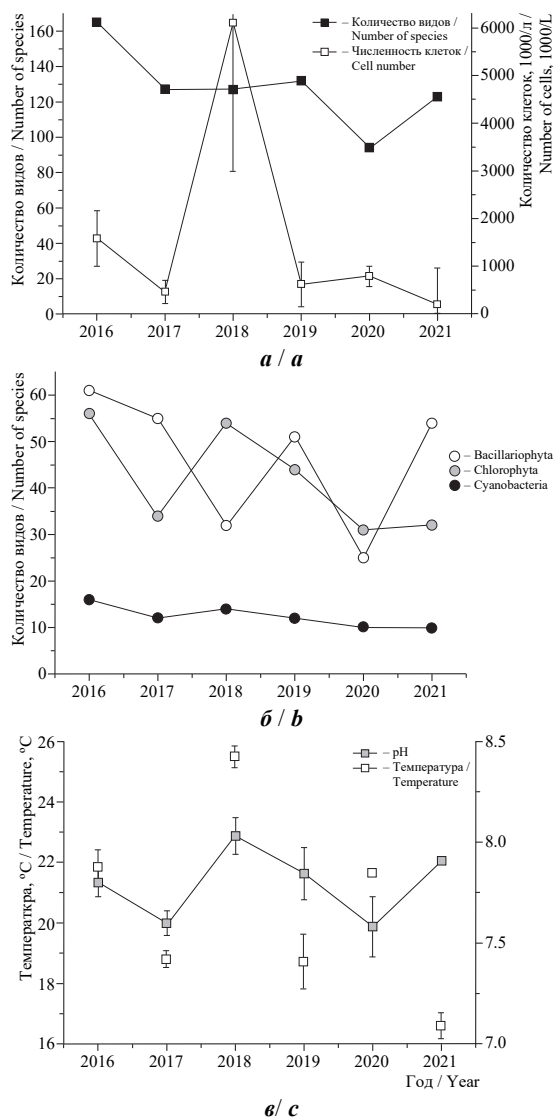


Рис. 2. Изменение общего количества видов (а), количества видов по отделам (б), pH и температуры (в) в дельте р. Великой в летний период
Fig. 2. Change in the total number of species (a), the number of species by phylum (b), pH and temperature (c) in the delta of the Velikaya River in the summer

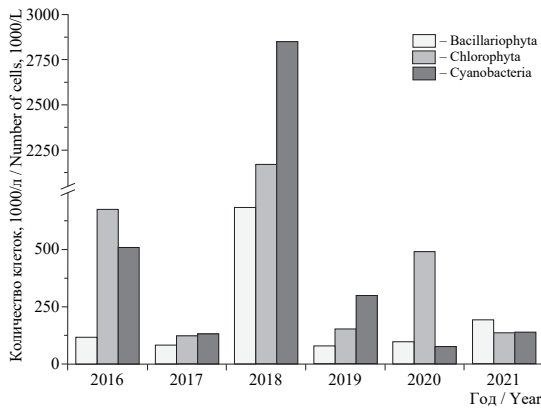


Рис. 3. Изменение количества клеток доминантных отделов Bacillariophyta, Chlorophyta и Cyanobacteria за пятилетний период

Fig. 3. Change in the number of cells of the dominant phyla of Bacillariophyta, Chlorophyta and Cyanobacteria over the five-year period

Затем в 2019 г. доминантным видом стал *Chlamydomonas monadina* (25%). В последующие два года четко выраженных доминант зеленых микроводорослей не было обнаружено.

У цианобактерий (см. рис. 4, с) на протяжении первых 4 лет основным доминантным видом была *Aphanocapsa delicatissima*, вклад которой варьировал от 40 до 50% за исключением 2017 г., когда доминировала *Aphanocapsa incerta* (56%). В 2018 и 2019 гг. некоторый вклад (от 10 до 22%) вносили *Aphanocapsa holsatica* и *Merismopedia minima*. В 2020 и 2021 гг. видов, количество которых превышало 20%, зарегистрировано не было.

Влияние pH и температуры. Известно, что pH среды влияет на химическое равновесие и, соответственно, на доступность биогенных элементов для фитопланктона, а также отражает количество растворенного неорганического углерода, доступного для фотосинтеза (Peterson et al., 1984). Изменения температуры и pH в дельте р. Великой в период исследования представлены на рис. 1, в. Максимальная (25.5°C) и минимальная (16.6°C) температуры были зарегистрированы в 2018 и 2021 гг. соответственно. Схожие между собой температуры наблюдали в 2016 и 2020 гг. (21.7°C), а также в 2017 и 2019 гг. (18.8°C). Минимальное значение pH 7.6 было зарегистрировано в 2017 и 2020 гг., а максимальное – 8.0 в 2018 г. В остальные годы значения pH были около 7.8.

Для определения степени возможной связи между температурами, pH, количеством клеток и видов доминантных отделов были рассчитаны коэффициенты корреляции (таблица). Наиболее высокая корреляция между температурой и количеством клеток была выявлена для отдела Chlorophyta ($r = 0.9$), затем следовал отдел Cyanobacteria ($r = 0.8$) и Bacillariophyta ($r = 0.7$). Связь между количеством видов и

Снижение количества видов в 2020 г. сопровождалось значительным ростом (с 3 до 70%) вклада *Aulacoseira granulata* и снижением *Stephanodiscus hantzschii*, который являлся доминантным в предыдущие несколько лет.

У представителей зеленых микроводорослей (см. рис. 4, б) снижение количества видов и концентрации клеток в 2017 г. по сравнению с 2016 г. сопровождалось значительным падением (с 60 до 2%) вклада *Chlamydomonas monadina* и увеличением вклада *Scenedesmus quadricauda* с 3 до 23%. В 2018 г. на фоне увеличения общего количества клеток фитопланктона произошла смена доминантного вида на *Binuclea-*

ДИНАМИКА СОСТАВА И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ФИТОПЛАНКТОНА

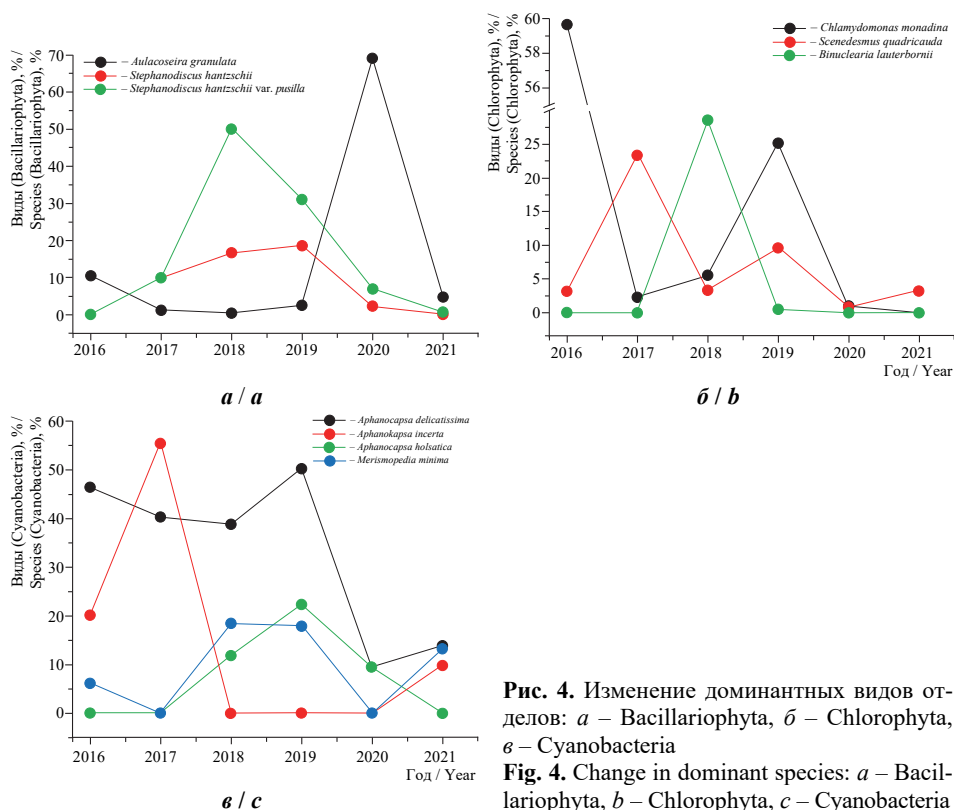


Рис. 4. Изменение доминантных видов отделов: а – Bacillariophyta, б – Chlorophyta, в – Cyanobacteria

Fig. 4. Change in dominant species: а – Bacillariophyta, б – Chlorophyta, в – Cyanobacteria

температурой была выражена в меньшей степени. Так, коэффициент корреляции между количеством видов и температурой составил 0.64 для отдела Chlorophyta и 0.57 для Cyanobacteria, что свидетельствовало о наличии положительной связи между этими параметрами. Такой результат согласуется с полученными ранее данными о предпочтении цианобактериями более высоких температур по сравнению с зелеными водорослями, что отражается в более выраженной зависимости скорости роста от температуры (Elliott, 2012).

Влияние pH на изменение количества клеток было наиболее высоким у двух отделов – Bacillariophyta и Cyanobacteria, для которых коэффициент корреляции составил 0.73 и 0.70 соответственно. Для зеленых водорослей коэффициент корреляции был несколько ниже – 0.59. Количество видов у диатомовых практически не было связано с pH ($r = 0.04$) и имелась слабая зависимость цианобактерий ($r = 0.34$). Для зеленых водорослей был выявлен более высокий коэффициент корреляции ($r = 0.60$).

Коэффициент корреляции, рассчитанный между концентрацией клеток или количеством видов и абиотическими факторами (температурой и pH)

Table. Correlation coefficient calculated between cell concentration or the number of species and abiotic factors (temperature and pH)

Параметр / Parameter	Bacillariophyta	Chlorophyta	Cyanobacteria
Клетки / t, °C / Cells / t, °C	0.71	0.90	0.80
Клетки / pH / Cells / pH	0.73	0.59	0.70
Виды / t, °C / Species / t, °C	-0.58	0.64	0.57
Виды / pH / Species / pH	0.04	0.60	0.34

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ структуры фитопланктона на данный момент является основным инструментом для оценки жизнеспособности водной экосистемы, а также для определения различных показателей качества воды (Barinova et al., 2006; Castellani, 2010). Следует особо отметить, что анализ многолетних изменений фитопланктонных сообществ необходим не только для выявления изменений в экосистеме водоемов, но и для определения причин этих изменений и прогнозирования на будущее.

В данной работе проведен анализ реакции доминантных отделов фитопланктонного сообщества дельты р. Великой (2016 – 2021 гг.) на основные абиотические факторы – pH и температуру. Основу флористического комплекса альгофлоры дельты составляли диатомовые и зеленые водоросли, что характерно для водоемов Псковской области (Drozdenco et al., 2020; Drozdenco, Volgusheva, 2021). Структурная трансформация планктона, отражающаяся в перераспределении вклада двух отделов, зависела от температуры. Так, увеличение температуры приводило к доминированию зеленых водорослей над диатомовыми, а понижение – к обратному эффекту, что позволяет прогнозировать доминирование отдела Chlorophyta при потеплении климата. Положительное влияние более высоких значений pH и температуры на количество клеток цианобактерий указывает на важность этих факторов в периоды цветения водоемов и синергическое усиление эффекта при одновременном действии этих параметров.

Исследования в течение шести лет, начиная с 2016 г., выявили тренд на снижение видового богатства и количества фитопланктона в дельте р. Великой. Видовое богатство уменьшилось примерно на 25%, в то время как численность клеток фитопланктона снизилась на 88% за этот период.

Снижение видового богатства в дельте р. Великой в течение исследованного периода главным образом происходило за счет снижения численности представителей доминантных отделов. В отделе Bacillariophyta наибольшее снижение видового разнообразия наблюдалось среди представителей следующих доминантных родов: *Diatoma* (75%), *Epithemia* (75%), *Cymbella* (60%), *Fragilaria* (55%), *Achnanthes* (50%), *Navicula* (57%) *Gyrosigma* (50%). Из отдела Chlorophyta наблюдали уменьшение данного показателя у представителей *Ankistrodesmus* (100%), *Tetraëdron* (75%), *Chlamydomonas* (57%) и *Scenedesmus* (50%). У цианобактерий был выявлен один доминантный род (*Aphanocapsa*), видовое разнообразие которого снизилось на 50%.

Выявленные различия в качественном и количественном составе фитопланктона могут быть связаны с особенностями сезонного развития, солнечной активности, с гидрохимическими особенностями (температура, динамика водных масс) и уровнем воды в дельте конкретного года в период отбора проб, а также с загрязнением водной среды в результате антропогенной деятельности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Barinova S. S., Medvedeva L. A., Anisimova O. V. *Biodiversity of Algae-indicators of the Environment*. Tel Aviv, Pilies Studio Publ., 2006. 498 p. (in Russian).
- Beaufort L., Probert I., de Garidel-Thoron T., Bendif E. M., Ruiz-Pino D., Metzl N., Goyet C., Buchet N., Coupel P., Grelaud M., Rost B., Rickaby R. E., de Vargas C. Sensitivity of coccolithophores to carbonate chemistry and ocean acidification. *Nature*, 2011, vol. 476, pp. 80–83. <https://doi.org/10.1038/nature10295>
- Castellani C. Plankton: A Guide to their ecology and monitoring for water quality. *Journal of Plankton Research*, 2010, vol. 32, iss. 2, pp. 261–262. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp102>
- Díaz S., Cabido M. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, vol. 16, iss. 1, pp. 646–655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Dixit S. S., Smol J. P., John C., Kingston D. F. Diatoms: Powerful indicators of environmental change. *Environmental Science & Technology*, 1992, vol. 26, iss. 1, pp. 22–33. <https://doi.org/10.1021/es00025a002>
- Drozdenko T. V., Antal T. K. Evaluating water quality in Velikaya River by using phytoplankton characteristics. *Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry*, 2021, no. 1, pp. 51–60 (in Russian). <https://doi.org/10.24143/2073-5529-2021-1-51-60>
- Drozdenko T. V., Volgusheva A. A. Phytoplankton and water quality of Lake Kuchane (Pskov region, Russia). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 3, pp. 251–261 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-3-251-261>
- Drozdenko T. V., Kek I. V., Mishkova T. A. Phytoplankton as a bioindicator of the water quality of lake Malenets (Pskov region). *Samara Journal of Science*, 2020, vol. 9, iss. 3, pp. 58–61 (in Russian). <https://doi.org/10.17816/snv202093110>
- Elliott J. A. Is the future blue-green? A review of the current model predictions of how climate change could affect pelagic freshwater cyanobacteria. *Water Research*, 2012, vol. 46, iss. 5, pp. 1364–1371. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2011.12.018>
- Finkel Z. V., Katz M. E., Wright J. D., Schofield O. M. E., Falkowski P. G. Climatically driven macroevolutionary patterns in the size of marine diatoms over the Cenozoic. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2005, vol. 102, iss. 25, pp. 8927–8932. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409907102>
- Hennon G. M. M., Hernández L. M. D., Haley S. T., Juhl A. R., Dyhrman S. T. Diverse CO₂-induced responses in physiology and gene expression among eukaryotic phytoplankton. *Frontiers in Microbiology*, 2017, vol. 8, article no. 2547. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02547>
- Ighalo J. O., Dulta K., Kurniawan S. B., Omoarukhe F. O., Ewuzie U., Eshiemogie S. O., Ojo A. U., Abdullah S. R. S. Progress in microalgae application for CO₂ sequestration. *Cleaner Chemical Engineering*, 2022, vol. 3, iss. 8, article no. 100044. <https://doi.org/10.1016/j.clce.2022.100044>
- Lebedeva O. A. Ecosystem of the Velikaya river delta and its impact on the Pskov-Chudskoe Lake. *Pskov Journal of Regional Studies*, 2006, vol. 20, no. 1, pp. 107–121 (in Russian).
- Locke A., Sprules W. G. Effects of acidic pH and phytoplankton on survival and condition of *Bosmina longirostris* and *Daphnia pulex*. *Hydrobiologia*, 2000, vol. 437, pp. 187–196. <https://doi.org/10.1023/A:1026563109217>

Nagelkerken I., Connell S. D. Global alteration of ocean ecosystem functioning due to increasing human CO₂ emissions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2015, vol. 112, iss. 43, pp. 13272–13277. <https://doi.org/10.1073/pnas.1510856112>

Peterson H. G., Healey F. P., Wagemann R. Metal toxicity to algae: A highly pH dependent phenomenon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1984, vol. 41, no. 6, pp. 974–979. <https://doi.org/10.1139/f84-11>

Raven J. A., Giordano M., Beardall J., Maberly S. C. Algal and aquatic plant carbon concentrating mechanisms in relation to environmental change. *Photosynthesis Research*, 2011, vol. 109, iss. 1–3, pp. 281–296. <https://doi.org/10.1007/s11120-011-9632-6>

Regaudie-de-Gioux A., Duarte C. M. Temperature dependence of planktonic metabolism in the ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 2012, vol. 26, iss. 1, article no. GB1015. <https://doi.org/10.1029/2010GB003907>

Sadchikov A. P. *Methods of Studying Freshwater Phytoplankton: Methodological Guide*. Moscow, Universitet i shkola, 2003. 157 p. (in Russian).

Wu Y., Campbell D. A., Irwin A. J., Suggett D. J., Finkel Z. V. Ocean acidification enhances the growth rate of larger diatoms. *Limnology and Oceanography*, 2014, vol. 59, iss. 3, pp. 1027–1034. <https://doi.org/10.4319/lo.2014.59.3.1027>

Yang Xe., Wu X., Hao Hl., He Z. L. Mechanisms and assessment of water eutrophication. *Journal of Zhejiang University SCIENCE*, 2008, vol. 9, iss. 3, pp. 197–209. <https://doi.org/10.1631/jzus.B0710626>

Dynamics of the composition and structure of phytoplankton communities in the Velikaya River in the period from 2016 to 2021

T. V. Drozdenko ^{1✉}, A. A. Volgusheva ², T. K. Antal ¹

¹ Pskov State University

2 Lenin Square, Pskov 180000, Russia

² Lomonosov Moscow State University

bldg. 1/12, Vorobyovi Gory, Moscow 119991, Russia

Received: June 24, 2024 / revised: July 30, 2024 / accepted: July 30, 2024 / published: December 17, 2024

Abstract. Freshwater phytoplankton is sensitive to environmental changes; therefore its monitoring is a crucial aspect of ecological, recreational and economic importance. Examination of the multi-year alterations in phytoplankton populations is of paramount importance, as it enables to elucidate the underlying drivers of the change and to formulate projections for future scenarios. The present work studies the dynamics of the dominant species of summer phytoplankton in the Velikaya River delta from 2016 to 2021, including the relationship between the species composition and the quantitative characteristics of phytoplankton with changes in pH and water temperature. In general, there was a tendency of decreasing the species diversity and the quantity of phytoplankton in the delta of the Velikaya River during the study period. In 2020 and 2021, there was a sharp decline in the number/biomass of the phytoplankton species that usually dominated in the river. These changes first affected green microalgae and cyanobacteria (2020), and then diatoms (2021). During the same period (2020–2021), the largest decrease in cell numbers was observed in the cyanobacterium *Aphanocapsa delicatissima*, which allows us to use this species as an indicator of the status of the phytoplankton in the Velikaya River delta. Water temperature and pH significantly influenced the numbers of cells of the dominant phyla (Bacillariophyta, Chlorophyta, and Cyanobacteria) and correlated weakly with the species composition. In particular, water temperature and pH influenced the numbers of cyanobacterial cells, indicating the importance of these factors in the initiation of blooms in water bodies and suggesting that the effect is enhanced by their simultaneous action.

Keywords: phytoplankton, dominant species, species composition, ecological equilibrium

Funding. The research was funded by the Russian Science Foundation (Project No. 23-24-00353).

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Drozdenko T. V., Volgusheva A. A., Antal T. K. Dynamics of the composition and structure of phytoplankton communities in the Velikaya River in the period from 2016 to 2021. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 4, pp. 431–441 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-431-441>

✉ Corresponding author. Laboratory of Integrated Environmental Research, Pskov State University, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Tatiana V. Drozdenko: <https://orcid.org/0000-0002-5553-2296>, tboichuk@mail.ru; Alena A. Volgusheva: <https://orcid.org/0000-0002-0414-1236>, volgusheva_alena@mail.ru; Taras K. Antal: <https://orcid.org/0000-0002-9690-8034>, taras_an@mail.ru.

Оригинальная статья

УДК 599.322.2(470.44)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-442-456>

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОСПОЛНЯЕМЫХ ПОТЕНЦИАЛОВ ПОПУЛЯЦИЙ ЛОСЯ (*ALCES ALCES*, *ARTIODACTYLA*, *MAMMALIA*) ПО ДИНАМИЧЕСКИМ РЯДАМ ЧИСЛЕННОСТИ

И. А. Кондратенков , М. Л. Опарин, О. С. Опарина

Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 410028, г. Саратов, ул. Рабочая, д. 24

Поступила в редакцию 03.06.2024 г., после доработки 25.07.2024 г., принята 25.07.2024 г., опубликована 17.12.2024 г.

Аннотация. Настоящая статья посвящена усовершенствованию метода определения восполняемых потенциалов популяций диких животных по динамическим рядам их численности. Суть метода состоит в том, что если динамический ряд численности содержит в себе хорошо выраженный достаточно протяженный участок перехода популяции от меньшей ее численности к большей, то его можно аппроксимировать логистической кривой и определить значения нижнего и верхнего стационарных состояний популяции. Для этого необходимо выбирать наиболее продолжительный временной период, пригодный для соответствующей аппроксимации. После этого в динамическом ряде численности нужно определить временной период, в который численность росла наиболее быстро и с помощью прямойлинейной аппроксимации нужно определить значение фактического максимального годового прироста популяции. После этого можно определить восполняемый потенциал популяции как отношение четырехкратного значения фактического максимального годового прироста популяции к разности значений верхнего и нижнего стационарных состояний популяции. В том случае, когда в изучаемой популяции миграции животных незначительны или их объемы малы, по сравнению с внутренним воспроизводством, то можно говорить о тождестве восполняемого потенциала биотическому. Нами установлено, что наследственно обусловленный репродуктивный потенциал лося во всех исследованных нами популяциях примерно одинаков, независимо от мест их обитаний и близок к значению величины $r_m = 0.5$. Анализ фактически реализованной максимальной скорости роста рассмотренных популяций лося показал, что интенсивность их добычи в настоящее время может быть увеличена минимум в два-три раза без каких-либо негативных последствий.

Ключевые слова: лось, восполняемый потенциал, динамические ряды численности популяций, репродуктивный потенциал

Соблюдение этических норм. Исследования проводили без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

 Для корреспонденции. Лаборатория экологии наземных позвоночных степной зоны Саратовского филиала Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адреса: Кондратенков Игорь Алексеевич: kondri60@mail.ru; Опарин Михаил Львович: <https://orcid.org/0000-0002-9629-7579>, oparinml@mail.ru; Опарина Ольга Сергеевна: <https://orcid.org/0000-0001-5581-4122>, otis07@mail.ru.

Для цитирования. Кондратенков И. А., Опарин М. Л., Опарина О. С. Определение восполняемых потенциалов популяций лося (*Alces alces*, Artiodactyla, Mammalia) по динамическим рядам численности // Поволжский экологический журнал. 2024. № 4. С. 442 – 456. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-442-456>

ВВЕДЕНИЕ

Реальная среда обитания любого вида животных всегда имеет ограниченные ресурсы, необходимые для обеспечения их жизнедеятельности. Поэтому среда обитания характеризуется емкостью, определяющей предельную численность популяций животных, обитающих здесь, ее еще называют потенциальной емкостью. Если фактическая численность популяции мала, она растет экспоненциально, когда численность приближается к максимально возможной, ее рост экспоненциально замедляется. Такой характер изменения численности называется логистическим и описывается уравнением Ферхюльста – Пирла

$$\frac{dN}{dt} = r_m N \left(1 - \frac{N}{K} \right), \quad K > 0, \quad (1)$$

где N – фактическая численность популяции, r_m – максимальная экспоненциальная скорость роста популяции, удельная скорость роста без ограничений со стороны внешних ресурсов, K – предельное значение численности популяции, определяемое потенциальной емкостью среды обитания.

Величину r_m еще называют репродуктивным или биотическим потенциалом. При анализе динамических рядов численности диких животных, во многих случаях, можно выделить участки, где рост их численности имел достаточно выраженный логистический характер.

Расчет репродуктивного потенциала обычно производят по оценкам плодовитости и выживаемости для различных составляющих популяцию возрастных групп (Caughey, 1979; Gilyarov, 1990). Это достаточно легко сделать для групп животных, наблюдаемых в неволе, и совсем не просто для популяций диких животных, особенно крупных, наблюдаемых в полевых условиях. Поэтому исследования по оценке репродуктивных потенциалов диких копытных животных проводились лишь в отношении некоторых их популяций (Kelker, 1947; Andersen, 1962; Murphy, 1963; Morisita, 1965; Saether et al., 2002; Nygrén et al., 2007; Kaeuffer et al., 2010; Glushkov et al., 2013; Glushkov, 2015; Peters et al., 2020; Paterson et al., 2021).

В предыдущей работе (Kondratenkov et al., 2021) нами была показана принципиальная возможность определения репродуктивных или биотических потенциалов популяций некоторых видов диких копытных животных по динамическим рядам их численности на примере Саратовской области. При этом предполагалось, что популяции указанных животных достаточно крупные, чтобы их можно было считать условно изолированными. То есть предполагалось, что потенциальный рост их численности определялся в первую очередь внутренними факторами, такими как рождаемость и смертность, а внешними факторами, такими как миграции, можно было бы пренебречь.

Однако надо иметь в виду, что в реальности даже региональные популяции диких копытных животных нельзя считать достаточно изолированными, чтобы пренебрегать миграционными процессами. Потенциальная скорость роста численности этих популяций может быть существенно больше таковой скорости, определяемой репродуктивным потенциалом, за счет притока животных с соседних территорий или, наоборот меньше, если перемещения животных будут происходить в обратном направлении. Миграционные процессы коренным образом будут отражаться на динамических рядах численности таких популяций.

Поэтому определяемую нами по динамическим рядам численности оценку максимальной экспоненциальной скорости роста популяции r_0 в общем случае нельзя полностью отождествлять с репродуктивным потенциалом этой популяции r_m , следовательно, необходимо определиться с терминами.

В настоящей статье величину r_0 мы будем называть восполняемым потенциалом. В тех случаях, когда его можно будет отождествлять с репродуктивным потенциалом, это будет оговариваться особо.

Целью настоящего исследования является усовершенствование метода определения восполняемых потенциалов популяций диких животных по динамическим рядам их численности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Проанализирована динамика состояния популяций лося (*Alces alces* L.) в различные периоды времени на территории России и Финляндии, а также в таких субъектах Российской Федерации, как Республика Карелия, Мурманской и Саратовских областях. При этом были использованы данные о численности этого вида А. А. Данилкина (Danilkin, 1999), Росстата, специально уполномоченных государственных органов по охране и использованию охотничьих ресурсов Российской Федерации, Республики Карелия, Мурманской и Саратовской областей.

Выражение 1 хорошо описывает динамику изолированной популяции живых организмов, численность которых начинает увеличиваться от некоторой величины близкой к нулю и далее стремится к некоторой конечной фиксированной величине, ограниченной внешними ресурсами. Однако рост численности реальных популяций диких животных начинается с величин равных сотням, тысячам или десяткам тысяч особей, в связи с чем нами был предложен следующий метод определения восполняемого потенциала популяции.

Сначала данные динамического ряда численности аппроксимируются логистической кривой вида

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{K_L}{N} \right) \left(1 - \frac{N}{K_U} \right), \quad K_U > 0, \quad K_L \geq 0, \quad K_U \geq K_L, \quad (2)$$

где r – логистический коэффициент функции, K_U и K_L – возможные стационарные значения численности популяции, соответствующие фактической емкости среды обитания вида на исследуемой территории, K_U соответствует лучшему, а K_L худшим условиям обитания в течение рассматриваемого периода времени.

Аппроксимация проводилась методом наименьших квадратов.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОСПОЛНЯЕМЫХ ПОТЕНЦИАЛОВ ПОПУЛЯЦИЙ ЛОСЯ

Временной период для аппроксимации выбирался таким образом, чтобы он включал в себя не только период непосредственного увеличения размеров популяции, но и полностью периоды стационарного состояния непосредственно предшествующие и (или) последующие за ростом численности. Если период стационарного состояния был не выражен, а имели место минимумы или максимумы, то в качестве периода стационарного состояния выбирались года, на которые приходились указанные минимумы или максимумы, а также 1 – 3 года им предшествующих и 1 – 3 года им последующих, в зависимости от вариабельности или надежности данных учета.

В общем случае, в отличие от функции Ферхюльста – Пирла, коэффициент r в выражении 2 не имеет четкой биологической интерпретации, так как его значение, при одной и той же форме кривых, будет зависеть от конкретного положения графика функции относительно оси абсцисс.

Далее выражение 2 приводилось к виду выражения 1 путем параллельного переноса, совмещая нижнюю асимптоту логистической кривой выражения 2 с осью абсцисс. Для чего из всех значений динамического ряда численности вычиталась величина K_L . Затем по новым значениям динамического ряда проводилась аппроксимация логистической кривой выражения 1, заново определялась величина r , которая в дальнейшем обозначалась нами как r_0 . Здесь следует отметить, что заново определенную величину K нельзя интерпретировать как потенциальную емкость среды обитания, она в данном случае будет обозначать лишь верхний предел логистической функции и, в дальнейшем, в соответствии с целями настоящей статьи, будем обозначать ее как K^* .

Первоначально мы интерпретировали величину r_0 , полученную таким образом, как оценку восполняемого потенциала популяции. Однако в дальнейшем выяснилось, что чем больше часть динамического ряда, вбираемого в качестве нижнего или верхнего стационарных состояний, тем меньше значение параметра r_0 , при всех прочих равных условиях, таково влияние некоторых особенностей метода наименьших квадратов. Возникла необходимость в определении некоторого объективного критерия для продолжительности временного периода, выбираемого для анализа динамического ряда численности.

Собственно, в этом и заключается усовершенствование предложенного нами ранее метода определения восполняемых потенциалов популяций диких животных по динамическим рядам их численности.

В общем случае величина r определяет крутизну наклона логистической кривой (скорость роста численности), последнюю можно также оценить при помощи касательной к указанной кривой в точке ее перегиба.

Как уже отмечалось ранее, логистическая кривая имеет три стадии роста, начальная стадия является приблизительно экспоненциальной, затем, по мере приближения к верхнему пределу, рост замедляется и становится линейным, а по достижении этого предела рост постепенно прекращается. Наибольших значений скорость роста достигает в точке перегиба, то есть на этапе линейного роста. Если в точке перегиба провести касательную прямую вида $y = a_0 + a_1x$, то коэффициент a_1 (показатель максимального годового прироста популяции) и будет дополнительной оценкой крутизны соответствующей логистической кривой.

Значение коэффициента a_1 касательной к логистической кривой в точке ее перегиба определяется формулой

$$a_1 = \frac{r_0 K^*}{4}, \quad (3)$$

где r_0 – логистический коэффициент, в нашем случае оценка максимальной удельной скорости роста или восполняемого потенциала, K^* – верхний предел логистической функции.

Далее, если в рассматриваемом динамическом ряду выбрать временной период, где численность росла примерно линейно, то аппроксимируя этот участок прямой линией, мы получим значение коэффициента a_1 (показатель фактического максимального годового прироста популяции), который можно взять в качестве критерия оценки пригодности логистических кривых, получаемых аппроксимацией различных временных периодов изучаемого динамического ряда. В дальнейшем будем обозначать его как a_1^0 .

Затем из всех логистических кривых, полученных для всех возможных временных периодов, выбираемых в качестве основы для последующей аппроксимации, выбрать те, для которых значение коэффициента a_1 соответствующих им касательных меньше значения величины a_1^0 .

После чего, из отобранных логистических кривых следует выбрать ту, для которой значение коэффициента a_1 наиболее близко к значению величины a_1^0 , ее логистический коэффициент r_0 и следует принимать за восполняемый потенциал популяций.

Это достаточно трудоемкий процесс, требующий значительных объемов вычислений, кроме того, он не всегда применим, например, когда нижнее или верхнее стационарные состояния слабо выражены, или вместо них имеются локальные максимумы или минимумы.

Поэтому мы прибегли к возможности аналитического определения величины r_0 посредством выражения 3, если в указанное выражение вместо величины a_1 подставить величину a_1^0 , то можно определить значение максимальной удельной или экспоненциальной скорости роста популяции, соответствующее фактическому максимальному годовому приросту популяции

$$r_0 = \frac{4a_1^0}{K^*}. \quad (4)$$

Получаемое таким образом значение величины r_0 практически не зависит от продолжительности временного периода, выбираемого для анализа динамического ряда численности и, соответственно, указанная величина может быть интерпретирован как восполняемый потенциал популяции.

Если при этом исходить из того, что $K^* \approx K_U - K_L$, то окончательно выражение для определения максимальной удельной или экспоненциальной скорости роста популяции можно переписать в виде

$$r_0 = \frac{4a_1^0}{K_U - K_L}. \quad (5)$$

Использование выражения 5 для определения восполняемых потенциалов популяций существенно снижает объем проводимых вычислений, так как отпадает

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОСПОЛНЯЕМЫХ ПОТЕНЦИАЛОВ ПОПУЛЯЦИЙ ЛОСЯ

необходимость в приведении выражения 2 к виду уравнения Ферхюльста – Пирла. Кроме того, все переменные в выражении 5 имеют четкую биологическую интерпретацию.

Правда, значения величины r_0 , полученные в соответствии с выражением 5, могут несколько отличаться от аналогичных значений, полученных в соответствии с выражением 4, однако, эти отличия бывают не всегда и они незначительны. В целом указанная замена выражения 4 на выражение 5 себя оправдывает.

Теперь мы можем окончательно сформулировать метод определения восполняемых потенциалов популяций диких животных по динамическим рядам их численности.

Если динамический ряд численности содержит в себе хорошо выраженный и достаточно протяженный участок перехода популяции от меньшей ее численности к большей, то необходимо аппроксимировать его логистической кривой (выражение 2), с целью определения значений величин K_L и K_U , нижнего и верхнего пределов ряда (стационарных состояний популяции). Для чего необходимо выбирать наиболее продолжительный временной период, пригодный для соответствующей аппроксимации. Следует учитывать, что предложенный нами метод оценки восполняемых потенциалов является статистическим, поэтому чем больше данных временного ряда будет использовано, тем надежнее будут окончательные оценки.

Затем на динамическом ряде необходимо определить временной период, где численность росла наиболее быстро, с помощью прямолинейной аппроксимации определить значение величины a^0 (фактического максимального годового прироста популяции). Подставить найденные значения указанных величин в выражение 5, и определить, таким образом, значение величины r_0 (восполняемого потенциала популяции).

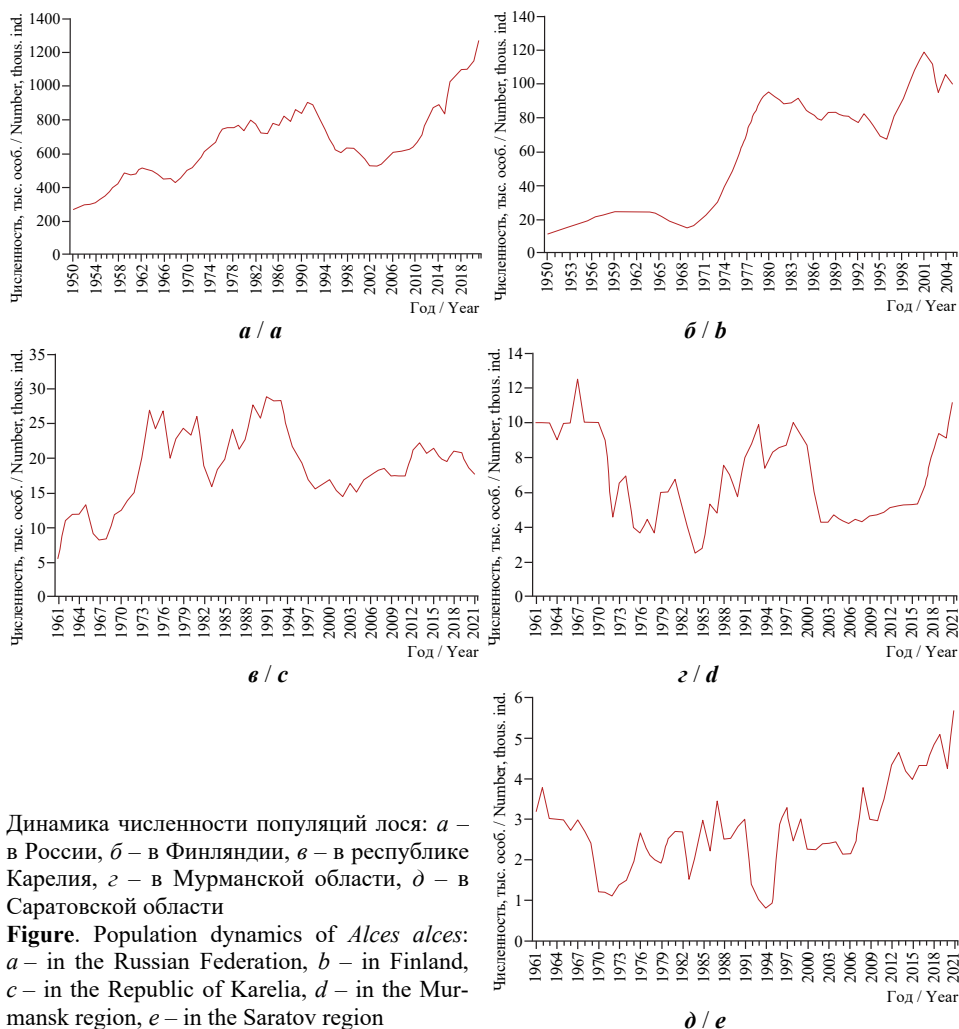
В случае, когда в изучаемой популяции миграции животных незначительны или их объемы малы, по сравнению с внутренним воспроизводством, можно говорить о тождестве восполняемого потенциала биотическому и примерном равенстве величин r_0 и r_m .

Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010 (Microsoft Corp.), статистические расчеты выполнены с использованием пакета программ STATISTICA 6.0 (Statsoft Inc., OK, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На рисунке ($a - d$) представлены графики динамики численности лося (*Alces alces* L.) на территории России, Финляндии, Республики Карелия, Мурманской и Саратовской областей.

Сведения о численности лося на территории России даны за период с 1950 по 2021 г. График динамического ряда достаточно гладкий, кроме незначительного периода с 1979 по 1992 г., а также небольшого, но резкого снижения численности в 2015 г., которое можно считать результатом стечения некоторых случайных обстоятельств во время проведения учетов, а не реальным сокращением численности.



На графике хорошо выделяются три периода роста численности популяции лося – до 1959 г., с 1968 по 1979 г., с 2002 г. и по настоящее время.

Сведения о численности лося на территории Финляндии даны за период с 1950 по 2005 г. График динамического ряда тоже достаточно гладкий, выделяются два периода роста численности с 1969 по 1981 г. и с 1996 по 2001 г. Последний рост популяции лося был искусственно прерван за счет повышенной интенсивности его добычи (Danilkin, 1999).

Сведения о численности лося на территориях республики Карелия, Мурманской и Саратовской областей представлены за период с 1961 по 2021 г. Графики динамических рядов численности для указанных субъектов Российской Федерации

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОСПОЛНЯЕМЫХ ПОТЕНЦИАЛОВ ПОПУЛЯЦИЙ ЛОСЯ

имеют выраженную пилообразность, что объясняется наличием случайных составляющих в данных о численности лося. Это, в свою очередь, объясняется небольшой численностью популяций этого вида в указанных субъектах Российской Федерации по сравнению с ранее рассмотренными популяциями.

Для республики Карелия можно выделить две выраженных стадии роста численности с 1967 по 1974 г. и с 1983 по 1991 г. Можно также говорить о некотором росте численности в период с 2002 по 2013 г., но он слабо выражен.

Для Мурманской области выделяются две стадии роста численности с 1975 по 1999 г., а также с 2002 г. и по настоящее время.

Для Саратовской области уверенно можно говорить только об одном хорошо выраженном периоде роста численности с 2000 г. и по настоящее время.

В табл. 1 приведены данные об участках, представленных выше динамических рядов численности лося, выбранных для проведения соответствующего анализа и определения восполняемых потенциалов популяций.

Таблица 1. Временные периоды, выбранные для определения восполняемых потенциалов рассматриваемых популяций лося по динамическим рядам их численности

Table 1. Time periods chosen for determining the replenishable potentials of the considered populations of *Alces alces* according to their dynamic abundance series

Регион обитания популяции / Region of the population habitat	Временной период численности, выбранный для логистической аппроксимации / Time headcount period selected for logistic approximation	Временной период наблюдает- мого роста численности / Time period of the observed population growth	Год фактически наибольшего роста численности / Year of the actual highest abundance growth	Временной период, выбранный для прямой аппроксимации / Time period selected for straight-line approximation
Россия (1) / Russian Federation (1)	1958 – 1987	1968 – 1979	1973	1968 – 1976
Финляндия / Finland	1953 – 1984	1969 – 1981	1974	1972 – 1980
Республика Карелия (1) / Republic of Karelia (1)	1961 – 1981	1967 – 1974	1971	1968 – 1974
Республика Карелия (2) / Republic of Karelia (2)	1982 – 1993	1983 – 1991	1987	1983 – 1991
Мурманская область (1) / Murmansk region (1)	1975 – 1999	1984 – 1998	1989	1985 – 1993
Россия (2) / Russian Federation (2)	1997 – 2021	2002 – 2021	2014	2009 – 2021
Республика Карелия (3) / Republic of Karelia (3)	1998 – 2019	2002 – 2013	2009	2004 – 2013
Мурманская область (2) / Murmansk region (2)	2002 – 2021	2016 – 2021	2018	2016 – 2021
Саратовская область / Saratov region	2000 – 2021	2004 – 2021	2010	2006 – 2013

Теперь определим изложенным выше методом восполняемые потенциалы для различных популяций лося в различные периоды их роста численности. Соответствующие расчеты представлены в табл. 2.

Здесь мы видим, что полученный коэффициент максимальной удельной скорости роста популяции лося в целом для Российской Федерации в первый выбранный для анализа период роста численности $r_0 = 0.46$ незначительно уступает такому для финской популяции лосей примерно для того же времени $r_0 = 0.49$, что

для нас было несколько неожиданным. Ведь популяция лося в Российской Федерации состоит из множества территориальных популяций этого вида, сравнимых по численности с финской популяцией лосей. Это говорит о том, что рост численности, по крайней мере, в большинстве из них проходил примерно в одно и то же время, что можно объяснить действием некоторого глобального для всего ареала обитания лося в России фактора.

Таблица 2. Характеристики состояний рассматриваемых популяций лося в различные периоды времени и их восполняемые потенциалы

Table 2. Characteristics of the states of the considered populations of *Alces alces* in different periods of time and their replenishing potentials

Регион обитания популяции / Region of the population habitat	Численность популяции до начала периода роста, особей / Population size before the beginning of the growth period, individuals	Численность популяции по окончании периода роста, особей / Population size at the end of the growth period, individuals	Фактически достигнутый максимальный ежегодный прирост численности, особей / Actual maximum annual population growth actually achieved, individuals	Максимальная удельная скорость роста популяции (восполнимый потенциал) / Maximum specific population growth rate (replenishable potential)
Россия (1) / Russian Federation (1)	450000	779000	38000	0.46
Финляндия / Finland	19300	97200	9527	0.49
Республика Карелия (1) / Republic of Karelia (1)	9800	24700	2857	0.77
Республика Карелия (2) / Republic of Karelia (2)	16500	29400	1488	0.46
Мурманская область (1) / Murmansk region (1)	4380	9090	718	0.61
Россия (2) / Russian Federation (2)	<i>570000</i>	<i>1290000</i>	<i>49600</i>	<i>0.28</i>
Республика Карелия (3) / Republic of Karelia (3)	15720	21000	534	0.40
Мурманская область (2) / Murmansk region (2)	<i>4440</i>	<i>13400</i>	<i>1089</i>	<i>0.49</i>
Саратовская область / Saratov region	2160	4960	314	0.45

Примечание. Курсивом выделены популяции, рост численности которых к настоящему времени не завершен.

Note. The populations whose growth has not been completed by now are highlighted in italics.

Если сравнивать первый выбранный для анализа период роста численности лося в Российской Федерации со вторым, наблюдаемым в настоящее время, то коэффициент максимальной удельной скорости роста численности во втором случае $r_0 = 0.28$ почти в два раза меньше, чем в первом.

Это можно объяснить тем, что благоприятные условия для роста численности популяции лося в различных регионах Российской Федерации складывались в различные временные периоды начала XXI в. Например, для Саратовской области рост численности был связан с закреплением значительной части охотничьих угодий за частными охотпользователями в начале 2000-х гг. (Oparin et al., 2018; Kondratenkov, 2023). Указанная растянутость по времени создания благоприятных условий при-

вела к сглаживанию кривой роста численности лося в целом для России и, соответственно, к занижению показателя потенциальной удельной скорости роста популяции. Если посмотреть на аналогичные показатели для региональных популяций лося за это же время, то они существенно больше, для Мурманской области $r_0 = 0.49$, для Саратовской области $r_0 = 0.45$, для республики Карелия $r_0 = 0.40$.

Здесь отметим, что показатели потенциальной удельной скорости роста, определенных ранее для популяций лося в республике Карелия и Мурманской области больше таковых в настоящее время. Это говорит о зависимости восполняемого потенциала одной и той же популяции от складывающихся внешних условий, благоприятных для раскрытия этого потенциала или нет. Кроме того, можно заключить, что потенциальная емкость среды обитания не является постоянной величиной, и она меняется с течением времени.

Если говорить о репродуктивных потенциалах, то в качестве таких следует рассматривать восполняемые потенциалы, определяемые для достаточно крупных популяций, которые можно считать условно изолированными, при складывании наиболее благоприятных условий для роста численности. В качестве таковых можно считать популяции лося на территории Финляндии и России в целом в период 60-х и 70-х гг. XX в. Отсюда можем заключить, что наследственно обусловленный репродуктивный потенциал лося близок к значению величины $r_m = 0.5$ и он примерно одинаков для всех его популяций, независимо от мест их обитаний. Это несколько больше, чем определялось другими исследователями по соотношению возрастных групп. Для популяции лося в Финляндии $r_m = 0.45$ (Nygrén et al., 2007), в Челябинской области $r_m = 0.37 - 0.41$ (Glushkov et al., 2013), в Кировской области $r_m = 0.42$ (Glushkov, 2015). При этом отметим, что сами различия не принципиальны, возможно это связано с определенными трудностями при определении точных размеров возрастных групп в природных популяциях животных.

Определенный нами репродуктивный потенциал лося означает рост поголовья этого вида, в отсутствие ограничений со стороны внешних ресурсов, примерно на 65% ежегодно. Если рассматривать некоторую условную популяцию лосей, где соотношение полов примерно одинаково, то это означает, что на одну самку старше 1 года будет приходиться 1.3 новорожденных телят.

Это вполне допустимый показатель, так плодовитость лосей, по данным лицензионного отстрела в различных частях его ареала обитания, составляет в среднем 1.3 (1.1 – 1.6) эмбриона на беременную самку. Однако реальная плодовитость лосей, очевидно, несколько выше данных, приводимых по результатам анализа лицензий. На костромской и печорской лосефермах на одну взрослую самку приходится не менее 1.3 телят, а на беременную – 1.55 – 1.63 новорожденных (Danilkin, 1999).

Таким образом, если определенное значение удельной скорости роста популяции лося менее 0.5, то, скорее всего, рост численности происходит преимущественно за счет внутреннего воспроизводства, а если больше указанной величины, то существенную роль будет иметь миграция животных с соседних территорий. Как это имеет место для популяций лося на территориях республики Карелия в период с 1967 – 1974 гг. и Мурманской области в период 1984 – 1998 гг.

Потенциальная удельная скорость роста сама по себе интересна с теоретической точки зрения, на практике больший интерес представляет фактическая максимальная или наибольшая реализованная скорость роста популяции.

Разницу между репродуктивным или биотическим потенциалом и скоростью роста, наблюдаемой в реальных полевых условиях, часто используют как меру сопротивления среды, которая характеризует сумму всех лимитирующих факторов среды, препятствующих реализации биотического потенциала (Odum, 1986). В принципе, то же самое можно сказать и о восполняемом потенциале.

Ранее наибольшая реализованная удельная скорость роста популяции находилась нами (Kondratenkov et al., 2021) из максимума функции

$$r_f(t) = r \left(1 - \frac{K_L}{N_t} \right) \left(1 - \frac{N_t}{K_U} \right). \quad (6)$$

Наибольших значений данная функция достигает примерно тогда же, когда наступает перегиб соответствующей логистической кривой.

Соответствующие расчеты приведены во второй и третьей колонках табл. 3, здесь мы видим, что реализованные скорости роста варьируют в очень широких пределах даже для одной и той же популяции в различные периоды времени, например в республике Карелия. Следует учитывать, что реализованные скорости роста рассматриваемых популяций лося были достигнуты при одновременной их хозяйственной эксплуатации. Среднегодовые значения интенсивности добычи лосей за соответствующие временные периоды представлены в четвертой колонке табл. 3.

Таблица 3. Фактически реализованные скорости роста рассматриваемых популяций лося, интенсивность их официальной добычи и предполагаемый максимальный прирост поголовья в отсутствии промысла

Table 3. Actually observed growth rates of the considered populations of *Alces alces*, the intensity of their official harvest and the estimated maximum growth rate of the population in the absence of hunting

Регион обитания популяции / Region of population habitat	Наибольшая реализованная скорость роста / Highest observed growth rate		Интенсивность официальной добычи от после промысловой численности, % / Intensity of official production from the post-harvest abundance, %	Предполагаемая фактическая максимальная скорость роста при отсутствии добычи, % / Estimated actual maximum growth rate in the absence of hunting, %
	удельная / specific	абсолютная, % / absolute, %		
1	2	3	4	5
Россия (1) / Russian Federation (1)	0.0481	4.92	5.51	10.43
Финляндия / Finland	0.1812	19.87	39.26	59.13
Республика Карелия (1) / Republic of Karelia (1)	0.1808	19.81	н.д. / n.d.	–
Республика Карелия (2) / Republic of Karelia (2)	0.0704	7.29	н.д. / n.d.	–

Окончание табл. 3
Table 3. Continuation

1	2	3	4	5
Мурманская область (1) / Murmansk region (1)	0.0986	10.37	н.д. / n.d.	–
Россия (2) / Russian Federation (2)	0.0696	7.21	3.13	10.34
Республика Карелия (3) / Republic of Karelia (3)	0.0308	3.13	3.35	6.48
Мурманская область (2) / Murmansk region (2)	0.1351	14.46	3.06	17.52
Саратовская область / Saratov region	0.0726	7.53	3.16	10.69

Примечание. н.д. – нет данных.*Note.* n.d. – no data.

С одной стороны, логично предположить, что в отсутствии добычи фактическая скорость роста популяции была бы выше, соответствующие расчеты приведены в последней колонке табл. 3.

С другой стороны, фактически достигнутый максимальный прирост популяции можно рассматривать как возможный резерв для увеличения интенсивности добычи, без опасения возникновения каких-либо негативных последствий.

К сожалению, у нас нет сведений об интенсивности официальной добычи лосей в республике Карелия и Мурманской области в предыдущие годы, а по имеющимся данным наибольшую реализованную скорость роста численности, как в чистом виде, так и при предполагаемом отсутствии промысла, показала финская популяция лося, в последнем случае 59% ежегодного прироста. Это уже сравнимо с рассчитанным нами ранее биотическим потенциалом этой популяции – 63% ежегодного прироста.

Принято считать, что Финляндия имеет более благоприятные условия для реализации биотического потенциала популяции лося в связи с близостью Атлантического океана. Из-за чего на большей ее территории имеют место более теплые, чем у нас, в том числе и на карельском перешейке, зимы, больше осадков летом и менее выражены возвраты холодов в период появления молодняка (Alisov, 1950; Lomanov, 2007).

Здесь интересно посмотреть, как увеличивалась добыча лосей в Финляндии по мере роста популяции этого вида. Если вначале она составляла 26% от промысловой численности, то к концу роста – 65%, после чего численность популяции стабилизировалась на уровне примерно 90 тысяч особей и начала постепенно снижаться. Однако, начиная с 1996 г., она опять стала увеличиваться и чтобы обратить это увеличение вспять, интенсивность добычи пришлось увеличить до 70% и более (Danilkin, 1999).

Приведенный пример хозяйственной эксплуатации финской популяции лося подтверждает адекватность сделанного нами ранее предположения о биотическом потенциале этого вида. При этом на стадии роста популяции оптимальная норма относительной добычи животных будет находиться между предполагаемой наибольшей реализованной скоростью роста этой популяции при отсутствии промысла и ее восполняемого потенциала. В зависимости от внешних условий среды обитания указанная норма может быть ближе или к одному, или к другому параметру.

Во всяком случае, предполагаемая наибольшая реализованная скорость роста популяции при отсутствии промысла может служить некоторым ориентиром, для определения минимально необходимой нормы добычи при рациональном использовании ресурсов популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Если в предыдущей работе нами (Kondratenkov et al., 2021) была показана принципиальная возможность определения репродуктивных потенциалов диких копытных животных по динамическим рядам их численности, то в настоящем исследовании были произведены некоторые доработки, позволяющие широко применять указанный метод на практике.

Суть метода заключается в следующем: если динамический ряд численности содержит в себе хорошо выраженный и достаточно протяженный участок перехода популяции от меньшей ее численности к большей, то необходимо аппроксимировать его логистической кривой, определить значения нижнего и верхнего стационарных состояний популяции. Для этого необходимо выбирать наиболее продолжительный временной период, пригодный для соответствующей аппроксимации. Затем на динамическом ряде необходимо определить временной период, где численность росла наиболее быстро, с помощью прямолинейной аппроксимации определить значение фактического максимального годового прироста популяции. После чего определить восполняемый потенциал популяции как отношение четырехкратного значения фактического максимального годового прироста популяции к разности значений верхнего и нижнего стационарных состояний популяции.

Если возникнут затруднения при выборе временного периода для прямолинейной аппроксимации, то следует руководствоваться принципом – лучше несколько занижить определяемый показатель фактического максимального годового прироста популяции, чем его завысить.

В случае, когда в изучаемой популяции миграции животных незначительны или их объемы малы, по сравнению с внутренним воспроизводством, можно говорить о тождестве восполняемого потенциала биотическому.

По всей видимости, наследственно обусловленный репродуктивный потенциал лося примерно одинаков для всех его популяций, независимо от мест их обитаний и близок к значению величины $r_m = 0.5$.

Что касается фактически реализованной максимальной скорости роста рассмотренных популяций лося, то она будет определяться результатом совместного взаимодействия их репродуктивных потенциалов, миграционных процессов и условий среды обитания. Указанный показатель имеет практическое значение и должен использоваться при планировании хозяйственного использования этого вида. Его анализ показывает, что интенсивность добычи популяций лося в настоящее время в рассмотренных нами субъектах Российской Федерации, как и в целом по Российской Федерации, может быть увеличена минимум в два – три раза без каких-либо негативных последствий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Alisov B. P. *Climatic Areas of Foreign Countries*. Moscow, Gosudarstvennoe izdatel'stvo geograficheskoi literatury, 1950. 352 p. (in Russian).

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОСПОЛНЯЕМЫХ ПОТЕНЦИАЛОВ ПОПУЛЯЦИЙ ЛОСЯ

Andersen J. Roe-deer census and population analysis by means of modified marking release technique. In: E. D. Le Cren, M. W. Holdgate, eds. *The Exploitation of Natural Animal Populations*. Oxford, Blackwell, 1962, pp. 72–80.

Caughy G. *Analysis of Vertebrate Populations*. Moscow, Mir, 1979. 362 p. (in Russian).

Danilkin A. A. *Deers (Cervidae)*. Moscow, GEOS, 1999. 552 p. (in Russian).

Gilyarov A. M. *Population Ecology*. Moscow, Moscow State University Press, 1990. 191 p. (in Russian).

Glushkov V. M. The growth rate of a population moose (*Alces alces*) in early winter. *Sa-marskaya Luka: Problems of Regional and Global Ecology*, 2015, vol. 24, no. 4, pp. 159–165 (in Russian).

Glushkov V. M., Safonov V. G., Sergeyev A. A., Shevnina M. S. Analysis of elk population dynamics in the Southern Urals. *Theoretical and Applied Ecology*, 2013, no. 2, pp. 153–160 (in Russian).

Kaeuffer R., Bonenfant C., Chapuis J. L., Devillard S. Dynamics of an introduced population of mouflon Ovisaries on the sub-Antarctic archipelago of Kerguelen. *Ecography*, 2010, vol. 33, iss. 3, pp. 435–442.

Kelker G. H. Computing the rate of increase for deer. *Journal of Wildlife Management*, 1947, vol. 11, iss. 2, pp. 177–183.

Kondratenkov I. A. Possibility to determine the necessary length of WRC survey routes based on the area of hunting grounds. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2023, no. 4, pp. 437–453 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-4-437-453>

Kondratenkov I. A., Oparin M. L., Oparina O. S., Sukhov S. V. Estimation of the growth rate of wild ungulate populations in the territory of the Saratov region by the dynamic series of their numbers. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 3, pp. 293–309 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-3-293-309>

Lomanov I. K. Response to the recommendations developed by A. A. Danilkin on the establishment of quotas for the removal of wild ungulates in Russia in 2005. In: *Scientific Foundations of Hunting Resource Studies (Selected Works)*. Moscow, Tsentrkhokontrol' Publ., 2007, pp. 186–207 (in Russian).

Morisita M. The fitting of the logistic equation to the rate of increase of population density. *Researches on Population Ecology*, 1965, vol. 7, iss. 1, pp. 52–55.

Murphy D. A. A captive elk herd in Missouri. *Journal of Wildlife Management*, 1963, vol. 27, iss. 4, pp. 411–414.

Nygrén T., Pesonen M., Tykkyläinen R., Wallén M., Ruusila V. Background to the productivity of the Finnish moose population. *The Herald of Game Management*, 2007, vol. 4, no. 2, pp. 148–160 (in Russian).

Odum E. P. *Basic Ecology*: in 2 vols. Moscow, Mir, 1986, vol. 2. 376 p. (in Russian).

Oparin M. L., Kondratenkov I. A., Oparina O. S., Sukhov S. V., Mamaev A. B. Population dynamics factors of ungulates and wolves of the Saratov region in the 21st century. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2018, no. 4, pp. 433–446.

Paterson J. T., Proffitt K., Rotella J., McWhirter D., Garrott R. Drivers of variation in the population dynamics of bighorn sheep. *Ecosphere*, 2021, vol. 12, iss. 7, article no. e03679. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3679>

Peters R. M., Cherry M. J., Kilgo J. C., Chamberlain M. J., Miller K. V. White-tailed deer population dynamics following Louisiana black bear recovery. *Wildlife Management*, 2020, vol. 84, iss. 8, pp. 1473–1482. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21947>

Saether B. E., Engen S., Filli F., Aanes R., Schroder W., Andersen R. Stochastic population dynamics of an introduced Swiss population of the Ibex. *Ecology*, 2002, vol. 83, iss. 12, pp. 3457–3465. <https://doi.org/10.2307/3072094>

**Assessment of the replenishing potentials of moose populations
(*Alces alces*, Artiodactyla, Mammalia)
based on dynamic abundance series**

I. A. Kondratenkov , M. L. Oparin, O. S. Oparina

*Saratov Branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
24 Rabochaya St., Saratov 410028, Russia*

Received: June 3, 2024 / revised: July 25, 2024 / accepted: July 25, 2024 / published: December 17, 2024

Abstract The present paper is devoted to the improvement of a method for assessing the replenishing potentials of wildlife populations using dynamic series of their abundance. The essence of the method consists in the fact that if a dynamic abundance series contains a well-defined, sufficiently extended section of the population transition from a smaller to a larger population size, it can be approximated by a logistic curve and the values of the lower and upper stationary states of the population can be determined. For this purpose, it is necessary to choose the longest time period suitable for the corresponding approximation. After that, it is necessary to determine the time period within the dynamic abundance series, in which the population grew most rapidly, and to estimate the value of the actual maximum annual growth of the population with the help of straight-line approximation. The replenishing potential of the population can then be calculated as the ratio of four times the actual maximum annual population growth rate to the difference between the upper and lower stationary states of the population. In the case when animal migrations in the studied population are insignificant or their magnitudes are small compared to internal reproduction, we can speak about the identity of the replenishable potential to the biotic one. We have found that the hereditary reproductive potential of moose in all the populations studied by us is approximately the same regardless of their habitats and is close to $r_m = 0.5$. Analysis of the actually observed maximum growth rate of the considered moose populations has shown that the intensity of their extraction at present can be increased at least two or three times without any negative consequences.

Keywords: moose, replenishment potential, population dynamics series, reproductive potential

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Kondratenkov I. A., Oparin M. L., Oparina O. S. Assessment of the replenishing potentials of moose populations (*Alces alces*, Artiodactyla, Mammalia) based on dynamic abundance series. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 4, pp. 442–456 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-442-456>

 *Corresponding author.* Laboratory of Ecology of Terrestrial Vertebrates of the Steppe Zone, Saratov branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Igor A. Kondratenkov: kondri60@mail.ru; Mikhail L. Oparin: <https://orcid.org/0000-0002-9629-7579>, oparinml@mail.ru; Olga S. Oparina: <https://orcid.org/0000-0001-5581-4122>, otis07@mail.ru.

Оригинальная статья

УДК 630.187.22

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-457-470>

ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ ВЛАЖНОЙ СУДУБРАВЫ ЦЕНТРА ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

А. Ю. Кудрявцев

*Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 410028, г. Саратов, ул. Рабочая, д. 24*

*Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь»
Россия, 440031, г. Пенза, ул. Окружная, д. 12а*

Поступила в редакцию 14.06.2024 г., после доработки 26.07.2024 г., принята 26.07.2024 г., опубликована 17.12.2024 г.

Аннотация. Приведены результаты исследования динамики характерного для центральной части Приволжской возвышенности типа лесных экосистем – влажной судубравы (С₃). Исследования проводили на территории участка «Верховья Суры» заповедника «Приволжская лесостепь». Ход процесса изучали в возрастном ряду, выделенном в однородных лесорастительных условиях на основе принципов динамической классификации типов леса. В результате обработки данных таксации леса получены средние величины таксационных показателей древостоев для каждого класса возраста. Одновременно проведен анализ изменений всех компонентов насаждений. На его основе возрастной ряд был разделен на отдельные периоды и фазы. Тенденции изменения доли участия каждой лесообразующей породы в составе древостоя на разных возрастных стадиях описаны нелинейными уравнениями. Проведенное исследование показало, что полученный возрастной ряд представляет собой ряд трансформации лесных сообществ. Нарушение хода лесообразовательного процесса привело к масштабной смене коренных насаждений на производные. После начала применения сплошнолесосечных рубок площадь, занятая лиственными деревьями, постоянно росла. Следствием масштабного применения рубок промежуточного пользования, санитарных и добровольно-выборочных рубок стало формирование изреженных сосновых древостоев. Одновременно происходила и трансформация нижних ярусов сообществ. Эти факторы вызвали ухудшение условий естественного возобновления сосны (*Pinus sylvestris* L.). В результате, к настоящему времени возможность формирования сосновых древостоев путем естественного возобновления почти полностью исключена.

Ключевые слова: лесорастительные условия, динамический ряд, антропогенная трансформация, Приволжская возвышенность

Соблюдение этических норм. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Кудрявцев А. Ю. Динамика экосистем влажной судубравы центра Приволжской возвышенности // Поволжский экологический журнал. 2024. № 4. С. 457 – 470. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-457-470>

✉ Для корреспонденции. Лаборатория экологии наземных позвоночных степной зоны Саратовского филиала Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адрес: Кудрявцев Алексей Ювенальевич: akydtaks@mail.ru.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема изучения динамики лесов – одна из самых актуальных в лесоведении (Dyrenkov, 1984; Abaturov, Antyukhina, 2000; Abaturov, Melankholin, 2004; Keren et al., 2017; Borisov, Ivanov, 2019; Schleeweis et al., 2020; Borisov, Ivanov, 2022; Tantsyrev et al., 2023; Ukhvatkina et al., 2024). К настоящему времени постоянно усиливающееся антропогенное воздействие привело к радикальному изменению состава и структуры лесов. Коренные лесные сообщества, характеризующиеся высоким биологическим разнообразием и устойчивостью, сменились вторичными лесами упрощенной структуры и низкой устойчивостью. Основными факторами, определяющими состояние и развитие лесных экосистем, являются различные виды антропогенного воздействия: рубки, отчуждение территории, атмосферное загрязнение, лесные пожары, изменение климата (Gromtsev, 2008; Jaloviar et al., 2017; Janda et al., 2017; Seidl et al., 2017; Fornal-Pieniak et al., 2019; Keeley et al., 2019; Kudryavtsev et al., 2020; Thrippleton et al., 2020; Oparin et al., 2021; Pukinskaya, 2022). Знания, полученные при исследовании динамики лесных сообществ, позволят решить задачу рационального использования лесных ресурсов (Maesano et al., 2018; Nigatu, 2019; Kumar et al., 2021).

Важнейшей составной частью программы экологического мониторинга в заповедниках является контроль состояния и естественного развития лесной растительности, не подверженной антропогенному воздействию (Maslov, 1995, 2020; Mirin, Tikhodeeva, 2020; Pukinskaya, 2020 *a, b*). Один из компонентов такой системы – лесоустройство заповедников (Methodical Recommendations..., 2011). Теоретическую и практическую ценность имеют, прежде всего, долговременные данные о динамике коренных лесов, особенно не затронутых хозяйственной деятельностью, а также оценка роли природных или хозяйственных факторов в этой динамике.

Цель данной работы – на основании материалов таксации леса оценить разнообразие и динамику лесных экосистем заповедного участка в пределах отдельного типа лесорастительных условий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Верхнесурский участок заповедника «Приволжская лесостепь», созданный в 1991 г., расположен в центральной части Приволжской возвышенности неподалеку от истоков р. Суры. Площадь участка составляет 6339 га. Средняя высота территории участка около 300 м н.у.м. Поверхность сложена породами палеогенового возраста, преимущественно песками и песчаниками. Рельеф слабоволнистый. Встречаются эоловые всхолмления, а также суффозионные воронки и блюдца, которые нередко заняты озерами или торфяными болотами.

Преобладают коренные сосновые леса, различные по составу, строению и производительности (Кушнаев, 1968). Производные леса представлены в основном березняками с примесью осины (*Populus tremula* L.) и липы (*Tilia cordata* Mill.). Многие участки сосновых боров заповедника можно считать уникальными в ценоотическом, флористическом и лесоводственном отношении, поскольку подобные участки высокопродуктивных старовозрастных сосновых лесов встречаются на европейской территории России в настоящее время очень редко. Некоторые древостои имеют

возраст 200 – 250 лет, высоту 34 – 36 м и диаметр ствола 70 – 80 см, отдельные деревья достигают 40 м высоты и 100 см в диаметре. В борах сохранился комплекс растений, характерных для таежной флоры (Kudryavtsev, 2020, 2022, 2023).

Первое лесоустройство территории заповедника проведено в 2002 – 2004 гг. Инвентаризация лесного фонда была выполнена с повышенной точностью и детализацией. Все насаждения, начиная с молодняков, протаксированы по элементам леса, с указанием для каждого из них возраста, высоты и диаметра. При таксации описаны древостои различного состава и полноты (сомкнутости) в возрасте от 5 до 250 лет. В каждом выделе проводилось описание живого напочвенного покрова, при котором учитывались степень проективного покрытия и основные доминанты.

В результате исследований лишено- и бриофлоры, проведенных в 1998 г. сотрудниками Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН М. П. Андреевым и Г. Я. Дорожиной-Украинской, на участке было выявлено 60 видов лишайников и 52 вида мхов. Поскольку достаточно точно определять виды мхов и лишайников при таксации было невозможно, в описаниях приводились названия семейств, наиболее распространенных на территории участка: Cladoniaceae (напочвенные лишайники), Hylocomiaceae (зеленые мхи), Polytrichaceae (долгомошники), Sphagnaceae (сфагновые мхи).

Массовые материалы лесоустройства были обработаны с помощью специально разработанных схем расчета в программе Microsoft Office Excel 2010.

В 2001 – 2002 гг. сотрудниками Почвенного института им. В. В. Докучаева РАН доктором сельскохозяйственных наук, профессором В. П. Белобровым и кандидатом сельскохозяйственных наук А. Я. Ворониным было проведено картирование почвенного покрова участка «Верховья Суры», в результате которого составлена почвенная карта участка масштаба 1:10000. При этом ими были выделены 27 разновидностей почв.

Для типологической оценки лесных земель использован картографический способ, при котором на почвенную карту накладывается план лесонасаждений, и все выделы, попадающие в один почвенный контур, относят к тому или иному типу лесорастительных условий.

В результате обработки полученных данных построен возрастной ряд, состоящий из насаждений влажной судубравы естественного происхождения (Sannikov et al., 2017, 2019). В качестве учетных единиц для изучения динамики использовались описания таксационных выделов, занесенные в базу данных электронных таблиц Excel. В пределах ряда описания группировались по классам возраста. Классы возраста приняты одинаковыми для всех лесообразователей. Продолжительность двух первых классов, соответствующих начальным фазам формирования сообществ, составляет 10 лет, последующих – 20 лет. Оценка хозяйственного воздействия на экосистемы участка выполнена по данным мероприятий, проведенных лесхозом в период с лесоустройства 1982 г. до заповедания участка в 1991 г., то есть примерно за 10 лет.

Видовые названия приводятся по С. К. Черепанову (Cherepanov, 1995).

Статистическая обработка материала включала расчет средних значений для показателей, характеризующих древостой, подрост, подлесок и напочвенный по-

кров. Динамику доли различных пород деревьев в составе древостоев анализировали с помощью аппроксимации нелинейной степенной функцией, качество которой оценивали с помощью коэффициента детерминации (R^2). Статистическую обработку данных выполняли в пакетах программ MS Excel 2010 (Microsoft Corp.) и Statistica 6.0 (Statsoft Inc., OK, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Тип леса «влажная судубрава» относится к группе сложных сосняков, приуроченных к почвам, достаточно богатым минеральными веществами. В лесостепной зоне европейской территории России синонимами данного типа леса являются «сосняк дубово-кустарниковый» или «влажная липово-дубовая судубрава» (Kurnaev, 1968).

Влажные сложные субори или судубрав (C_3) занимают чуть больше восьми процентов площади участка. Они приурочены к наиболее возвышенным частям плоских водоразделов на северо-западе и северо-востоке участка. Довольно крупный участок лесов этого типа находится в левобережье Суры, на ее второй надпойменной террасе. Почвы дерново-поверхностно-подзолистые неполноразвитые контактно-поверхностно-глееватые супесчаные на песках и дерново-неглубокоподзолистые контактно-неглубокоглееватые супесчаные на песках, подстилаемые суглинками. Практически вся площадь, занимаемая землями этого типа, покрыта лесом. Прогалины занимают около одного процента территории. Абсолютно преобладают насаждения естественного происхождения. На долю лесных культур приходится около шести процентов от общей площади.

Анализ хозяйственных мероприятий, проведенных на территории участка с 1982 по 1991 г., показал следующее. Площадь рубок всех видов в древостоях влажной судубравы естественного происхождения составила 120.8 га. В том числе: осветления – 8.9 га, прочистки – 79.5 га, проходные – 4.8 га, сплошнолесосечные – 27.6 га. Таким образом, в течение 10 лет, предшествующих созданию участка заповедника, различными видами рубок было пройдено около 25% лесов, причем основная нагрузка пришлась на молодые древостои. Кроме того, за этот период на лесосеках было создано 13.1 га лесных культур.

Полученный возрастной ряд включает в себя древостои с возрастом до 260 лет. Однако древостои некоторых классов возраста в нем не представлены.

Древостои достигают высокой сомкнутости уже на ранних стадиях развития (табл. 1), что свидетельствует об успешном возобновлении леса. В дальнейшем сомкнутость древостоев растет и только в возрасте около 100 лет начинает снижаться. Это связано с отмиранием мелколиственных видов – березы и осины. В дальнейшем полнота опять увеличивается, в первую очередь за счет развития нижних ярусов, состоящих из широколиственных пород.

Высота мелколиственных деревьев превосходит высоту остальных видов уже на ранних стадиях. В дальнейшем отмечается их бурный рост, вплоть до 80 лет. К этому времени сосна сравнивается с ними по высоте. В дальнейшем ее рост продолжается вплоть до 180 лет. Виды широколиственных деревьев сильно отстают в росте и остаются в нижних ярусах.

ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ ВЛАЖНОЙ СУДУБРАВЫ

Таблица 1. Характеристика древостоев в возрастном ряду
Table 1. Characteristics of timber stands in the age row

Вид / Species	Возраст, лет / Age, year											
	< 10	11–20	21–40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140	141–160	161–180	181–200	> 201
												Среднее / Average
Полнота 1-го яруса / Density of the 1 st canopy												
Древостой / Tree stand	0.73	0.67	0.78	0.76	0.71	0.65	0.58	–	0.76	0.90	–	0.89
Средняя высота, м / Average height, m												
<i>Pinus sylvestris</i> L.	–	4.5	17.0	20.1	24.0	26.9	30.5	–	30.9	32.0	–	31.8
<i>Quercus robur</i> L.	4.0	5.0	14.5	18.8	20.9	22.0	23.0	21.2	21.2	23.0	–	21.0
<i>Acer platanoides</i> L.	–	–	–	–	8.0	–	17.0	–	–	15.0	–	18.0
<i>Tilia cordata</i> Mill.	3.9	4.6	13.5	16.3	19.7	22.8	23.5	21.2	21.2	24.0	–	23.0
<i>Betula pubescens</i> Ehrh. [<i>B. alba</i> L.]	6.5	7.3	17.2	23.1	24.2	24.8	26.3	–	24.6	26.0	–	22.9
<i>Populus tremula</i> L.	4.3	7.4	16.0	20.9	23.9	24.2	25.0	–	23.1	17.0	–	21.5
Состав, % от общего запаса / Composition, % of total volume												
<i>Pinus sylvestris</i> L.	–	1.9	4.7	11.8	10.7	5.0	41.7	–	74.2	34.0	–	58.3
<i>Quercus robur</i> L.	2.0	6.7	2.9	3.9	2.0	0.1	11.3	–	0.6	6.0	–	2.0
<i>Acer platanoides</i> L.	1.0	–	–	–	0.1	–	–	–	–	4.0	–	1.0
<i>Tilia cordata</i> Mill.	38.0	30.8	15.0	10.6	9.8	7.7	29.1	–	3.9	42.0	–	14.2
<i>Betula pubescens</i> Ehrh. [<i>B. alba</i> L.]	28.0	26.9	45.4	31.5	45.0	35.1	9.3	–	6.0	10.0	–	18.4
<i>Populus tremula</i> L.	29.0	27.9	32.0	42.2	32.5	52.1	8.5	–	15.2	4.0	–	6.1

Примечание. Прочерк – вид отсутствует.

Note. Dash – no species.

При этом изменение доли каждого вида в составе имеет свою специфику. Аппроксимация временного ряда, описывающего динамику доли различных пород деревьев в составе древостоев полиномами шестой степени:

сосна (*Pinus sylvestris* L.) – $y = 0.031x^6 - 1.172x^5 + 17.147x^4 - 124.11x^3 + 466.95x^2 - 861.07x + 610.06$ ($R^2 = 0.98$);

дуб (*Quercus robur* L.) – $y = -0.003x^6 + 0.1001x^5 - 1.544x^4 + 11.653x^3 - 44.169x^2 + 76.541x - 40.765$ ($R^2 = 0.30$);

липа (*Tilia cordata* Mill.) – $y = -0.0142x^6 + 0.526x^5 - 7.465x^4 + 51.261x^3 - 173.4x^2 + 255.06x - 88.863$ ($R^2 = 0.73$);

береза (*Betula pubescens* Ehrh.) – $y = 0.006x^6 - 0.244x^5 + 3.814x^4 - 28.547x^3 + 102.56x^2 - 157.89x + 108.2$ ($R^2 = 0.76$);

осина (*Populus tremula* L.) – $y = 0.001x^6 - 0.027x^5 + 0.686x^4 - 7.350x^3 + 35.042x^2 - 66.579x + 67.713$ ($R^2 = 0.70$).

Сосна отсутствует в составе древостоев на начальной стадии (до 10 лет). Вплоть до 100 лет ее присутствие в составе невелико. В дальнейшем происходит резкий скачок и сосна становится доминантом. В возрасте 141 – 160 лет она полностью доминирует в составе древостоев. Затем ее доля резко сокращается, однако она остается доминантом до самого конца возрастного ряда.

Широколиственные породы представлены липой, дубом и кленом остролистным (*Acer platanoides* L.). Липа входит в число содоминантов в сообществах самого раннего возраста (до 20 лет). В дальнейшем доля ее участия в составе древостоев резко снижается. Снижение продолжается до 100 лет. В дальнейшем степень ее участия резко колеблется. Однако присутствие липы в составе остается заметным вплоть до достижения древостоями самого высокого возраста. Дуб представлен в составе на всем протяжении возрастного ряда. Доля его участия при этом заметно варьирует, однако остается невысокой. Клен остролистный встречается спорадически начиная с самого раннего возраста, также отмечен в составе самых старых древостоев.

Мелколиственные породы преобладают в составе сообществ начиная с самого раннего возраста. Динамика березы и осины на протяжении всего возрастного ряда имеет большое сходство. Их доля в составе к 40 годам становится максимальной и сохраняется до 80 лет. Затем она резко снижается. А в древостоях, возраст которых превышает 100 лет, присутствие березы и осины невелико.

Последующий анализ таксационных описаний показал, что единый возраст-ной ряд состоит из сообществ различного состава (табл. 2). Для оценки специфики лесных сообществ были выделены следующие категории древостоев естественно-го происхождения, существенно различающихся по составу и строению (Filipchuk, 2002): сосновые чистые – в составе не менее 90% сосны; сосновые смешанные – в составе 70 – 80% сосны; сосново-мелколиственные – в составе 30 – 60% сосны, мелколиственных (преимущественно березы) – 30 – 70%; широколиственные смешанные – в составе не менее 40% широколиственных видов (в категорию включены один дубовый и один липовый выделы); березовые чистые – в составе не менее 90% березы; березовые смешанные – в составе 70 – 80% березы (чаще сосново-березовые); осиновые чистые – в составе не менее 90% осины; осиновые смешанные – в составе 70 – 80% осины (чаще с примесью березы); мелколиственные – в составе не менее 80% мелколиственных видов; мелколиственные смешанные – в составе 60 – 70% мелколиственных видов; смешанные – ни одна группа видов (хвойные, широколиственные, мелколиственные) не имеет явного преобладания в составе; многоярусные – древостои с изреженным первым ярусом (как правило, сосновым) и более молодым вторым ярусом (преимущественно березовым).

При этом каждой возрастной стадии присущ определенный спектр сообществ. Самые молодые древостои (до 10 лет) представлены смешанными широколиственными и смешанными мелколиственными сообществами. На следующей стадии появляются мелколиственные и смешанные древостои. В возрасте 21 – 40 лет разнообразие сообществ значительно увеличивается. К 60 годам появляются сосновые древостои. Однако их доля остается незначительной вплоть до 100 лет. Затем происходит резкое увеличение доли сосняков (чистых). В то время как мелколиственные древостои полностью выпадают. В возрасте 141 – 160 лет явно преобладают чистые и смешанные сосняки. В то же время появляются многоярусные сообщества, первый ярус которых образован сосной. Далее все древостои представлены исключительно многоярусными сообществами.

ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ ВЛАЖНОЙ СУДУБРАВЫ

Таблица 2. Доля древостоев различного типа в возрастном ряду, % от общей площади
Table 2. Share of different types of timber stands in the age row, % of the total square of timber stands

Тип сообществ / Community types	Возраст, лет / Age, year											
	< 10	11–20	21–40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140	141–160	161–180	181–200	> 201
Сосняки чистые / Pure pine	–	–	–	3.1	–	–	34.8	–	18.2	–	–	–
Сосняки смешанные / Mixed pine	–	–	–	–	1.3	2.4	–	–	53.4	–	–	–
Сосново-мелколиственные / Pine and small-leaf	–	–	–	7.9	4.4	3.4	–	–	–	–	–	–
Широколиственные смешанные / Mixed broad-leaves	53.1	26	12.7	16.4	1.5	–	65.2	–	–	–	–	–
Березовые чистые / Pure birch	–	–	15.8	8.9	11.4	17.2	–	–	–	–	–	–
Березовые смешанные / Mixed birch	–	–	16.7	4.4	16.4	12.2	–	–	–	–	–	–
Осиновые чистые / Pure aspen	–	–	–	15.8	–	17.5	–	–	–	–	–	–
Осиновые смешанные / Mixed aspen	–	–	15.1	23.3	5.4	5.4	–	–	–	–	–	–
Мелколиственные / Small-leaves	–	16.6	26.5	7.3	41.9	41.9	–	–	–	–	–	–
Мелколиственные смешанные / Mixed small-leaves	46.9	46.9	13.2	12.9	9.1	–	–	–	–	–	–	–
Смешанные / Mixed	–	10.5	–	–	7.9	–	–	–	–	–	–	–
Многоярусные / Complicated	–	–	–	–	0.7	–	–	–	28.4	100.0	–	100.0

Примечание. Прочерк – сообщество отсутствует.

Note. Dash – no community.

Развитие подроста начинается при достижении древостоями возраста 21 – 40 лет (табл. 3). В этом возрасте подрост формируют виды широколиственных деревьев: вяз (*Ulmus laevis* Pall.), клен остролистный и липа. Изредка в его составе встречается ива козья (*Salix caprea* L.). В дальнейшем площадь, занимаемая подростом, растет довольно быстро, но его характер остается прежним. Наибольшим распространением, вплоть до самого конца возрастного ряда, характеризуются клен и липа. На отдельных стадиях отмечены дуб, сосна и береза.

В составе подлеска отмечено 10 видов. Явно выражено преобладание рябины (*Sorbus aucuparia* L.) и бересклета (*Euonymus verrucosa* Scop.). Чуть меньше распространена лещина (*Corylus avellana* L.). Формирование подлеска начинается уже в самом раннем возрасте. В это время в его составе изредка встречается ракитник (*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch.).

В дальнейшем видовой состав подлеска значительно обогащается. Появляются крушина ломкая (*Frangula alnus* Mill.) и жимолость лесная (*Lonicera xylosteum* L.), которые сохраняют значительную роль вплоть до последних возрастных стадий. На отдельных стадиях отмечено присутствие черемухи (*Padus avium* Mill.). Также в составе подлеска встречается редкий вид – волчье лыко (*Daphne mezereum* L.), который широко распространен в пределах старших классов возраста.

Наиболее распространенными доминантами травостоя на протяжении всего возрастного ряда являются сныть (*Aegopodium podagraria* L.) и осока волосистая (*Carex pilosa* Scop.) (табл. 4). Несколько меньше распространение костяники (*Rubus saxatilis* L.), звездчатки ланцетолистной (*Stellaria holostea* L.) и медуницы неясной (*Pulmonaria obscura* Dumort). Вейник седеющий (*Calamagrostis canescens*

(Web.) зачастую доминирует уже в самом раннем возрасте, а в дальнейшем быстро утрачивает свои позиции. Гораздо реже доминируют на начальных стадиях орляк (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) и коротконожка перистая (*Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv.), но их присутствие сохраняется дольше. К более поздним стадиям приурочено доминирование чины лесной (*Lathyrus vernus* (L.) Bernh. [*Orobis vernus* L.]), фиалки собачьей (*Viola canina* L.) и ландыша (*Convallaria majalis* L.). Доминирование черники (*Vaccinium myrtillus* L.), брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.), реже грушанки круглолистной (*Pyrola rotundifolia* L.) отмечено в древостоях среднего возраста.

Таблица 3. Распространение подроста и подлеска различных видов в возрастном ряду, % от общей площади древостоев

Table 3. Undergrowth distribution in the age row, % of the total square of timber stands

Вид / Species	Возраст, лет / Age, year											
	< 10	11–20	21–40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140	141–160	161–180	181–200	> 201
<i>Pinus sylvestris</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	17.9	–	–	–
<i>Quercus robur</i> L. [<i>Q. pedunculata</i> Ehrh.]	–	–	–	–	0.7	5.8	–	–	–	–	–	–
<i>Ulmus laevis</i> Pall.	–	–	8.6	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Acer platanoides</i> L.	–	–	16.6	28.2	34.7	60.4	65.4	–	11.1	100.0	–	45.2
<i>Tilia cordata</i> Mill.	–	–	9.6	27.6	64.0	87.7	65.4	–	79.5	–	–	45.2
<i>Betula pubescens</i> Ehrh. [<i>B. alba</i> L.]	–	–	–	–	–	–	–	–	60.7	–	–	–
<i>Salix caprea</i> L.	–	–	2.9	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	–	43.7	35.9	42.3	63.0	70.3	50.6	–	100.0	100.0	–	77.1
<i>Daphne mezereum</i> L.	–	–	7.1	–	0.7	–	34.6	–	–	100.0	–	–
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	–	26.0	2.1	4.6	12.7	–	34.6	–	–	–	–	21.0
<i>Viburnum opulus</i> L.	–	–	3.2	–	–	–	–	–	5.1	–	–	–
<i>Frangula alnus</i> Mill.	–	–	1.6	10.2	0.4	5.8	–	–	–	100.0	–	–
<i>Corylus avellana</i> L.	43.4	72.9	11.8	16.8	4.7	11.9	58.0	–	47.9	–	–	72.6
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	33.2	83.4	36.3	29.3	63.1	18.8	84.0	–	52.1	100.0	–	62.4
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova	2.4	–	1.3	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Padus avium</i> Mill.	–	–	8.6	3.3	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Rosa majalis</i> Herm. [incl. <i>R. glabrifolia</i> C. A. Mey. ex. Rupr., <i>R. gorkensis</i> Bess.]	–	–	0.9	5.8	0.2	–	–	–	–	–	–	–

Примечание. Прочерк – вид отсутствует.

Note. Dash – no species.

Ярус мхов и лишайников в сообществах влажной судубравы не развит. На ранних стадиях фрагментарно встречаются лишайники, а на поздних – сфагновые мхи, присутствие которых можно считать отличительной чертой этого типа леса.

Изменение экосистем влажной судубравы под влиянием хозяйственной деятельности можно представить следующим образом. В результате выборочных рубок, проводимых в коренных сосновых лесах, формировались многоярусные сообщества, с изреженным верхним сосновым ярусом и нижними ярусами, сформирова-

ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ ВЛАЖНОЙ СУДУБРАВЫ

рованными преимущественно широколиственными деревьями. После начала применения сплошнолесосечных рубок на месте не затронутых рубками коренных лесов возникли чистые сосняки, а на месте древостоев, пройденных рубками, формировались смешанные сосняки или смешанные широколиственные древостои (в зависимости от интенсивности проведенных рубок).

Таблица 4. Распространение доминантов напочвенного покрова в возрастном ряду, % от покрытой лесом площади

Table 4. Spreading of the ground cover dominants at the age row, % of the common square of timber stands

Вид / Species	Возраст, лет / Age, year											
	< 10	11–20	21–40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140	141–160	161–180	181–200	> 201
<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.)	40.0	10.5	4.1	–	2.6	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	5.1	–	–	13.4
<i>Stellaria holostea</i> L.	–	72.9	15.8	10.4	7.8	1.4	–	–	20.5	–	–	21.0
<i>Fragaria vesca</i> L.	–	–	9.5	–	–	–	34.6	–	17.9	–	–	–
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	10.2	–	–	3.3	3.8	–	–	–	42.7	–	–	–
<i>Rubus saxatilis</i> L.	22.5	–	24.4	24.9	37.1	29.7	84.0	–	60.7	–	–	59.2
<i>Convallaria majalis</i> L.	–	10.5	15.6	10.6	10.1	–	7.4	–	60.7	–	–	19.7
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	–	–	1.6	–	–	–	7.4	–	5.1	–	–	–
<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	42.7	–	–	–
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	19.9	39.7	19.8	43.8	40.3	33.8	16.0	–	–	–	–	56.1
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	–	10.5	20.9	7.3	3.8	–	42.0	–	17.9	–	–	–
<i>Carex pilosa</i> Scop.	87.7	77.6	85.7	73.4	75.1	96.6	49.4	–	28.2	100.0	–	65.0
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	80.1	2.2	77.5	86.9	59.9	84.3	50.6	–	76.9	100.0	–	100.0
<i>Viola canina</i> L.	–	–	33.9	19.5	21.2	59.0	65.4	–	48.7	–	–	79.0
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh. [<i>Orobis vernus</i> L.]	4.5	–	37.4	53.5	52.4	48.5	16.0	–	23.9	–	–	40.8
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	–	–	–	4.1	2.6	5.8	34.6	–	–	–	–	–
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	–	–	–	–	–	15.7	34.6	–	–	–	–	–
Cladoniaceae	2.4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Sphagnaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	5.1	–	–	–

Примечание. Прочерк – вид отсутствует.

Note. Dash – species absent.

После рубки производных лесов первого поколения формируются смешанные широколиственные и мелколиственные древостои. Доля сообществ с преобладанием сосны крайне мала.

Вырубка производных древостоев второго поколения приводит к образованию смешанных сообществ, в которых доля различных видов широколиственных и мелколиственных деревьев примерно одинакова, а степень участия сосны в составе минимальна.

Анализ данных динамики всех ярусов растительности позволил разделить рассматриваемый возрастной ряд на два этапа. Этапы разделены на периоды, каждый из которых, в свою очередь, состоит из отдельных фаз.

Первый этап продолжительностью 100 лет – лиственные леса с незначительной примесью сосны. Первый период продолжительностью до 20 лет характеризуется преобладанием смешанных древостоев с высокой степенью участия в составе широколиственных деревьев. Сомкнутость древостоев довольно высока уже в самом раннем возрасте. Подрост полностью отсутствует. Подлесок развит слабо, в его составе преобладают лещина и рябина. Изредка отмечен ракитник русский.

В начальной фазе, в возрасте до 10 лет, сосна в составе древостоев полностью отсутствует. В составе травостоя преобладают сныть и осока волосистая. В следующей фазе отмечено появление в составе древостоев незначительной примеси сосны. Обогащается видовой состав подлеска. Травостой становится полидоминантным.

Второй период продолжительностью 80 лет характеризуется преобладанием мелколиственных видов деревьев. В третьей фазе (21 – 60 лет) доля широколиственных видов в составе остается довольно высокой. Немного увеличивается доля сосны. Появляется подрост широколиственных деревьев (преимущественно липы), видовое разнообразие подлеска достигает максимума. Роль злаков в составе травостоя снижается до минимума.

В четвертой фазе (61 – 100 лет) роль широколиственных деревьев заметно снижается. Видовое разнообразие кустарников уменьшается, доминантом становится бересклет. Злаки практически выпадают, в составе доминантов травостоя появляются боровые виды.

Второй этап – от 100 до 200 лет и выше, характеризуется преобладанием смешанных древостоев, в составе которых сосна выполняет роль содоминанта. В течение третьего периода (101 – 160 лет) в составе древостоев преобладает сосна. В нем можно выделить две фазы. В пятой (101 – 140 лет) велика роль широколиственных деревьев. В подлеске преобладает рябина. Среди доминантов травостоя – орляк, черника и брусника. В шестой фазе (141 – 160 лет) доля лиственных деревьев в составе снижается до минимума, а сосна полностью доминирует. Начинается формирование многоярусных древостоев. В составе подроста появляются сосна и береза. В подлеске преобладает бересклет. Из состава травостоя выпадают бореальные виды.

В четвертом периоде (161 – 200 и более лет) отмечены только сложные многоярусные сообщества, верхний ярус которых образован исключительно сосной. В седьмой фазе (161 – 200 лет) нижние ярусы, состоящие из лиственных деревьев, хорошо развиты. Кустарниковый ярус и травостой развиты довольно слабо. В заключительной восьмой фазе (от 200 лет) нижние древесные и кустарниковые ярусы сильно деградируют. В полидоминантном травостое преобладают неморальные виды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ полученных данных позволил выявить в экотопах, соответствующих влажной судубраве, различные по составу и строению сообщества. Объединение насаждений различного возраста во временной ряд показало, что каждой возрастной стадии присущ определенный спектр сообществ. Значительные изменения лесных экосистем происходили уже в период применения выборочных рубок. Это

обусловлено тем, что условия экотопа благоприятны для роста широколиственных деревьев, а также трав и кустарников, характерных для дубрав. В результате под изреженным сосновым ярусом развивался подрост широколиственных видов деревьев, а в напочвенном покрове боровые элементы сменялись неморальными.

После начала применения сплошнолесосечных рубок площадь, занятая мелколиственными деревьями, постоянно росла. Одновременно происходило задержание образовавшихся вырубков. Однако задержание носило ограниченный характер, вследствие конкуренции с неморальными видами, а также успешного вегетативного возобновления лиственных деревьев, которое сдерживало развитие светолюбивых злаков.

В дальнейшем мелколиственные виды деревьев, значительно опережая в скорости роста широколиственные, заняли господствующее положение в сообществах. Однако с возрастом начинается отмирание сначала осины, а затем и березы и формируются смешанные древостои с участием сосны, в напочвенном покрове которых сохраняются неморальные виды. По мере развития ярусов широколиственных деревьев, а также подроста и подлеска боровые элементы оказываются полностью вытесненными из состава травостоя.

Необходимо отметить сильную трансформацию лесных экосистем влажной судубравы, что выражается прежде всего в отсутствии возобновления сосны, выпадении из состава травостоя бореальных элементов, а также полной деградации яруса мхов и лишайников. К характерным чертам данного типа леса можно отнести фрагментарное присутствие в подлеске влаголюбивых видов (ива козья, калина, черемуха). Также на отдельных стадиях отмечены сфагновые мхи, что свидетельствует о некотором избытке увлажнения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Abaturov A. V., Antyukhina V. V. *Dynamics of Coniferous Forests of the Moscow Region*. Moscow, Nauka, 2000. 222 p. (in Russian).
- Abaturov A. V., Melankholin P. N. *Natural Dynamics of the Forest on Permanent Trial Areas in the Moscow Region*. Tula, Grif i K, 2004. 336 p. (in Russian).
- Borisov A. N., Ivanov V. V. *Pinus sylvestris* L. growth depending on available resources in ecological niche. *Environmental Analysis & Ecology Studies*, 2019, vol. 5, iss. 5, pp. 571–573. <https://doi.org/10.31031/EAES.2019.05.000624>
- Borisov A. N., Ivanov V. V. Simulation modeling of the growth of pine stands. *Siberian Journal of Forest Science*, 2022, no. 3, pp. 40 – 47 (in Russian). <https://doi.org/10.15372/SJFS20220306>
- Cherepanov S. K. *Vascular Plants of Russia and Adjacent States (the former USSR)*. Saint Petersburg, Mir i sem'ia-95, 1995. 992 p. (in Russian).
- Dyrenkov S. A. *Structure and Dynamics of Taiga Spruce Forests*. Leningrad, Nauka, 1984. 173 p. (in Russian).
- Filipchuk A. N., ed. *Forestry: Terminology Dictionary*. Moscow, VNIILM Publ., 2002. 480 p. (in Russian).
- Fornal-Pieniak B., Ollik M., Schwerk A. Impact of different levels of anthropogenic pressure on the plant species composition in woodland sites. *Urban Forestry & Urban Greening*, 2019, vol. 38, pp. 295–304. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2019.01.013>
- Gromtsev A. N. *Fundamentals of the Landscape Ecology of Boreal Forests in the European Part of Russia*. Petrozavodsk, Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences Publ., 2008. 238 p. (in Russian).

Jaloviar P., Saniga M., Kucbel S., Pittner J., Vencurik J., Dovciak M. Seven decades of change in a European old-growth forest following a stand-replacing wind disturbance: A long-term case study. *Forest Ecology and Management*, 2017, vol. 399, pp. 197–205.

Janda P., Trotsiuk V., Mikoláš M., Bače R., Nagel T. A., Seidl R., Seedre M., Morrissey R. C., Kucbel S., Jaloviar P., Jasík M., Vysoký J., Šamonil P., Čada V., Mrhalová H., Lábusová J., Nováková M. H., Rydval M., Matěju L., Svoboda M. The historical disturbance regime of mountain norway spruce forests in the Western Carpathians and its influence on current forest structure and composition. *Forest Ecology and Management*, 2017, vol. 388, pp. 67–78.

Keeley J. E., van Mantgem P., Falk D. A. Fire, climate and changing forests. *Nature Plants*, 2019, vol. 5, iss. 8, pp. 774–775.

Keren S., Diaci J., Motta R., Govedar Z. Stand structural complexity of mixed old-growth and adjacent selection forests in the dinaric mountains of Bosnia and Herzegovina. *Forest Ecology and Management*, 2017, vol. 400, pp. 531–541.

Kudryavtsev A. Forest types of the “Surskaya Shishka” upland. *Forestry Information*, 2020, no. 3, pp. 27–45 (in Russian).

Kudryavtsev A. Yu. Dynamics of ecosystems of fresh subor (pine woods on sandy soils) in the central part of the Volga Upland. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 3, pp. 279–291 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-3-279-291>

Kudryavtsev A. Yu. The dynamic of pine woods ecosystems on the poor sandy soils at the central part of Volga Upland. *Theoretical and Applied Ecology*, 2023, no. 3, pp. 49–58 (in Russian). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2023-3-049-058>

Kudryavtsev A. Yu., Oparin M. L., Oparina O. S., Mamaev A. B., Kovalev D. V. State of split birch woods of the Southern Trans-Urals in the zone of high anthropogenic load on natural ecosystems. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020, no. 4, pp. 427–441 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-427-441>

Kumar Dh., Thakur C. L., Bhardwaj D. R., Sharma N., Sharma H., Sharma P. Sustainable forest management a global review. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 2021, vol. 10, no. 1, pp. 2521–2528.

Kurnaev S. F. *Main Types of Forest in the Middle Part of the Russian Plain*. Moscow, Nauka, 1968. 354 p. (in Russian).

Maesano M., Ottaviano M., Lidestav G., Lasserre B., Matteucci G., Scarascia Mugnozza G., Marchetti M. Forest certification map of Europe. *iForest – Biogeosciences and Forestry*, 2018, vol. 11, iss. 4, pp. 526–533. <https://doi.org/10.3832/for2668-011>

Maslov A. A. Dynamic trend in the protected forests of the Center of the Russian plain and analysis of the causes of successional dynamics of plant populations. *Ekologiya Populyatsiy: Struktura i Dinamika*, 1995, iss. 2, pp. 643–655 (in Russian).

Maslov A. A. Old-growth broad-leaved forest in the center of Moscow City: Structure and dynamics over 20 years of observations. *Forestry Information*, 2020, no. 4, pp. 32–39 (in Russian).

Methodical Recommendations on the State Forest Inventory Conduct. Approved by Order No. 472 of the Federal Forestry Agency of November, 10 2011. Moscow, 2011, pp. 119–120 (in Russian).

Mirin D. M., Tikhodeeva M. Yu. Change of Vegetation of Reserved Oak-Wood “Les na Vorskle” During 60 Years. *Botanicheskii zhurnal*, 2020, vol. 105, no. 7, pp. 672–686 (in Russian).

Nigatu M. Review on role of forest certification. *International Journal of Environmental Sciences & Natural Resources*, 2019, vol. 18, iss. 4, pp. 121–123.

Oparin M. L., Kudryavtsev A. Yu., Oparina O. S., Mamaev A. B. Invasion of the Black woodpecker (*Dryocopus martius* L.) (Picidae, Aves) into the Dyakovsky (Saltovsky) forest on the array of sands near the Yerusan river. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 1, pp. 97–106. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-1-97-106>

Pukinskaya M. Yu. On the origin of nemoral spruce forest stands in the Central Forest Reserve. *Botanicheskii zhurnal*, 2020 a, vol. 105, no. 12, pp. 1191–1206 (in Russian).

Pukinskaya M. Yu. Tree change in nemoral spruce forests of the Central Forest Reserve. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020 b, no. 4, pp. 459–476 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-459-476>

Pukinskaya M. Yu. Reconstruction of the dynamics of the dark coniferous forests of the Teberdinsky Nature Reserve and prospects for their natural recovery after mass drying out. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 4, pp. 431–451 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-431-451>

Sannikov S. N. Ecologic and genetic classifications of forest types based on ecologic and genetic series of development of biogeocenoses. *Siberian Journal of Forest Science*, 2019, no. 1, pp. 3–15 (in Russian).

Sannikov S. N., Petrova I. V., Sannikova N. S., Kochubey A. A., Sannikov D. S. Divergence of biogeocenoses within pine forest types. *Russian Journal of Ecology*, 2017, vol. 48, iss. 4, pp. 340–349.

Schleeweis K. G., Moisen G. G., Schroeder T. A., Toney C., Freeman E. A., Goward S. N., Huang C., Dungan J. L. US national maps attributing forest change: 1986–2010. *Forests*, 2020, vol. 11, no. 6, pp. 653–672.

Seidl R., Thom D., Kautz M., Martin-Benito D., Peltoniemi M., Vacchiano G., Wild J., Ascoli D., Petr M., Honkaniemi J., Lexer M. J., Trotsiuk V., Mairota P., Svoboda M., Fabrika M., Nagel T. A., Reyser C. P. O. Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 2017, vol. 7, pp. 395–402.

Tantsyrev N. V., Ivanova N. S., Petrova I. V. Root-closed forest ecosystem formation above forest boundary in Northern Urals mountains. *Forestry Bulletin*, 2023, vol. 27, no. 1, pp. 26–34 (in Russian). <https://doi.org/10.18698/2542-1468-2023-1-26-34>

Thrippleton T., Lüscher F., Bugmann H. Climate change impacts across a large forest enterprise in the Northern Pre-Alps: Dynamic forest modelling as a tool for decision support. *European Journal of Forest Research*, 2020, vol. 139, iss. 3, pp. 483–498. <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01263-x>

Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Sibirina L. A., Gladkova G. A., Zhmerenetsky A. A. Natural disturbance history regime and the development of the dark coniferous forest in the Southern Sikhote-Alin. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 3, pp. 345–363 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-345-363>

Dynamics of the ecosystems of complex pine woods (sudubrava) at the central part of Volga Upland

A. Yu. Kudryavtsev

*Saratov Branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
24 Rabochaya St., Saratov 410028, Russia
State Nature Reserve "Privolzhskaya Lesostep'"
12A Okruzhnaya St., Penza 440031, Russia*

Received: June 14, 2024 / revised: July 26, 2024 / accepted: July 26, 2024 / published: December 17, 2024

Abstract. The article presents the results of our study of the dynamics of a forest ecosystem type typical for the central part of the Volga Upland, namely, a wet sudubrava (C₃). The studies were conducted on the territory of the Upper Sura section of the Privolzhskaya Lesostepye Nature Reserve. The process course was studied in an age series identified in homogeneous forest growth conditions based on the principles of dynamic classification of forest types. As a result of processing the forest taxation data, average values of some taxation indicators of tree stands were obtained for each age class. At the same time, changes in all components of the stands were analyzed. Based on this analysis, the age series was divided into separate periods and phases. Trends in the change in the share of each forest-forming species in the composition of the tree stand at several age stages are described by nonlinear equations. The study showed that the obtained age series is that of forest community transformations. Disruption of the forest formation process has led to a large-scale replacement of native stands with their derivatives. After the start of clear-cutting, the area occupied by deciduous trees has been constantly growing. The formation of sparse pine stands was a consequence of the large-scale use of intermediate felling, sanitary and voluntary-selective felling. At the same time, transformation of the lower tiers of the communities occurred. These factors have caused deterioration in the conditions for the natural regeneration of pine (*Pinus sylvestris* L.). As a result, the possibility of forming pine stands by natural regeneration is now almost completely excluded.

Keywords: forest growth conditions, dynamic series, anthropogenic transformation, Volga Upland

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The author declares that he has no conflicts of interest.

For citation: Kudryavtsev A. Yu. Dynamics of the ecosystems of complex pine woods (sudubrava) at the central part of Volga Upland. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 4, pp. 457–470 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-457-470>

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Ecology of Terrestrial Vertebrates of the Steppe Zone, Saratov branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail address: Alexey Yu. Kudryavtsev: akydtaks@mail.ru.

Оригинальная статья

УДК 630.187.22

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-471-486>

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В СПЕЛЫХ СОСНОВЫХ НАСАЖДЕНИЯХ МОСКВЫ

Д. В. Лежнев ^{1✉}, А. В. Лебедев ²

¹ Институт лесоведения РАН

Россия, 143030, Московская область, с. Успенское, ул. Советская, д. 21

² Российский государственный аграрный университет –

МСХА имени К. А. Тимирязева

Россия, 127434, г. Москва, ул. Тимирязевская, д. 49

Поступила в редакцию 17.11.2023 г., после доработки 04.03.2024 г., принята 04.03.2024 г., опубликована 17.12.2024 г.

Аннотация. Представлены результаты изучения онтогенетической структуры ценопопуляций древесных растений на 16 постоянных пробных площадях в спелых сосновых древостоях, расположенных в г. Москве. Впервые в условиях Московского региона применен ценопопуляционный подход для оценки возобновительной способности древесных пород в сосновых дендроценозах. В ходе исследования были рассмотрены участки спелых сосновых насаждений, которые являются репрезентативными для Московского региона. Рассмотрены онтогенетические спектры ценопопуляций: *Pinus sylvestris* L., *Acer platanoides* L., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus laevis* Pall. и *Corulus avellana* L. Проведен анализ численности древесно-кустарниковой растительности нижних ярусов насаждений (подрост и подлесок) и их встречаемости на пробных площадях. Ценопопуляция *P. sylvestris* имеет возрастной спектр правосторонний с преобладанием особей генеративного состояния и в данных условиях является регрессивной, так как полностью отсутствуют предгенеративные особи. Ценопопуляции *A. platanoides*, *U. laevis* и *C. avellana* характеризуются как эффективно самоподдерживающиеся, а *T. cordata* – умеренно самоподдерживающаяся. По результатам исследования выявлено, что онтогенетические спектры большинства популяций изученных видов являются неполными из-за отсутствия у растений некоторых онтогенетических состояний. Значительная часть ценопопуляций видов имеет бимодальный онтогенетический спектр. Онтогенетическое состояние и формирование циклов генерации широколиственных пород объясняется наличием достаточного количества открытых участков – «окон». Отмечено, что подрост имеет достаточно высокий процент отпада до достижения им генеративного онтогенетического состояния под воздействием внешних и внутривидовых факторов. Анализ породного состава подроста и подлеска показал, что набор древесно-кустарниковой растительности насчитывает 12 видов.

Ключевые слова: онтогенетическая структура, ценопопуляция, сосновые насаждения, урбанизированная среда, Лесная опытная дача, Москва

✉ Для корреспонденции. Лаборатория лесоводства и биологической продуктивности Института лесоведения РАН.

ORCID и e-mail адреса: Лежнев Даниил Викторович: <https://orcid.org/0000-0003-2706-7320>, lezhev.daniil@yandex.ru;
Лебедев Александр Вячеславович: <https://orcid.org/0000-0002-8939-942X>, alebedev@rgau-msha.ru.

Соблюдение этических норм. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Лежнев Д. В., Лебедев А. В. Онтогенетическая структура ценопопуляций древесных растений в спелых сосновых насаждениях Москвы // Поволжский экологический журнал. 2024. № 4. С. 471 – 486. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-471-486>

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в Московском регионе наблюдается повышение среднегодовой температуры воздуха, увеличивается продолжительность вегетационного периода, теплого периода года, количество выпадающих осадков, которые приобретают ливневый характер, увеличивается число экстремальных метеорологических явлений (Lezhnev, Lebedev, 2023). Под влиянием климатических трансформаций урбоэкосистемы подвергаются воздействию негативных факторов: засухи в течение вегетационного периода, распространение вредителей и болезней леса, – что в будущем может привести к негативным последствиям для лесного хозяйства (Sannikov, Petrova, 2012; Korotkov, 2023; Lebedev, 2023). Комплексные последствия изменения климата катализируют быстрые изменения урбоэкосистем, оказывая влияние на режимы естественных процессов во всем мире (Dubenok et al., 2021; Hagmann et al., 2021; Williams et al., 2022; Korotkov et al., 2023; Meigs et al., 2023).

Изучение структуры ценопопуляции имеет важное значение для понимания различных эколого-биологических аспектов их формирования (Río M. del et al., 2016; Lezhnev, Dubei, 2023). Для оценки состояния отдельных видов в растительных сообществах применяется популяционно-онтогенетический подход (Zhivotovskiy, 2001; Morozova, 2018; Kupriyanov et al., 2021), который получил в экологии широкое применение. Данный метод учитывает разные показатели, которые характеризуют развитие растений в условиях конкретного фитоценоза. В частности, важная особенность каждой ценопопуляции – ее онтогенетический спектр (распределение особей по онтогенетическим состояниям). Онтогенетический спектр является демографической характеристикой ценопопуляции. При изучении онтогенетической структуры популяций в большинстве случаев проростки не учитывают в связи с их лабильностью; также обычно не учитывают отмершие растения ввиду сложности их учета (Osmanova, Zhivotovskiy, 2020).

Принимая во внимание выполнение лесами Московского региона разнообразных защитных и средообразующих функций, в настоящий момент становится актуальным изучение онтогенетической структуры ценопопуляций древесных растений в условиях изменения климата, высокого уровня техногенного воздействия и увеличивающейся рекреационной нагрузки. Изучение популяционной структуры основных лесообразующих пород относится к важным задачам по выявлению особенностей и закономерностей естественного возобновления (Uranov, Serebryakova, 1976; Evstigneev, Korotkov, 2016; Skliar et al., 2020).

Цель исследования – определить особенности эколого-демографической структуры ценопопуляций для основных видов в спелых сосновых насаждениях, расположенных в урбанизированной среде.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование онтогенетической структуры ценопопуляций сосны обыкновенной, клена остролистного, вяза гладкого, липы мелколистной и лещины обыкновенной в спелых сосновых древостоях проводили в 2022 г. в Лесной опытной даче Тимирязевской академии на основании комплекса количественных и качественных признаков (Zhukova et al., 2013; Evstigneev, Korotkov, 2016). В исследовании использованы данные сплошного перечета в древостоях, полученные на 16 постоянных пробных площадях (ППП), расположенных на территории четвертого квартала Лесной опытной дачи (рис. 1). При учете всходов, подроста и подлеска выполнялась закладка учетных площадок размером 25 м², в количестве 5 штук с размещением методом конверта (Stonozhenko et al., 2018; Lezhnev, 2022). Названия видов сосудистых растений и их таксономическая принадлежность приведены по сводке П. Ф. Маевского (Maevskiy, 2014).

На этапе камеральной обработки перечетов для древостоя определялись следующие показатели: 1) запас по таблицам объемов стволов, 2) относительная полнота по стандартным таблицам, 3) средний диаметр, 4) средняя высота графическим методом, 5) формула состава насаждения по соотношению запасов древесных пород, 6) класс бонитета по соотношению средней высоты и возраста.

В исследовании выделялось 5 основных онтогенетических состояний, которые отмечаются в индивидуальном развитии деревьев: ювенильные, имматурные, виргинильные, генеративные и сенильные особи. Так как проростки являются наиболее динамичной и нестабильной онтогенетической группой, в возрастных спектрах ценопопуляции не учитывались (Chibakova et al., 2022). Онтогенетические состояния исследуемых видов определяли по существующей периодизации онтогенеза растений и основным методическим подходам (Rabotnov, 1950; Urtsov, 1967; Zaugolnova et al., 1993; Zlobin, 2009). Возрастные спектры в виде графиков выражали в процентах от общего числа особей. При анализе данных выполнялся расчет основных описательных статистик (средняя, минимум, максимум, коэффициент вариации).

Популяционные исследования помимо визуальных оценок основываются на количественной оценке различных ценопопуляций. Особенности онтогенетической структуры ценопопуляций основных древесно-кустарниковых пород выявлялись путем расчета индексов (Zhukova, 1987; Nukhimovsky, 1997; Glotov, 1998; Zhivotovsky, Osanova, 2019): восстановления, замещения, молодости, зрелости, старения, возрастности, эффективности ценопопуляции и эффективной экологической плотности ценопопуляций (табл. 1).



Рис. 1. Расположение Лесной опытной дачи и постоянных пробных площадей

Fig. 1. Location of the Forest Experimental Station and permanent sample plots

Таблица 1. Индексы возрастных характеристик ценопопуляций
Table 1. Indices of age characteristics of the cenopopulations

Количественный показатель / Quantitative indicator	Расчетная формула / Calculation formula
Индекс восстановления / Recovery index (I_B)	$I_B = \frac{j + im + v}{g_1 + g_2 + g_3}$
Индекс замещения / Substitution index (I_3)	$I_3 = \frac{j + im + v}{g_1 + g_2 + g_3 + ss + s + sc}$
Индекс молодости / Youth index (I_V)	$I_V = \frac{j + im + v}{g_1 + g_2 + g_3 + ss + s + sc}$
Индекс зрелости / Maturity index (I_g)	$I_g = \frac{g_1 + g_2 + g_3}{j + im + v + g_1 + g_2 + g_3 + ss + s + sc}$
Индекс старения / Aging index (I_s)	$I_s = \frac{ss + s + sc}{j + im + v + g_1 + g_2 + g_3 + ss + s + sc}$
Индекс возрастности популяции / Population age index (Δ)	$\Delta = \frac{\sum_i m_i n_i}{N}$
Индекс эффективности ценопопуляции / Cenopopulation efficiency index (ω)	$\omega = \frac{\sum_i e_i n_i}{N}$
Эффективная экологическая плотность ценопопуляции / Effective ecological density of the cenopopulation (M_e)	$M_e = \omega M$

Примечание. j – количество ювенильных особей, im – количество имматурных особей, v – количество виргинильных особей, g – количество генеративных особей, s – количество сенильных особей, m_i – возрастность особей i -го онтогенетического состояния, n_i – число особей i -го состояния в ценопопуляции, N – общее число особей в ценопопуляции, e_i – относительная эффективность потребления энергии растениями i -го онтогенетического состояния, ω – индекс эффективности ценопопуляции, M – численность (плотность) ценопопуляции.

Note. j – number of juvenile individuals, im – number of immature individuals, v – number of virginal individuals, g – number of generative individuals, s – number of senile individuals, m_i – age of individuals of the i^{th} ontogenetic state, n_i – number of individuals of the i^{th} state in the cenopopulation, N – total number of individuals in the cenopopulation, e_i – relative efficiency of energy consumption by plants of the i^{th} ontogenetic state, ω – efficiency index of the cenopopulation, M – abundance (density) of the cenopopulation.

Статистическая обработка данных проводилась с использованием методов описательной статистики. Выполнялся расчет средней арифметической (*mean*), минимальных (*min*) и максимальных (*max*) значений, коэффициента вариации (*CV*). На основании рассчитанных значений описательных статистик делались выводы о количественных характеристиках оценок онтогенетического состояния популяций и их изменчивости внутри отдельных выборок. Сравнение средних между ценопопуляциями пробных площадей выполнялось с использованием однофакторного дисперсионного анализа ANOVA ($p \leq 0.05$). Статистическая обработка выполнена в пакетах программ Microsoft Office Excel 2016 (Microsoft Corp., USA) и Statistica 6.1 (StatSoft Inc., OK, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследуемые участки спелых сосновых насаждений являются репрезентативными для Московского региона: тип лесорастительных условий – C_2 , тип леса – сосняк сложный, класс возраста насаждений – VII, класс бонитета – I (табл. 2).

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Средняя высота первого яруса насаждений составляет от 28.9 до 32.5 м, средний диаметр – от 32.0 до 38.4 см, запас – от 439 до 753 м³/га. Второй ярус характеризуется средними высотами от 14.3 до 21.2 м, средними диаметрами от 14.0 до 23.5 см, запасами от 11 до 84 м³/га.

Таблица 2. Таксационная характеристика насаждений на постоянных пробных площадях
Table 2. Stands indicators on the permanent sample plots

№ / No.	Ярус / Tier	Состав / Composition	Возраст / Age	Средняя / Average		Полнота / Canopy density	Запас, м ³ /га / Stock, m ³ /ha
				высота, м / height, m	диаметр, см / diameter, cm		
4/А	I	9С1Б+Лп+Д	132	31.1	32.8	1.01	656
	II	10Кло	–	21.2	18.7	0.19	61
4/Б	I	9С1Лп	132	31.8	34.5	1.02	680
	II	4Лп6Кло	–	15.6	17.5	0.19	40
4/В	I	8С1Лп1Кло	132	30.9	32.0	0.93	609
	II	10Кло	–	21.4	19.3	0.26	84
4/Е	I	9С1Лп	132	32.5	36.5	1.11	741
	II	9Кло1С	–	17.7	18.6	0.36	72
4/Ж	I	9С1Лп	133	28.9	34.0	0.69	506
	II	10Кло	–	18.6	17.4	0.08	24
4/Д	I	10С+Б+Лп	132	32.3	32.5	0.92	623
	II	6Кло3С1Лп+Б	–	17.2	17.1	0.29	70
4/К	I	7С3Лп	132	31.0	33.5	0.81	524
	II	6Лп2В2Кло	–	16.8	18.9	0.07	30
4/Л	I	8С2Лп	133	29.9	34.1	0.72	439
	II	4Лп4В2Кло	–	15.6	14.4	0.08	18
4/М	I	9С1Лп	133	31.4	34.8	0.94	622
	II	6Лп3В1Кло	–	16.8	23.5	0.09	21
4/Н	I	10С	133	31.9	36.5	0.69	459
	II	7Е3В	–	16.8	16.8	0.04	11
4/О	I	10С+Е	133	32.5	37.8	1.13	753
	II	6Б4В	–	15.4	19.3	0.05	17
4/Р	I	7С2Лп1Е+Д	132	29.8	33.9	0.90	563
	II	5Лп3Кло1Е1В	–	14.3	14.2	0.09	18
4/С	I	10С+Лп+Е	134	30.4	35.6	0.93	589
	II	8Е2В	–	17.1	15.7	0.11	30
4/Т	I	6С2Е2Лп	134	31.3	36.3	1.00	645
	II	6Е4В	–	17.0	14.0	0.06	21
4/У	I	7С2Лп1Е	134	30.4	38.4	0.97	607
	II	8Е2В	–	14.5	17.3	0.07	26
4/Ф	I	9С1Е	133	30.2	35.3	0.72	456
	II	6Е4В	–	18.1	18.1	0.06	20

Примечание. С – сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* Linnaeus, 1753), Б – береза повислая (*Betula pendula* Roth, 1788), Лп – липа мелколистная (*Tilia cordata* Miller, 1768), Е – ель европейская (*Picea abies* Karsten, 1881), Д – дуб черешчатый (*Quercus robur* Linnaeus, 1753), Кло – клен остролистный (*Acer platanoides* Linnaeus, 1753), В – вяз гладкий (*Ulmus laevis* Pallas, 1784).

Note. С – Scots pine (*Pinus sylvestris* Linnaeus, 1753), Б – Birch (*Betula pendula* Roth, 1788), Лп – Linden (*Tilia cordata* Miller, 1768), Е – European spruce (*Picea abies* Karsten, 1881), Д – Oak (*Quercus robur* Linnaeus, 1753), Кло – Norway maple (*Acer platanoides* Linnaeus, 1753), В – Elm (*Ulmus laevis* Pallas, 1784).

Проведя анализ количественного и качественного состояния нижних ярусов древесно-кустарниковой растительности в сосновых древостоях, стоит отметить, что значительную часть в подросте на исследуемых объектах занимает клен остролистный, за исключением таких ППП, как 4/Т (31%) и 4/Р (36%). В переводе на крупный подрост количество клена остролистного на исследуемых пробных площадях составляет в среднем – 4645 шт./га; клена ложноплатанового (*Acer pseudo-platanus* Linnaeus, 1753) – 805 шт./га; дуба черешчатого – 770 шт./га; вяза гладкого – 762 шт./га, а остальные древесные породы имеют численность менее 100 шт./га. Всего в подросте исследуемых сосновых древостоев насчитывается 7 лесообразующих пород (рис. 2).

При анализе распределения подраста по категориям крупности в Лесной опытной даче необходимо отметить, что на ППП преобладает мелкий (76.6%) подрост. Доля среднего и крупного подраста в среднем составляет 12.2 и 11.2% соответственно, что свидетельствует о достаточно значительном проценте отпада подраста под воздействием внешних и внутриценотических факторов. Общая встречаемость подраста на исследуемых участках следующая: *A. platanoides* – 100%; *Q. robur* и *U. laevis* – 75.0%; *A. pseudoplatanus* и *T. cordata* – 62.5%; *Aesculus hippocastanum* Linnaeus, 1753 – 25.0% и *Acer saccharinum* Linnaeus, 1753 – 18.8%.

Подлесок исследуемых участков представлен 5 основными видами (рис. 3): рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* Linnaeus, 1753), лещина обыкновенная (*Corylus avellana* Karsten, 1881), черемуха обыкновенная (*Prunus padus* Linnaeus, 1753), крушина ломкая (*Frangula alnus* Miller, 1768) и жимолость обыкновенная (*Lonicera xylosteum* Linnaeus, 1753).

В подлеске преобладает *S. aucuparia* и составляет в среднем 39.4% от общего количества, также значительно представлены *C. avellana* – 23.3 и *P. padus* – 21.6%. *F. alnus* и *L. xylosteum* представлены незначительно – 8.7 и 7.0% соответственно. Общая встречаемость подлесочных пород на пробных площадях следующая: *S. aucuparia* – 87.5%, *C. avellana* – 81.3%, *P. padus* – 50.0%, *F. alnus* – 37.5% и реже всего встречается *L. xylosteum* – 18.8%.

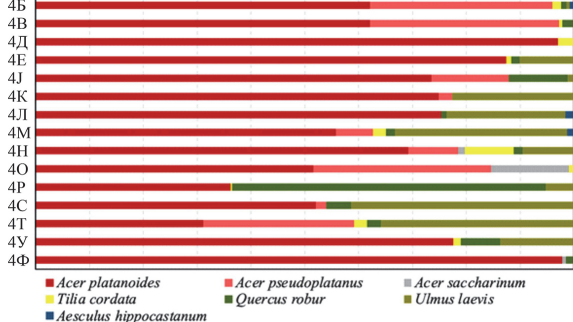


Рис. 2. Породный состав подраста на постоянных пробных площадях

Fig. 2. Species undergrowth composition on the permanent sample plots

Онтогенетический спектр является лабильной характеристикой популяционного состава экосистемы: разные ценопопуляции могут иметь разные онтогенетические спектры, тип спектра в одной и той же ценопопуляции изменяется со временем, обусловлен естественной средой и антропогенным воздействием. Однако спектры онтогенетических состояний нормальных ценопопуляций различных

древесно-кустарниковых видов в определенном диапазоне условий могут иметь сходный характер (Zaugolnova, 1994; Osmanova, Zhivotovsky, 2020). Вместе с тем Л. Б. Заугольнова (Zaugolnova, 1994) выделила четыре теоретических типа онтогенетических спектров: левосторонний, центрированный, бимодальный и правосторонний. Они характеризуют определенный вид, типа онтогенеза или жизненную форму. Определяются онтогенетические спектры по соотношению частот встречаемости онтогенетических групп и положением их максимумов по фактическим данным о различных ценопопуляциях.

В ходе исследования рассмотрены онтогенетические спектры для преобладающих древесно-кустарниковых пород на постоянных пробных площадях (рис. 4).

Доля возрастных особей сосны обыкновенной: $g - 95.2$, $s - 4.8\%$. Возрастной спектр правосторонний с преобладанием особей генеративного возрастного состояния. Данный спектр характерен для нормальных старых ценопопуляций с унимодальностью (один максимум). Полное отсутствие прегенеративных растений обусловлено затруднением семенного возобновления под пологом насаждения, так как данная порода является светолюбивой.

Для ценопопуляции клена остролистного выявлен следующий онтогенетический спектр: $j - 20.3$, $im - 70.1$, $v - 8.6$, $g - 0.9$, $s - 0.1\%$. Доля прегенеративных растений от общего числа особей составляет 99.0%. Возрастной спектр левосторонний. Значительная численность ювенильных растений свидетельствует о высоких показателях естественного возобновления. В онтогенетическом спектре данных ценопопуляций большинство особей имматурного возрастного состояния.

Онтогенетический спектр ценопопуляции вяза гладкого: $j - 9.0$, $im - 72.7$, $v - 9.0$, $g - 6.3$, $s - 3.0\%$. Доля прегенеративных растений от общего числа особей составляет 90.7%. Преобладают особи имматурной стадии, онтогенетический спектр определен как левосторонний.

Возрастной спектр липы мелколистной выглядит следующим образом: $j - 3.4$, $im - 38.9$, $g - 55.3$, $s - 2.4\%$. Преобладают особи имматурной и генеративной стадий, онтогенетический спектр определен как бимодальный правосторонний. Полностью отсутствует виргинильная стадия, что обусловлено межвидовой конкуренцией. Данный вид не может сформировать устойчивое молодое поколение, даже при наличии естественного возобновления, так как молодые особи не выдерживают конкуренции. Ценопопуляция липы мелколистной является стареющей.

Для ценопопуляций лещины обыкновенной опреде-

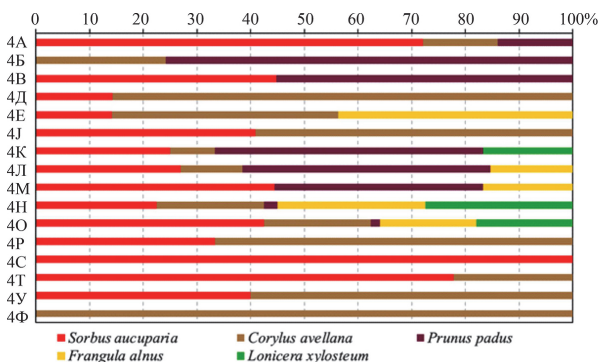


Рис. 3. Породный состав подлеска на постоянных пробных площадях

Fig. 3. Species understory composition on the permanent sample plots

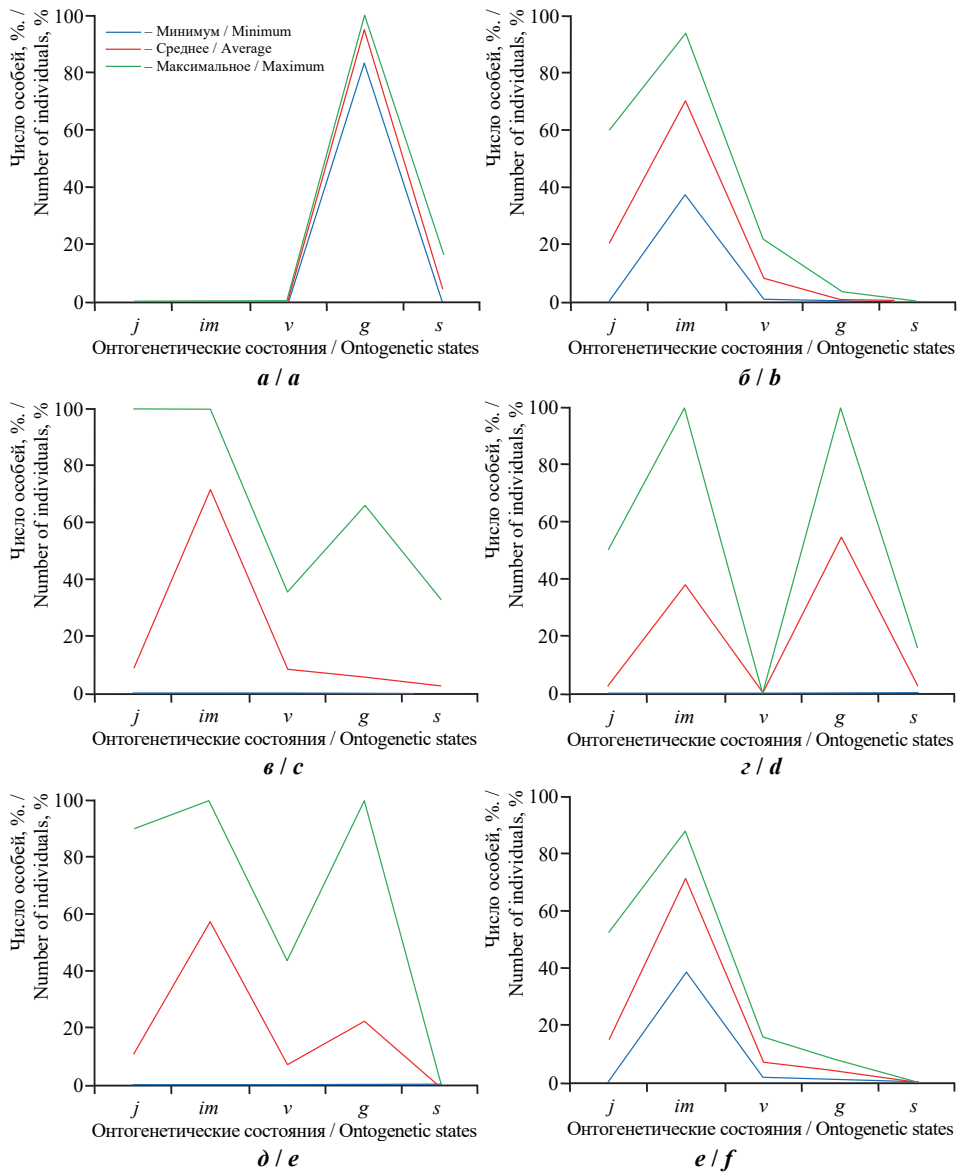


Рис. 4. Онтогенетические спектры для преобладающих пород на постоянных пробных площадях: *а* – сосна, *б* – клен остролистный, *в* – вяз, *г* – липа, *д* – лещина, *е* – итог по всем древесным породам

Fig. 4. Ontogenetic spectra for the predominant species on the permanent sample plots: *a* – Pine, *b* – Norway maple, *c* – Elm, *d* – Linden, *e* – Hazel, *f* – total for all tree species

лен следующий онтогенетический спектр: $j - 11.1$, $im - 58.1$, $v - 7.7$, $g - 23.1\%$. Доля прегенеративных растений от общего числа особей составляет 66.9%. В онтогенетическом спектре данной ценопопуляции преобладают особи имматурного и генеративного возрастного состояния. Онтогенетический спектр определен как бимодальный левосторонний. Отсутствие синильного возрастного состояния свидетельствует о молодости данных ценопопуляций.

В среднем по изученным ценопопуляциям распределение онтогенетического спектра следующее: $j - 15.5$, $im - 72.1$, $v - 7.3$, $g - 4.6$, $s - 0.3\%$. Доля прегенеративных растений от общего числа особей составляет 95.1%. Однако доленое участие виргинильных особей снижается в сравнении с более ранними стадиями, варьирует от 2.4 до 16.3%. Уменьшение количества особей в виргинильном состоянии указывает на большую смертность имматурных и ювенильных особей, что обусловлено низкой конкурентоспособностью особей и неблагоприятными городскими условиями.

Анализ возможности самоподдержания ценопопуляций (табл. 3) в сосновых насаждениях показал, что индекс восстановления (I_v) для клена остролистного составил 83.59, вяза гладкого – 35.97, лещины обыкновенной – 4.71, что характеризует данные ценопопуляции как эффективно самоподдерживающиеся, так как их индекс восстановления > 1 (Osmanova, Zhivotovsky, 2020). Ценопопуляция липы мелколистной имеет индекс – 1.85, что характеризует её как умеренно самоподдерживающуюся. Вместе с тем, стоит отметить, что в данных условиях ценопопуляция сосны обыкновенной является регрессивной и имеет индекс – 0, что свидетельствует о слабой возможности к самоподдержанию за счет полного отсутствия естественного возобновления. Средние индексы восстановления ценопопуляций рассматриваемых древесных видов имеют статистически достоверные различия ($F = 5.92$, $p = 3.39 \times 10^{-4}$).

Индекс замещения (I_3), характеризующий число потомков, которое приходится на одну особь генеративного или постгенеративного периода, в ценопопуляциях составил: для клена остролистного – 107.16, вяза гладкого – 27.11, лещины обыкновенной – 4.71, липы мелколистной – 1.68, что свидетельствует о положительном замещении. Ценопопуляция сосны обыкновенной имеет индекс – 0, что свидетельствует о низкой возобновительной способности. Средние индексы замещения ценопопуляций рассматриваемых древесных видов имеют статистически достоверные различия ($F = 10.15$, $p = 1.27 \times 10^{-6}$).

По результатам анализа индексов возрастных периодов (соотношение молодых, зрелых и старых особей) получены демографические показатели, характеризующие возрастные состояния видов: клен остролистный, вяз гладкий и лещина обыкновенная имеют преобладание молодых особей от их общего количества и составляют 99.0, 91.0, 77.0% соответственно. Липа мелколистная имеет более сбалансированное распределение между возрастными состояниями: молодые – 42.0, зрелые – 55.0 и старые – 2.0%. Необходимо отметить, что популяции липы и вяза включают особей всех возрастных состояний, что может свидетельствовать об их полночленности и дальнейшей смене сосновых насаждений на широколиственные, учитывая тот факт, что отмечается полное отсутствие особей сосны в молодой возрастной категории 0.00 и 95.0% – зрелой.

Таблица 3. Количественные оценки состояния ценопопуляций для основных древесных пород
Table 3. Quantitative estimates of the status of the cenopopulations for the main tree species

Показатель / Index	I_b	I_s	I_v	I_g	I_a	Δ	ω	M_e
Сосна обыкновенная / Scots pine								
Средняя арифметическая / Arithmetic mean	0	0	0	0.95	0.05	0.52	0.96	342
Минимум / Minimum	0	0	0	0.83	0.00	0.50	0.86	205
Максимум / Maximum	0	0	0	1.00	0.17	0.58	1.00	486
Коэффициент вариации / Coefficient of variation, %	—	—	—	4.85	95.42	4.00	3.93	25.8
Клен остролистный / Norway maple								
Средняя арифметическая / Arithmetic mean	83.59	107.16	0.99	0.01	0	0.05	0.19	1451
Минимум / Minimum	24.57	23.60	0.96	0	0	0.04	0.13	674
Максимум / Maximum	191.78	205.66	1.00	0.04	0	0.07	0.23	2599
Коэффициент вариации / Coefficient of variation, %	72.73	69.34	1.25	—	—	15.36	14.85	36.8
Вяз гладкий / European white elm								
Средняя арифметическая / Arithmetic mean	35.97	27.11	0.91	0.06	0.03	0.11	0.24	283
Минимум / Minimum	0	0	0	0	0	0.02	0.07	6
Максимум / Maximum	79.78	46.96	1.00	0.67	0.33	0.65	0.73	785
Коэффициент вариации / Coefficient of variation, %	77.45	65.54	30.13	—	—	—	63.91	93.2
Липа мелколистная / Small-leaved linden								
Средняя арифметическая / Arithmetic mean	1.85	1.68	0.42	0.55	0.02	0.32	0.63	96
Минимум / Minimum	0	0	0	0	0	0.05	0.18	14
Максимум / Maximum	11.36	9.75	1.00	1.00	0.16	0.57	1.00	145
Коэффициент вариации / Coefficient of variation, %	171.49	—	—	74.29	—	63.64	53.57	42.6
Лещина обыкновенная / Common hazel								
Средняя арифметическая / Arithmetic mean	4.71	4.71	0.77	0.23	0	0.15	0.38	170
Минимум / Minimum	0	0	0	0	0	0.05	0.16	29
Максимум / Maximum	15.00	15.00	1.00	1.00	0	0.50	1.00	431
Коэффициент вариации / Coefficient of variation, %	—	—	48.36	—	—	—	80.36	61.4
Итого по всем древесным породам / Total for all tree species								
Средняя арифметическая / Arithmetic mean	22.25	21.01	0.95	0.05	0	0.07	0.22	3078
Минимум / Minimum	10.80	10.61	0.91	0.02	0	0.05	0.17	2031
Максимум / Maximum	45.63	44.93	0.98	0.08	0.01	0.09	0.27	5938
Коэффициент вариации / Coefficient of variation, %	36.15	37.97	1.54	29.49	—	15.63	13.26	29.9

Примечание. I_b – индекс восстановления, I_s – индекс замещения, I_v – индекс молодости, I_g – индекс зрелости, I_a – индекс старения, Δ – индекс возрастности, ω – индекс эффективности ценопопуляции, M_e – эффективная экологическая плотность ценопопуляции.

Note. I_b – recovery index, I_s – replacement index, I_v – youth index, I_g – maturity index, I_a – aging index, Δ – age index, ω – efficiency index of the cenopopulation, M_e – effective ecological density of the cenopopulation.

Индекс эффективности (ω) характеризует относительную величину нагрузки ценопопуляций на энергетические ресурсы среды. Наибольшую среднюю энергетическую нагрузку на среду оказывают ценопопуляции сосны и липы за счет наличия генеративных и постгенеративных поколений – 0.96 и 0.63 соответственно, а наименьшую – клен остролистный и вяз гладкий с индексом эффективности 0.19 и 0.24 соответственно, так как у данных видов преобладает имматурное поколение. Средние индексы эффективности ценопопуляций рассматриваемых древесных видов имеют статистически достоверные различия ($F = 33.12$, $p = 6.67 \times 10^{-6}$).

Согласно классификации «дельта – омега», основанной на совместном использовании индексов возрастности Δ (Uranov, 1975) и средней эффективности ω (Zhivotovsky, 2001) и учитывающей особи всех онтогенетических состояний (рис. 5), выделяются ценопопуляции «переходного» типа, а из «молодых» ценопопуляций удалось выделить «зреющие», т.е. ценопопуляции с высокой долей генеративных особей.

Стоит отметить, что ценопопуляция сосны обыкновенной к возрасту 130 лет характеризуются как зрелые.

Молодыми являются ценопопуляции таких древесных видов, как клен остролистный, вяз гладкий и в подавляющем большинстве случаев липы мелколистной.

Наличие неполных онтогенетических спектров в популяциях сосны, где отсутствуют особи ювенильных, имматурных и виргинальных групп, свидетельствует о значительном нарушении процесса смены поколений у данной породы в урбанизированных условиях, что обусловлено её эколого-биологическими особенностями и длительным антропогенным воздействием. Отмечается старение сосновой популяции, отсутствие естественного возобновления и протекающая сукцессионная смена в сторону широколиственных пород, что впоследствии может привести к формированию в Лесной опытной даче насаждений породного состава и структуры, кардинальным образом отличающихся от существующих в настоящее время.

В популяциях широколиственных пород (клен, липа и вяз) присутствуют генеративные группы растений, что свидетельствует об успешном внедрении данных пород под полог соснового насаждения. По мнению многих авторов, успешность онтогенетического развития особей молодого поколения древесных растений обусловлена достижением генеративной стадии их развития (Polyakova, 1979; Kovyazin, Makhantseva, 2011).

Онтогенетическое состояние и формирование циклов генерации широколиственных пород объясняются наличием достаточного количества открытых мест – «окон», образующихся после естественного отпада сенильных деревьев сосны или даже старых групп деревьев в урбоэкосистемах г. Москвы. Формированию полноценных по своей онтогенетической структуре популяций может способствовать наличие пробелов в пологе соснового дендроценоза. Действительно, их образова-

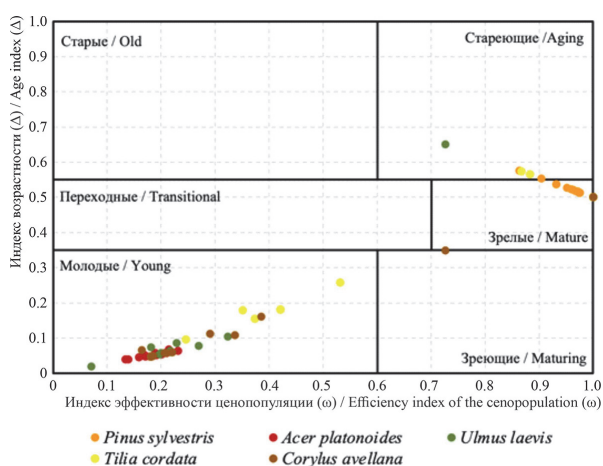


Рис. 5. Ординация пробных площадей в осях индексов возрастности (Δ) и эффективности ценопопуляций (ω)

Fig. 5. Ordination of the observation plots in the axes of age indices (Δ) and efficiency of coenopopulations (ω)

ние происходит особенно в спелых и перестойных лесах, однако размеры таких просветов обычно не превышают 50 м² (Skliar et al., 2020).

В текущей ситуации без хозяйственного воздействия невозможно выполнить существующие рекомендации по обеспечению доли хвойных пород в условиях городской среды. В связи с вышеизложенным в качестве мер, направленных на поддержание сосновых насаждений в условиях городской среды, можно выделить: создание лесных культур; содействие естественному возобновлению (при наличии); лесотехнические уходы за сосновыми древостоями с целью регулирования доли широколиственных пород.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые в условиях Московского региона применен ценопопуляционный подход для оценки возобновительной способности древесных пород в спелых сосновых дендроценозах. Установлено, что сосна не имеет возобновительной способности в условиях г. Москвы, популяции данной породы затухающие. Установлено, что ценопопуляция сосны обыкновенной к возрасту 130 лет являются зрелыми. Место сосны займут широколиственные породы.

Установленное количество древесных пород на исследуемых пробных площадях в среднем составляет, шт. / га: клена остролистного – 4645; клена ложноплатанового – 805; дуба черешчатого – 770; вяза гладкого – 762, остальные древесные породы имеют численность менее 100 шт./га. Отмечено преобладание мелкого подроста. Доля среднего и крупного подроста значительно ниже. Преобладающая порода в подросте исследуемых сосняков Лесной опытной дачи *A. platanoides*. Среди подлесочных пород на постоянных пробных площадях установлено преобладание *S. aucuparia*, *C. avellana* и *P. padus*. Также на исследуемых объектах встречаются *F. alnus* и *L. xylosteum*. Анализ состава подроста и подлеска показал, что набор древесно-кустарниковых пород достаточно разнообразен и насчитывает 12 видов.

Доля возрастных состояний ценопопуляции сосны обыкновенной: $g - 95.2$, $s - 4.8\%$, возрастной спектр правосторонний с преобладанием особей генеративного возрастного состояния. Для ценопопуляции клена остролистного определен следующий онтогенетический спектр: $j - 20.3$, $im - 70.1$, $v - 8.6$, $g - 0.9$, $s - 0.1\%$, прегенеративные растения от общего числа особей составляют 99.0%, а возрастной спектр левосторонний. Онтогенетический спектр ценопопуляции вяза гладкого: $j - 9.0$, $im - 72.7$, $v - 9.0$, $g - 6.3$, $s - 3.0\%$, преобладают особи имматурной стадии, онтогенетический спектр определен как левосторонний. Доля возрастных состояний ценопопуляции липы мелколистной: $j - 3.4$, $im - 38.9$, $g - 55.3$, $s - 2.4\%$, преобладают особи имматурной и генеративной стадий, онтогенетический спектр бимодальный правосторонний. Ценопопуляция лещины обыкновенной имеет онтогенетический бимодальный левосторонний спектр: $j - 11.1$, $im - 58.1$, $v - 7.7$, $g - 23.1\%$, отсутствие синильного возрастного состояния свидетельствует о молодости данной популяции.

В среднем по изученным ценопопуляциям распределение онтогенетического спектра следующее: $j - 15.5$, $im - 72.1$, $v - 7.3$, $g - 4.6$, $s - 0.3\%$. Доля прегенератив-

ных растений от общего числа особей составляет 95.1%. Снижение количества особей в виргинильном состоянии указывает на большую смертность иматурных и ювенильных особей, что обусловлено низкой конкурентоспособностью особей и неблагоприятными городскими условиями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Chibakova L. A., Afanas'eva O. V., Neverova T. V., Riabova E. V. Study of the cenopopulation of the Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Yaransk. In: *Ecology of the Native Land: Problems and Ways to Solve Them: Materials of the XVII All-Russian Scientific and Practical Conference with International Participation*. Kirov, Vyatka State University Publ., 2022, vol. 2, pp. 202–204 (in Russian).

Dubenok N. N., Lebedev A. V., Gemonov A. V. Climate change and dynamics of the forest area at the Forest Experimental Station of the Timiryazev Agricultural Academy Since 1862. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*, 2021, vol. 852, article no. 012025. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/852/1/012025>

Evstigneev O. I., Korotkov V. N. Ontogenetic stages of trees: An overview. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2016, vol. 1, no. 2, pp. 1–31. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>

Glotov N. V. On the assessment of age structure parameters of plant populations. In: Zhukova L. A., ed. *The Life of Populations in a Heterogeneous Environment: Materials of the II All-Russian Population Seminar*. Yoshkar-Ola, Periodika Marii El, 1998, pp. 146–149 (in Russian).

Hagmann R. K., Hessburg P. F., Prichard S. J., Povak N. A., Brown P. M., Fulé P. Z., Keane R. E., Knapp E. E., Lydersen J. M., Metlen K. L., Reilly M. J., Sánchez Meador A. J., Stephens S. L., Stevens J. T., Taylor A. H., Yocom L. L., Battaglia M. A., Churchill D. J., Daniels L. D., Falk D. A., Henson P., Johnston J. D., Krawchuk M. A., Levine C. R., Meigs G. W., Merschel A. G., North M. P., Safford H. D., Swetnam T. W., Waltz A. E. M. Evidence for widespread changes in the structure, composition, and fire regimes of western North American forests. *Ecological Applications*, 2021, vol. 31, iss. 8, article no. e02431. <https://doi.org/10.1002/eap.2431>

Korotkov S., Stonozenko L., Lezhnev D., Ereghina S. Pine plants formation in the North-Eastern Moscow region. *AIP Conference Proceedings*, 2023, vol. 3011, iss. 1, article no. 020031. <https://doi.org/10.1063/5.0161107>

Korotkov S. A. *The Change in the Composition of Stands and the Stability of Protective Forests in the Central Part of the Russian Plain*. Moscow, Doblest' ehpokh, 2023. 168 p. (in Russian).

Kovyazin V. F., Makhantseva V. A. Assessment of recreational loads in pine plantations of the forest park “Zelenaya roshcha” of the city of Cherepovets, Vologda region. *Actual Problems of the Forest Complex*, 2011, no. 30, pp. 123–125 (in Russian).

Kupriyanov O., Kupriyanov A., Turalin B. Degree of naturalization of non-native plants on dumps. *BIO Web of Conferences*, 2021, vol. 31, article no. 00014. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213100014>

Lebedev A. V. Changes in the growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands in an urban environment in European Russia since 1862. *Journal of Forestry Research*, 2023, vol. 34, no. 5, pp. 1279–1287. <https://doi.org/10.1007/s11676-022-01569-z>

Lezhnev D. V. Methods of research of natural renewal of forest ecosystems. In: *Digital Technologies in the Forest Industry: Materials of the All-Russian Scientific and Practical Conference*. Voronezh, Voronezh State University of Forestry and Technologies Named after G. F. Morozov Publ., 2022, pp. 130–138 (in Russian). https://doi.org/10.34220/DTF12022_130-138

Lezhnev D. V., Dubei D. Formation of pine formations in the floodplain terraces of the Moscow River. In: *Actual Problems of Ecology and Nature Management: Collection of Scientific Pa-*

pers of the XXIV International Scientific and Practical Conference. Moscow, RUDN University Publ., 2023, vol. 1, pp. 101–105 (in Russian).

Lezhnev D. V., Lebedev A. V. Structural transformation of pine formations in urbanized ecosystems of Moscow. *Vestnik of Orenburg State Pedagogical University*, 2023, no. 2 (46), pp. 74–88 (in Russian). <https://doi.org/10.32516/2303-9922.2023.46.5>

Maevskiy P. F. *Flora of the Middle Zone of the European Part of Russia*. 11th ed. Moscow, KMK Scientific Press, 2014. 635 p. (in Russian).

Meigs G. W., Case M. J., Churchill D. J., Hersey C. M., Jeronimo S. M., Smith L. A. C. Drought, wildfire and forest transformation: Characterizing trailing edge forests in the eastern Cascade Range, Washington, USA. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 2023, vol. 96, iss. 3, pp. 340–354. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpac046>

Morozova G. Yu. Variability of *Oenothera depressa* (Onagraceae) under different conditions in Khabarovsk. *Botanicheskii zhurnal*, 2018, vol. 103, no. 5, pp. 630–644 (in Russian). <https://doi.org/10.1134/S0006813618050058>

Nukhimovsky E. L. *Biomorphology Fundamentals of Seed Plants*. Moscow, Nedra, 1997. 629 p. (in Russian).

Osmanova G. O., Zhivotovsky L. A. The ontogenetic spectrum as an indicator of the status of plant populations. *Biology Bulletin*, 2020, vol. 47, no. 2, pp. 141–148. <https://doi.org/10.1134/S1062359020020053>

Polyakova G. A. Recreation and degradation of forest biogeocenoses. *Lesovedenie*, 1979, no. 3, pp. 70–80 (in Russian).

Rabotnov T. A. Vital cycle of perennial grasses in meadow coenosis. *Acta Instituti Botanici nomine V. L. Komarovii Academiae Scientiarum URSS, Ser. Geobotanica*, 1950, vol. 3, no. 6, pp. 179–196 (in Russian).

Río M. del, Pretzsch H., Alberdi I., Bielak K., Bravo F., Brunner A., Condés S., Ducey M. J., Fonseca T., Lüpke N. von, Pach M., Peric S., Perot T., Souidi Z., Spathelf P., Sterba H., Tijardovic M., Tomé M., Vallet P., Bravo-Oviedo A. Characterization of the structure, dynamics, and productivity of mixed-species stands: Review and perspectives. *European Journal of Forest Research*, 2016, vol. 135, pp. 23–49. <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0927-6>

Sannikov S. N., Petrova I. V. Phylogenogeography and genotaxonomy of *Pinus sylvestris* L. populations. *Russian Journal of Ecology*, 2012, vol. 43, no. 4, pp. 273–280. <https://doi.org/10.1134/S1067413612040145>

Skliar V., Kyrilchuk K., Tykhonova O., Bondarieva L., Zhatova H., Klymenko A., Bashtovyi M., Zubitsova I. Ontogenetic structure of populations of forest-forming species of the Left-Bank Polissia of Ukraine. *Baltic Forestry*, 2020, vol. 26, no. 1, article no. 441. <https://doi.org/10.46490/BF441>

Stonozhenko L., Korotkov S., Grishenkov V. Subcanopy forest regeneration in the National Park “Ugra”. *Forestry Information*. 2018, no. 2, pp. 35–45 (in Russian). <https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2018.2.04>

Uranov A. A. Ontogeny and age composition of the population. In: *Ontogeny and Age Composition of Populations of Flowering Plants*. Moscow, Nauka, 1967, pp. 3–8 (in Russian).

Uranov A. A. Age composition of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes. *Biologicheskie nauki*, 1975, no. 2, pp. 17–29 (in Russian).

Uranov A. A., Serebryakova T. I., eds. *Cenopopulation of Plants (Basic Concepts and Structure)*. Moscow, Nauka, 1976. 216 p. (in Russian).

Williams A. P., Cook B. I., Smerdon J. E. Rapid intensification of the emerging southwestern North American megadrought in 2020 – 2021. *Nature Climate Change*, 2022, vol. 12, iss. 3, pp. 232 – 234. <https://doi.org/10.1038/s41558-022-01290-z>

Zaugolnova L. B. *Structure of Populations of Seed Plants and Problems of Their Monitoring*. Thesis Diss. Dr. Sci. (Biol.). Saint Petersburg, 1994. 70 p. (in Russian).

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Zaugolnova L. B., Denisova L. V., Nikitina S. V. Approaches to estimating state of plants coenopopulations. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, 1993, vol. 98, iss. 5, pp. 100–108 (in Russian).

Zhivotovsky L. A. Ontogenetic state, effective density and classification of populations. *Ekologiya*, 2001, no. 1, pp. 3–7 (in Russian).

Zhivotovsky L. A., Osmanova G. O. *Population Biogeography of Plants*. Yoshkar-Ola, Vertola, 2019. 128 p. (in Russian).

Zhukova L. A. *Dynamics of Coenopopulations of Meadow Plants*. Thesis Diss. Dr. Sci. (Biol.). Novosibirsk, 1987. 32 p. (in Russian).

Zhukova L. A., Notov A. A., Turmuhametova N. V., Teterin J. S. Ontogenesis of *Pinus sylvestris* L. In: Zhukova L. A., ed. *Ontogenetic Atlas of Plants*. Yoshkar Ola, Mari State University Publ., 2013, vol. 7, pp. 26–65 (in Russian).

Zlobin Yu. A. *Population Ecology of Plants: Current State, Points of Growth*. Sumy, Universitetskaia kniga, 2009. 263 p. (in Russian).

Ontogenetic structure of woody plant cenopopulations in ripe pine stands of Moscow city

D. V. Lezhnev ^{1✉}, A. V. Lebedev ²

¹ Institute of Forest Science of the Russian Academy of Sciences
21 Sovetskaya St., Uspenskoe, Moscow region 143030, Russia

² Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy
49 Timiryazevskaya St., Moscow 127434, Russia

Received: November 17, 2023 / revised: March 4, 2024 / accepted: March 4, 2024 / published: December 17, 2024

Abstract. The results of our study of the ontogenetic structure of cenopopulations of woody plants on 16 permanent sample plots in mature pine forests located in Moscow are presented. For the first time, a cenopopulation approach was used to assess the regenerative capacity of tree species in mature pine dendrocenoses in the conditions of the Moscow region. The study examined areas of mature pine stands which are representative of the Moscow region. The ontogenetic spectra of cenopopulations are considered, namely: *Pinus sylvestris* L., *Acer platanoides* L., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus laevis* Pall., *Corulus avellana* L. Analysis of the number of trees and shrubs in the lower tiers of stands (undergrowth and understory) and their occurrence in sample plots was carried out. The cenopopulation of *P. sylvestris* has a right-sided age spectrum with predominance of individuals of the generative age state and is regressive under these conditions, since pregenerative individuals are completely absent. The cenopopulations of *A. platanoides*, *U. laevis* and *C. avellana* are characterized as effectively self-sustaining, while *T. cordata* is moderately self-sustaining. Based on the results of our study, the ontogenetic spectra of most populations of the studied species were established to be incomplete due to the absence of certain ontogenetic states in plants. A significant part of the cenopopulations of the species have a bimodal ontogenetic spectrum. The ontogenetic state and the formation of generation cycles of broad-leaved species are explained by the presence of a sufficient number of open areas – “gaps”. It is noted that young trees have a fairly significant mortality rate before they reach a generative ontogenetic state under the influence of external and intracoenotic factors. Analysis of the species composition of the undergrowth and understory showed that the set of tree and shrub vegetation included 12 species.

Keywords: ontogenetic structure, cenopopulation, pine stands, urbanized environment, Forest Experimental Station, Moscow

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Lezhnev D. V., Lebedev A. V. Ontogenetic structure of woody plant cenopopulations in ripe pine stands of Moscow city. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 4, pp. 471–486 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-471-486>

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Forestry and Biological Productivity Institute of Forest Science of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Daniil V. Lezhnev: <https://orcid.org/0000-0003-2706-7320>, lezhnev.daniil@yandex.ru; Aleksandr V. Lebedev: <https://orcid.org/0000-0002-8939-942X>, alebedev@rgau-msha.ru.

Оригинальная статья

УДК 574/577+581.19+518.4+518.96

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-487-499>

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ЛИСТЬЕВ И КЛЕТОЧНОГО МЕТАБОЛИЗМА ГИБРИДОГЕННОГО ТАКСОНА *ECHINOPS SAKSONOVII* (ASTERACEAE, ASTERALES) В СРАВНЕНИИ С РОДИТЕЛЬСКИМИ ВИДАМИ

О. А. Розенцвет[✉], Е. С. Богданова, В. А. Розенцвет,
Н. А. Саблина, Т. М. Гребенкина

Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Колзина, д. 10

Поступила в редакцию 30.06.2023 г., после доработки 29.02.2024 г., принята 29.02.2024 г., опубликована 17.12.2024 г.

Аннотация. Гибридизация – важный компонент эволюции и видообразования растений. Межвидовые и внутривидовые скрещивания могут приводить к изменениям генома, тем самым влияя на морфологию, адаптацию, рост и развитие новых видов растений. Гибридогенный вид *Echinops saksonovii* Vasjukov происходит от интрогрессивной гибридизации *E. ruthenicus* M. Bieb. и *E. sphaerocephalus* L. На морфологическом уровне *E. saksonovii* отличался от родительских видов меньшими линейными размерами листьев и большей длиной устьиц. Содержание зеленых пигментов и каротиноидов в листьях нотовида было в 2.0 и 2.5 раза больше, но по их соотношению нотовид ближе к родительскому виду *E. ruthenicus*. В липидном комплексе *E. saksonovii* обнаружено повышенное содержание липидов, ответственных за формирование тилакоидных и непластидных мембран. Среди вторичных соединений листья растений *E. saksonovii* накапливали больше флавоноидов и пролина. По количественному содержанию фенольных соединений и продуктов перекисного окисления *E. saksonovii* ближе к родительскому теневыносливому виду *E. sphaerocephalus*. Таким образом, выявлены особенности структурно-функциональной организации и клеточного метаболизма в листьях гибридогенного вида *E. saksonovii* в сравнении с родительскими видами, что может способствовать лучшей приспособляемости и жизнеспособности *E. saksonovii* и, как следствие, к большей конкурентоспособности.

Ключевые слова: абиотические факторы, антиоксидантный комплекс, гибридогенный таксон, липиды, межвидовая гибридизация, пигменты, структура листа

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии Волжского бассейна РАН – филиала Самарского научного центра РАН (№ 1021060107217-0-1.6.19).

[✉] Для корреспонденции. Лаборатория исследования экосистем Института экологии Волжского бассейна РАН – филиала Самарского научного центра РАН.

ORCID и e-mail адреса: Розенцвет Ольга Анатольевна: <https://orcid.org/0000-0001-6312-3620>, olgarozen55@mail.ru; Богданова Елена Сергеевна: <https://orcid.org/0000-0002-2445-1952>, cornales@mail.ru; Розенцвет Виктор Александрович: <https://orcid.org/0000-0002-1826-9636>, rozenzvet@mail.ru; Саблина Нелли Александровна: <https://orcid.org/0000-0003-1588-8367>, nellitlt@mail.ru; Гребенкина Татьяна Михайловна: <https://orcid.org/0000-0003-2567-774X>, matane4ka@yandex.ru.

Соблюдение этических норм. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Розенцвет О. А., Богданова Е. С., Розенцвет В. А., Саблина Н. А., Гребенкина Т. М. Особенности структурно-функциональной организации листьев и клеточного метаболизма гибридного таксона *Echinops saksonovii* (Asteraceae, Asterales) в сравнении с родительскими видами // Поволжский экологический журнал. 2024. № 4. С. 487 – 499. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-487-499>

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время нет сомнений в том, что гибридизация является частым и важным компонентом эволюции и видообразования растений (Papuga et al., 2019; Rodionov et al., 2019). Данные о встречающихся в природе гибридах растений достаточно многочисленны (Gross, Rieseberg, 2005; Whitney et al., 2010). Гибридизация имеет как полезные, так и вредные последствия, приводя в одних случаях к увеличению разнообразия, а в других – к возможному вымиранию популяций или видов (Mallet, 2005; Soltis, Soltis, 2009; López-Caamal, Tovar-Sánchez, 2014). Полагают, что естественная гибридизация у растений происходит с разной частотой и в значительной степени определяется внутренними свойствами, а не условиями окружающей среды (Thompson et al., 2010; Whitney et al., 2006; 2010).

Габитус растения и морфологические признаки используются для идентификации близкородственных видов или гибридных поколений (Bobowicz et al., 2000; Vasilyeva, 2021). В то же время гибридизация часто приводит к образованию уникальных метаболитов или метаболических профилей (Kirk et al., 2005). Гибридное наследование отдельных классов метаболитов (например, флавоноидов, алкалоидов или терпеноидов) у многих видов хорошо изучено (Rieseberg et al., 1993; Orians, 2000). Однако широкий спектр первичных и вторичных метаболитов в сочетании с морфологией и экологией вида исследован мало.

Род *Echinops* L. (Asteraceae Dumort.) включает около 120 – 130 видов много-, реже однолетних травянистых растений, встречающихся в тропической Африке, в Средиземноморском регионе, умеренных районах Евразии, Средней Азии, Монголии и северо-восточного Китая. Большее разнообразие видов зафиксировано на Кавказе и Ближнем Востоке (Bitew, Hymete, 2019). Важным диагностическим признаком рода является строение общего соцветия – шаровидной формы, которое сохраняется от фазы бутонизации до полного отцветания. Соцветия локализуются одиночно на концах ветвей (Hedge, 1975; Bobrov, 1997; Sánchez-Jiménez et al., 2010).

Для определения внутривидовых границ *Echinops* L. используют также диагностические признаки строения гомогамных корзинок (Hedge, 1975; Bobrov, 1997), различия в опушении листьев, длине покрытых волосков, характере строения стеблей (Somayeh et al., 2017; Кныазев, 2018). К решению таксономических задач привлекают молекулярно-филогенетические исследования: пластидную ДНК и ядерную рибосомную ДНК (Sánchez-Jiménez et al., 2010; Ali et al., 2015; Somayeh et al., 2017).

Описанный В. М. Васюковым (Vasjukov, Bondareva, 2021) гибридогенный вид *Echinops saksonovii* Vasjukov является таксоном, происходящим от интрогрессивной гибридизации *Echinops ruthenicus* M. Bieb. и *E. sphaerocephalus* L. Растения гибридогенного таксона отличаются от родительских видов высотой стебля, архитектурой листа, размерами и цветом соцветий.

Цель – изучить особенности структурно-функциональной организации листьев и клеточного метаболизма гибридогенного таксона *E. saksonovii* в сравнении с родительскими видами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования выбраны три вида рода *Echinops* (*E. ruthenicus*, *E. sphaerocephalus* и *E. saksonovii*). Представленные виды произрастали в двух локациях, расположенных в различных географических районах Приволжской возвышенности: в Волгоградской области (49°71'39" с.ш., 44°36'49" в.д.) и Ульяновской области (54°02'06" с.ш., 48°40'01" в.д.).

Растения каждого вида отбирали во второй декаде июня 2020 и 2021 гг. в период цветения растений на площадках размером 20×20 м. Одновременно отбирали образцы почвы методом конверта на глубине 10 – 15 см. Кислотность и влажность почвы определяли согласно рекомендациям (Arinushkina, 1970). Анализ минерального остатка почвенной вытяжки проводили в сертифицированной лаборатории ФГБУ САС «Самарская».

Морфометрические показатели листьев определяли у 10 – 20 растений каждого вида методами классической морфометрии, оперирующей линейными размерами органов, а также современными методами геометрической морфометрии. Визуализацию морфологических параметров осуществляли с помощью цифрового фотоаппарата Nikon D-3200 (Nikon, Япония), для каждого вида растений делали 8 фотографий. Обработку изображений проводили в программе JMicroVision-v.1.3.4 (Nicolas Roduit, Швейцария).

Из средней части зрелых свежесобранных листьев формировали общую биомассу. Часть биомассы использовали для определения оводненности тканей после их высушивания при температуре 60°C до постоянного веса. Содержание воды рассчитывали после определения веса сырой и сухой массы (сыр. м. и сух. м.) и выражали в % от сыр. м.

Из другой части общей биомассы отбирали по три параллельные пробы (0.1 – 0.5 г) для каждого вида анализа и хранили в жидком азоте при температуре -196°C.

Удельную плотность поверхности листа (УППЛ) определяли в 20 дисках площадью 1 см², которые высушивали до постоянного веса. Расчет осуществляли по формуле: m / S , г/дм², где m – количество сух. м., г; S – площадь поверхности листа, дм².

Подсчет устьиц проводили на продольных парадермальных срезах листьев, предварительно зафиксированных в 3.5% глутаровом альдегиде (рН 7.5), подсчитывали число устьиц в 1 см² на нижней поверхности листа, измеряли их длину в мкм. Для анализа использовали биологический микроскоп «ОРТИКА» В-500TPL (ОРТИКА, Италия).

Фотосинтетические пигменты экстрагировали холодным ацетоном (90%) из 0.5 г свежемороженых листьев. Содержание пигментов определяли в полученном ацетоновом экстракте спектрофотометрически. Концентрацию хлорофиллов (Хл) *a* и *b* измеряли при длинах волн 662 и 645 нм соответственно, каротиноидов (Кар) – при 470 нм. Расчет концентрации выделенных пигментов производили по методу (Lichtenthaler, 1987).

Содержание свободного пролина определяли кислым нингидриновым реактивом по методу (Bates et al., 1973) и рассчитывали на 1 г сух. м.

Интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) в листьях растений оценивали по накоплению малонового диальдегида (МДА) по реакции с тиобарбитуровой кислотой (Uchiyama, Mihara, 1978).

Липиды экстрагировали смесью хлороформ – метанол (1:2) с одновременным механическим разрушением тканей. Разделение липидов осуществляли методом тонкослойной хроматографии. Количество мембранных липидов определяли денситометрическим методом, используя программу «Денскан-04» (Россия). Хроматограммы анализировали в режиме параболической аппроксимации по градуировочным зависимостям, используя фосфатидилхолин (ФХ), моногалактозилдиацилглицерин (МГДГ) в качестве стандартов (Rozentsvet et al., 2014).

Метанолиз жирных кислот (ЖК) осуществляли их кипячением в 2.5% растворе HCl в метаноле. Полученные эфиры анализировали на хроматографе «Хроматэк Кристалл 5000.1» («Хроматэк», Россия) в изотермическом режиме с использованием капиллярной колонки, длиной 105 м и диаметром 0.25 мм «RESTEK» (США). Температура колонки 180°C, испарителя и детектора – 260°C, скорость тока газаносителя (гелий) – 2 мл/мин.

Общее содержание фенольных соединений и флавоноидов устанавливали по методу T. Swain, W. E. Hillis (1959) и выражали в мг/г сух. м. в эквиваленте галловой кислоты. Общее содержание флавоноидов выражали в мг/г сух. м. в эквиваленте рутина.

Для определения концентрации пигментов, свободного пролина, ПОЛ использовали спектрофотометр «ПЭ-3000 УФ» («ПромЭкоЛаб», Россия).

Анализ каждого компонента проводили трижды в каждой параллельной пробе. Результаты представлены в виде средних значений параметра и их стандартных ошибок. В отдельных случаях дополнительно показаны минимальные и максимальные значения. Сравнение количественных характеристик данных проводили с помощью дисперсионного анализа (One-way ANOVA). Расчеты выполняли, используя программы Statistica 10.0 for Windows (StatSoft Inc, США), Past 3 (Oyvind Hammer, Норвегия), Microsoft Excel 2007 (Microsoft, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные виды рода *Echinops* (*E. ruthenicus*, *E. sphaerocephalus* и *E. saksonovii*) представляют собой стержнекорневые травянистые многолетники. По экологическому режиму, обусловленному увлажнением, растения считают ксерофитами. Однако *E. ruthenicus* является восточноевропейско-западноазиатским видом, который произрастает на каменистых склонах, известняковых и меловых об-

нажениях, в степях (Кныазев, 2018). *E. sphaerocephalus* – европейско-западноазиатский вид, растёт на лесных полянах и опушках, степных склонах, среди кустарников, у дорог (Rakov et al., 2014). В свою очередь, *E. saksonovii* предпочитает песчаные степи и боровые пески лесостепной зоны Европейской России (Vasjukov, Bondareva, 2021). Следовательно, прослеживается существенная разница в экологических предпочтениях как родительских видов, так и гибридогенного вида.

Почвы, на которых произрастали три исследуемых вида, оцениваются как щелочные. Влажность почвенного покрова, на котором произрастал *E. saksonovii*, была на 5% больше, чем та, на которой произрастали *E. ruthenicus* и *E. sphaerocephalus*. Показано, что в почве места произрастания гибридогенного таксона существенно ниже концентрации ионов, особенно ионов кальция, чем у родительских видов (табл. 1). Можно предположить, что *E. saksonovii* более требователен к обеспеченности почвы влагой и обладает меньшей физиологической потребностью в кальциевом компоненте.

Таблица 1. Характеристика почвы в местах произрастания видов рода *Echinops* L.
Table 1. Soil characteristics in the habitats of species from the genus *Echinops* L.

Параметр / Parameter	<i>E. ruthenicus</i>	$\frac{F}{P}$	<i>E. sphaerocephalus</i>	$\frac{F}{P}$	<i>E. saksonovii</i>
Влажность почвы, % / Soil moisture, %	14.20±1.16	<u>11.1</u> 0.03	14.20±2.11	<u>8.4</u> 0.044	19.10±2.04
pH	8.00	–	8.00	–	8.30
Катионы / Cations					
Ca ²⁺	1.20±0.11	<u>185.4</u> 0.0001	1.20±0.15	<u>108.3</u> 0.0001	0.25±0.05
K ⁺	0.14±0.04	–	0.14±0.05	–	0.05±0
Na ⁺	0.07±0.01	<u>6.0</u> 0.07	0.07±0.02	<u>2.4</u> 0.19	0.05±0.01
Mg ²⁺	0.10±0.01	<u>0.0</u> 1.0	0.10±0.03	<u>0.0</u> 1.0	0.10±0.01
Анионы / Anions					
HCO ₃ ⁻	0.96±0.10	<u>112.7</u> 0.003	0.96±0.13	<u>70.6</u> 0.008	0.30±0.04
Cl ⁻	0.06±0	<u>1.5</u> 0.28	0.06±0.01	<u>4.0</u> 0.13	0.05±0.01
SO ₄ ²⁻	0.50±0.03	<u>0.0</u> 1.0	0.50±0.05	<u>0.0</u> 1.0	0.50±0.02

Примечание. *F* – критерий Фишера, *P* – уровень значимости; жирным шрифтом выделен фактический уровень значимости между гибридогенным и родительскими видами.

Note. Fisher's criterion, *P* – significance level; the actual level of significance between the hybridogenic and parental species is shown in bold.

Отметим, что температурный режим в районах произрастания исследованных видов также существенно различался. Так, в Волгоградской области в период массового цветения растений среднесуточная температура воздуха составляла 23.7°C, а средняя дневная температура – 26.6°C. В Ульяновской области температурные значения были на уровне 22.5°C и 17.7°C соответственно.

Морфометрические показатели листьев исследованных видов измеряли в двух разных географических районах. Линейные размеры листьев родительских видов варьировали в очень широких пределах – от 52 до 276 мм в длине и от 25 до 79 мм в ширине. В отличие от родительских видов у растений гибридогенного таксона длина и ширина листьев была ниже как по средним значениям (в 5 – 6 раз), так и в сравнении с минимальными и максимальными значениями линейных размеров листьев (в 4.5 – 7 раз). При этом значения толщины листовой пластины у гибридогенного вида менялись в тех же пределах, как и у родительских видов (табл. 2). Листья гибридогенного вида отличались также по характеру организации устьичного аппарата. Так, длина устьиц у *E. saksonovii* в 4 раза больше, а их число вдвое ниже, чем у родительских видов. Листья его более оводнены: содержание воды в них в 1.2 раза больше, чем у родительских видов. Различия в содержании воды в листьях отразились на таком показателе, как удельная поверхностная плотность листа, у гибридогенного вида он почти вдвое ниже в сравнении с *E. ruthenicus* и вдвое ниже в сравнении с *E. sphaerocephalus*. Таким образом, очевидно, что структурная организация листа наряду с другими морфологическими параметрами является отличительным признаком *E. saksonovii*.

Таблица 2. Морфометрические показатели листьев и содержание воды в листьях видов рода *Echinops* L.

Table 2. Morphometric parameters and water content in the leaves of species from the genus *Echinops* L.

Параметр / Parameter	<i>E. ruthenicus</i>	$\frac{F}{P}$	<i>E. sphaerocephalus</i>	$\frac{F}{P}$	<i>E. saksonovii</i>
Длина листа, мм / Leaf length, mm	<u>52.0 – 276.0</u> 148.0±12.5	291.0 0.003	<u>64.0 – 253.0</u> 156.0±13.4	287.8 0.003	<u>14.0 – 39.0</u> 23.0±2.2
Ширина листа, мм / Leaf width, mm	<u>25.0 – 79.0</u> 47.0±3.9	233.5 0.002	<u>42.0 – 84.0</u> 62.0±5.4	255.5 0.002	<u>6.0 – 19.0</u> 11.0±1.2
Толщина листа, мм / Leaf thickness, mm	<u>0.18 – 0.34</u> 0.25±0.03	0.0 1.0	<u>0.20 – 0.55</u> 0.30±0.04	3.7 0.15	<u>0.12 – 0.48</u> 0.25±0.2
Удельная поверхностная плотность листа, г/дм ² / Specific surface density of a leaf, g/dm ²	<u>2.18 – 2.37</u> 2.27±0.05	2917.0 0.0002	<u>1.07 – 2.40</u> 1.73±0.26	48.8 0.019	<u>0.41 – 0.95</u> 0.68±0.01
Число устьиц, тыс. шт. / см ² листа / Number of stomata, thousand pcs/cm ² of a leaf	<u>20.0 – 130.1</u> 85.2±7.5	136.9 0.007	<u>40.1 – 100.3</u> 70.0±7.4	68.9 0.01	<u>34.0 – 35.1</u> 34.5±0.3
Длина устьиц, мкм / Stomata length, µm	<u>6.0 – 8.0</u> 7.0±0.8	3535.0 0.0002	<u>8.0 – 9.0</u> 8.5±0.0	1014 0.0002	<u>34.0 – 35.0</u> 34.5±0.0
Оводненность, % от сыр. м. / Water content, % of crude mass	<u>66.0 – 54.0</u> 60±0.02	760.5 0.0001	<u>56.0 – 63.0</u> 60±0.02	760.5 0.0001	<u>72.0 – 74.0</u> 73.0±0.02

Примечание. *F* – критерий Фишера, *P* – уровень значимости; жирным шрифтом выделен фактический уровень значимости между гибридогенным и родительскими видами.

Note. *F* – Fisher’s criterion, *P* – significance level; the actual level of significance between the hybridogenic and parental species is shown in bold.

Оводненность листьев, диффузия CO₂ через устьичный аппарат и содержание пигментов в совокупности обеспечивают эффективность фотосинтеза. Содержание зеленых пигментов в листьях *E. saksonovii* было в 2 раза больше, чем в листьях *E. ruthenicus* и *E. sphaerocephalus*, независимо от места произрастания, что говорит о большей фотосинтетической активности гибридогенного вида (табл. 3). Для всех

видов характерен стабильный параметр соотношения Хл / Кар. Однако большее в 2.5 раза содержание Кар (мощного липофильного антиоксиданта) указывает на то, что *E. saksonovii* более устойчив к свободнорадикальным процессам (Maslova et al., 2021).

Таблица 3. Содержание и соотношение фотосинтетических пигментов видов рода *Echinops* L.
Table 3. Content and ratio of photosynthetic pigments in species from the genus *Echinops* L.

Параметр / Parameter	<i>E. ruthenicus</i>	$\frac{F}{P}$	<i>E. sphaerocephalus</i>	$\frac{F}{P}$	<i>E. saksonovii</i>
Хл <i>a</i> , мг/г сух. м. / Chlorophylls <i>a</i> , mg/g fresh weight	2.2–3.3 2.7±0.4	73.5 0.001	1.5–2.2 1.9±0.3	155.0 0.0003	4.3–6.6 5.5±0.4
Хл <i>b</i> , мг/г сух. м. / Chlorophylls <i>b</i> , mg/g fresh weight	0.7–1.3 0.9±0.1	24.0 0.008	0.7–0.8 0.7±0.1	54.0 0.001	1.3–2.2 1.3±0.1
Каротиноиды, мг/г сух. м. / Carotenoids, mg/g fresh weight	0.7–0.9 0.7±0.1	60.0 0.004	0.5–0.5 0.6±0.1	72.6 0.003	1.3–1.8 1.7±0.2
Σ пигментов, мг/г сух. м. / Σ pigments, mg/g fresh weight	4.5±0.6	62.3 0.01	3.3±0.5	118.2 0.0006	8.7±0.7
Хл <i>a</i> / Хл <i>b</i> / Chl <i>a</i> / <i>b</i>	3.0	–	2.7	–	4.2
Хл / Кар / Chlorophylls / Carotenoids	4.7	–	4.5	–	4.6

Примечание. *F* – критерий Фишера, *P* – уровень значимости; жирным шрифтом выделен фактический уровень значимости между гибридогенным и родительскими видами.

Note. *F* – Fisher's criterion, *P* – significance level; the actual level of significance between the hybridogenic and parental species is shown in bold.

Пигменты, интегрированные в мембраны тилакоидов хлоропластов и связанные с липидами и белками, представляют собой продукты первичного метаболизма (Ben-Shem et al., 2003). В липидном комплексе трех видов рода *Echinops* выявлена заметная разница между концентрациями мембранных липидов. Повышенное содержание галактолипидов (МГДГ и ДГДГ), а также сульфолипида (СХДГ) и фосфатидилглицерина (ФГ), ответственных за формирование отдельных субъединиц фотосинтетического аппарата, свидетельствуют о различиях структуры листьев родительских видов и их гибридогенного таксона на субклеточном и мембранном уровнях организации (рис. 1, *a*). Известно, что МГДГ и ДГДГ являются главными мембранообразующими компонентами тилакоидов, а ФГ принимает участие в сборке светособирающего комплекса фотосистемы II (Wada, Murata 2007). СХДГ обеспечивает электростатическое взаимодействие с аминокислотными остатками белков тилакоидной мембраны. Этим создается прочное закрепление белков в мембране, что препятствует слипанию мембран и позволяет хранить регулярно уложенные мембраны (Jones, 2007; Kobayashi et al., 2016; Rocha et al., 2018). Можно полагать, что повышенное содержание МГДГ, ДГДГ, ФГ и СХДГ говорит о большей протяженности мембран и устойчивости тилакоидов *E. saksonovii*, в которые интегрированы хлорофилл-белковые комплексы фотосинтетического аппарата.

Содержание строительных структурных единиц непластидных мембран также было выше в листьях *E. saksonovii*. В частности, содержание двух классов липидов фосфатидилхолина (ФХ) и фосфатидилэтаноламина (ФЭ), которые считают ос-

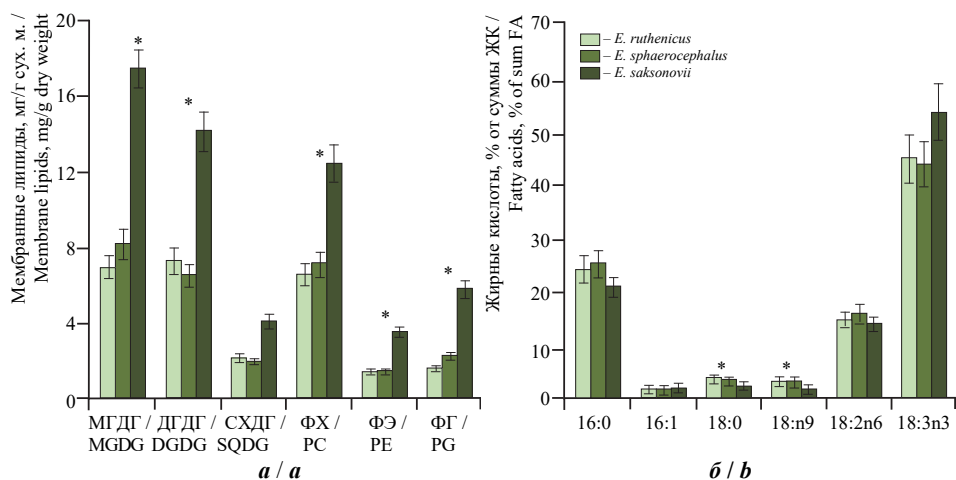


Рис. 1. Липидный комплекс видов рода *Echinops*: *a* – полярные липиды (МГДГ – моногалактозилдиацилглицерин, ДГДГ – дигалактозилдиацилглицерин, СХДГ – сульфохиновозилдиацилглицерин, ФХ – фосфатидилхолин, ФЭ – фосфатидилэтанолламин, ФГ – фосфатидилглицерин), *б* – жирные кислоты (16:0 – пальмитиновая, 16:1 – пальмитоолеиновая, 18:0 – стеариновая; 18:1 – олеиновая, 18:2 – линолевая, 18:3 – линоленовая). * – достоверные различия ($p < 0.05$) между гибридогенным и родительскими видами

Fig. 1. Lipid complex of species from the genus *Echinops*: *a* – polar lipids (MGDG, monogalactosyldiacylglycerol; DGDG, digalactosyldiacylglycerol; SQDG, sulfoquinovosyldiacylglycerol; PC, phosphatidylcholine; PE, phosphatidylethanolamine; PG, phosphatidiglycerol), *b* – fatty acids (16:0 – palmitic, 16:1 – palmitooleic, 18:0 – stearic; 18:1 – oleic, 18:2 – linoleic, 18:3 – linolenic acid); * – significant differences ($p < 0.05$) between the hybridogenic and parental species

новными в мембранах клетки, в 2 – 3 раза превосходило их содержание в липидах родительских видов. Изменение соотношения между ними является одним из механизмов поддержания физико-химических свойств мембраны при действии различных стрессовых факторов, а именно большее значение соотношения ФХ / ФЭ говорит о меньшей проницаемости мембран (Wu, 2020). Этот показатель также почти в 1.5 раза ниже у *E. saksonovii*, чем у родительских видов.

Функциональные свойства мембран, такие как целостность и текучесть, зависят в том числе от состава ЖК. У всех исследуемых видов наибольшее количество в пуле ЖК составляют пальмитиновая, линолевая и линоленовая кислоты. Содержание стеариновой и олеиновой кислот в листьях гибридогенного вида было в 1.5 – 2 раза меньше, чем в листьях родительских видов (см. рис. 1, *б*).

Среди соединений, относящихся к группе вторичных метаболитов, исследовано содержание аминокислоты пролина, фенольных соединений и флавоноидов. Вместе с этим проанализировано содержание продуктов пероксидации липидов как индикатора стресса (рис. 2, *a – з*). Вторичные метаболиты не только защищают клетки растений от неблагоприятных воздействий ультрафиолетовых лучей и низких температур, но и участвуют в репродукции, а также выполняют сигнальную функцию (Kennedy, Wightman, 2011; Martínez-Lüscher et al., 2014).

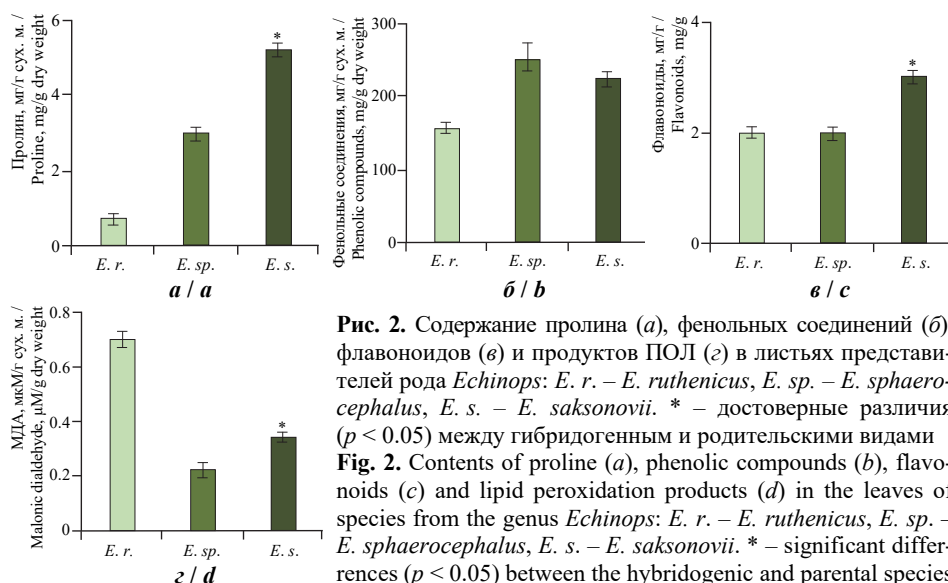


Рис. 2. Содержание пролина (а), фенольных соединений (б), флавоноидов (в) и продуктов ПОЛ (г) в листьях представителей рода *Echinops*: *E. r.* – *E. ruthenicus*, *E. sp.* – *E. sphaerocephalus*, *E. s.* – *E. saksonovii*. * – достоверные различия ($p < 0.05$) между гибридогенным и родительскими видами

Fig. 2. Contents of proline (a), phenolic compounds (b), flavonoids (c) and lipid peroxidation products (d) in the leaves of species from the genus *Echinops*: *E. r.* – *E. ruthenicus*, *E. sp.* – *E. sphaerocephalus*, *E. s.* – *E. saksonovii*. * – significant differences ($p < 0.05$) between the hybridogenic and parental species

Наибольшие различия в количественном содержании этих соединений выявлены для пролина и ПОЛ, между которыми установлены реципрокные отношения. По-видимому, накопление пролина, выполняющего антиоксидантную функцию, ограничивает развитие окислительных процессов в клетках листьев *E. saksonovii*. Проллин, кроме антиоксидантных свойств, проявляет себя как эффективный осмолитик. Его накопление приводит к увеличению клеточной осмолярности, что вызывает приток воды в клетки или снижает ее отток, обеспечивая при этом водный потенциал, необходимый для поддержания тургора в условиях недостатка воды (Kolupaev et al., 2019).

В листьях *E. saksonovii* обнаружено и большее накопление флавоноидов, одной из наиболее заметных функций которых является их участие в защите растений от окислительного стресса благодаря выраженной антиоксидантной активности. Антиоксидантное действие флавоноидов связано также с их способностью влиять на экспрессию таких антиокислительных ферментов, как каталаза, супероксиддисмутаза, глутатионпероксидаза и др. (Gould, Lister, 2006). Повышенное накопление пролина и флавоноидов в листьях гибридогенного вида также отличает его от родительских видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на основании исследования комплекса морфометрических, физиологических и биохимических параметров выявлены особенности структурно-функциональной организации и клеточного метаболизма в листьях гибридогенного вида *E. saksonovii* в сравнении с родительскими видами. Отличительными особенностями гибридогенного вида являются уменьшение линейных размеров

листьев, увеличение оводненности тканей, повышенное содержание фотосинтетических пигментов, антиоксидантов пролина и флавоноидов, а также изменение ультраструктуры фотосинтетических мембран по сравнению с родительскими видами. Специфичность структурной организации и метаболизма могут привести к лучшей приспособляемости и жизнеспособности *E. saksonovii* и, как следствие, к большей конкурентоспособности.

Авторы приносят благодарность кандидату биологических наук В. М. Васюкову за определение видов и ценные замечания в процессе подготовки статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Ali M. A., Al-Hemaid F., Lee J., Hatamleh A.A., Gyulai G., Rahman M. O. Unraveling systematic inventory of *Echinops* (Asteraceae) with special reference to nrDNA ITS sequence-based molecular typing of *Echinops abuzinadianus*. *Genetics and Molecular Research*, 2015, vol. 14, no. 4, pp. 11752–11762. <https://doi.org/10.4238/2015.October.2.9>

Arinushkina E. V. *Manual on Chemical Analysis of Soils*. Moscow, Moscow University Press, 1970. 489 p. (in Russian).

Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 1973, vol. 39, pp. 205–207. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>

Ben-Shem A., Frolov F., Nelson N. Crystal structure of plant photosystem I. *Nature*, 2003, vol. 426, pp. 630–635. <https://doi.org/10.1038/nature02200>

Bitew H., Hymete A. The genus *Echinops*: Phytochemistry and biological activities: A review. *Frontiers in Pharmacology*, 2019, vol. 10, article no. 1234. <https://doi.org/10.3389/fphar.2019.01234>

Bobowicz M. A., Stephan B. R., Prus-Głowacki W. Genetic variation of F1 hybrids from controlled crosses between *Pinus montana* var. *rostrata* and *Pinus sylvestris* in anatomical needle traits. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 2000, vol. 69, no. 3, pp. 207–214.

Bobrov E. G. *Echinops* L. In: Shishkin B. K., Bobrov E. G., eds. *Flora of the USSR*. Dehra Dun, Bishen Singh, Mahendra Pal Singh and Koelz Scientific Books, 1997, vol. 27, pp. 1–70.

Hedge I. C. *Echinops* L. In: Davis P. H., ed. *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*. Edinburgh, Edinburgh University Press, 1975, vol. 5, pp. 609–622.

Gross B. L., Rieseberg L. H. The ecological genetics of homoploid hybrid speciation. *Journal Heredity*, 2005, vol. 96, no. 3, pp. 241–252.

Gould K. S., Lister C. Flavonoid functions in plants. In: Andersen O. M., Markham K. R., eds. *Flavonoids. Chemistry, Biochemistry and Applications*. Boca Raton, London, New York, CRC Press, 2006, pp. 397–443.

Jones M. R. Lipids in photosynthetic reaction centres: Structural roles and functional holes. *Progress in Lipid Research*, 2007, vol. 39, no. 1, pp. 56–87. <https://doi.org/10.1016/j.plipres.2006.06.001>

Kirk H., Choi Y. H., Kim H. K., Verpoorte R., Van Der Meijden E. Comparing metabolomes: The chemical consequences of hybridization in plants. *New Phytologist*, 2005, vol. 167, iss. 2, pp. 613–622. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01448.x>

Kennedy D. O., Wightman E. L. Herbal extracts and phytochemicals: plant secondary metabolites and the enhancement of human brain function. *American Society for Nutrition. Advances in Nutrition*, 2011, vol. 2, iss. 1, pp. 32–50. <https://doi.org/10.3945/an.110.000117>

Knyazev M. S. A new species of *Echinops* (Asteraceae) from the Volga-Urals region. *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*, 2018, no. 49, pp. 133–138 (in Russian). <https://doi.org/10.31111/novitates/2018.49.133>

Kobayashi I. K., Endo K., Wada H. Roles of lipids in photosynthesis. In: Nakamura Y., Li-Beisson Y., eds. *Lipids in Plant and Algae Development*. Cham, Springer, 2016, pp. 21–49. https://doi.org/10.1007/978-3-319-25979-6_2

Kolupaev Y. E., Karpets Y. V., Kabashnikova L. F. Antioxidative system of plants: Cellular compartmentalization, protective and signaling functions, mechanisms of regulation (Review). *Applied Biochemistry and Microbiology*, 2019, vol. 55, no. 5, pp. 441–459. <https://doi.org/10.1134/S0003683819050089>

Lichtenthaller H. K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, 1987, vol. 148, pp. 350–382. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)

López-Caamal A., Tovar-Sánchez E. Genetic, morphological, and chemical patterns of plant hybridization. *Revista Chilena de Historia Natural*, 2014, vol. 87, article no. 16. <https://doi.org/10.1186/s40693-014-0016-0>

Mallet J. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology Evolution*, 2005, vol. 20, iss. 5, pp. 229–237. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.010>

Martínez-Lüscher J., Torres N., Hilbert G., Richard T., Sánchez-Díaz M., Delrot S., Aguirreola J., Pascual I., Gomès E. Ultraviolet-B radiation modifies the quantitative and qualitative profile of flavonoids and amino acids in grape berries. *Phytochemistry*, 2014, vol. 102, pp. 106–114. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.03.014>

Maslova T. G., Markovskaya E. F., Slemnev N. N. Functions of carotenoids in leaves of higher plants (Review). *Biology Bulletin Reviews*, 2021, vol. 11, no. 5, pp. 476–487. <https://doi.org/10.1134/s2079086421050078>

Orians C. M. The effects of hybridization in plants on secondary chemistry: Implications for the ecology and evolution of plant-herbivore interactions. *American Journal of Botany*, 2000, vol. 87, iss. 12, pp. 1749–1756. <https://doi.org/10.2307/2656824>

Papuga G., Rossella F., Gauthier P., Gauthier P., Farris E. Variation in floral morphology in a hybrid complex of *Cyclamen* in Sardinia. *Plant Ecology and Diversity*, 2019, vol. 12, iss. 1, pp. 51–61. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1593545>

Rakov N. S., Saksonov S. V., Senator S. A., Vasjukov V. M. *Flora of the Volga River Basin. Vol. II. Vascular Plants of Ulyanovsk Region*. Togliatti, Kassandra, 2014, pp. 39–40 (in Russian).

Rieseberg L. H., Ellstrand N. C., Arnold Dr. M. What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization? *Critical Reviews in Plant Sciences*, 1993, vol. 12, iss. 3, pp. 213–241. <https://doi.org/10.1080/07352689309701902>

Rocha J., Nitenberg M., Girard-Egrot A., Jouhet J., Maréchal E., Block M. A., Breton C. Do galactolipid synthases play a key role in the biogenesis of chloroplast membranes of higher plants? *Frontier Plant Science*, 2018, vol. 9, article no. 126. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00126>

Rodionov A. V., Amosova, A. V., Belyakov, E. A., Zhurbenko P. M., Mikhailova Yu. V., Punina E. O., Shneyer V. S., Loskutov I. G., Muravenko O. V. Genetic consequences of interspecific hybridization, its role in speciation and phenotypic diversity of plants. *Russian Journal Genetics*, 2019, vol. 55, iss. 3, pp. 278–294. <https://doi.org/10.1134/S1022795419030141>

Rozentsvet O. A., Nesterov V. N., Bogdanova E. S. Membrane-forming lipids of wild halophytes growing under the conditions of Prieltonic of South Russia. *Phytochemistry*, 2014, vol. 105, pp. 37–42. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.05.007>

Soltis P. S., Soltis D. E. The role of hybridization in plant speciation. *Annual Review Plant Biology*, 2009, vol. 60, pp. 561–588. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.043008.092039>

Somayeh M., Alfonso S., Juan Antonio C., Valiollah M., Mohammad Reza R. Molecular systematics and phylogeography of the genus *Echinops* (Compositae, Cardueae–Echinopsinae): Focus on the Iranian centre of diversification. *Phytotaxa*, 2017, vol. 997, no. 2, article no. 27. <https://doi.org/10.1146/10.11646/phytotaxa.297.2.1>

Sánchez-Jiménez I., Lazkov G. A., Hidalgo O., Garnatje T. Molecular systematics of *Echinops* L. (Asteraceae, Cynareae): A phylogeny based on ITS and trnL-trnF sequences with emphasis on sectional delimitation. *Taxon*, 2010, vol. 9, no. 3, pp. 698–708. <https://doi.org/10.2307/25677662>

Swain T., Hillis W. E. The phenolic constituents of *Prunus domestica*. I. The quantitative analysis of phenolic constituents. *Journal Science of Food and Agriculture*, 1959, vol. 10, no. 1, pp. 63–68. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2740100110>

Thompson J. D., Gaudeul M., Debussche M. Conservation value of sites of hybridization in peripheral populations of rare plant species. *Conservation Biology*, 2010, vol. 24, iss. 1, pp. 236–245. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01304-x>

Vasilyeva G. Light microscopic structure of needle in *Pinus sibirica*, *P. pumila*, and their hybrids. *Flora*, 2021, vol. 285, article no. 151964. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151964>

Vasjukov V. M., Bondareva V. V. A new species of *Echinops* (Asteraceae) from Middle Volga region. *Botanicheskii Zhurnal*, 2021, vol. 106, no. 11, pp. 1127–1130 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0006813621110120>

Wada H., Murata N. The essential role of phosphatidylglycerol in photosynthesis. *Photosynthesis Research*, 2007, vol. 92, no. 2, pp. 205–215. <https://doi.org/10.1007/s11120-007-9203-z>

Whitney K. D., Ahern J. R., Campbell L. G., Albert L. P., King M. S. Patterns of hybridization in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2010, vol. 12, no. 3, pp. 175–182. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2010.02.002>

Whitney K. D., Randell R. A., Rieseberg L. H. Adaptive introgression of herbivore resistance traits in the weedy sunflower *Helianthus annuus*. *American Naturalist*, 2006, vol. 167, no. 6, pp. 794–807. <https://doi.org/10.1086/504606>

Wu S. Molybdenum induces alterations in the glycerolipidome that confer drought tolerance in wheat. *Journal Experimental Botany*, 2020, vol. 71, iss. 16, pp. 5074–5086. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa215>

Uchiyama M., Mihara M. Determination of malonaldehyde precursor in tissues by thiobarbituric acid test. *Analytical Biochemistry*, 1978, vol. 86, iss. 1, pp. 271–278. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(78\)90342-1](https://doi.org/10.1016/0003-2697(78)90342-1)

Structural and functional organization of leaves and cellular metabolism of the hybridogenic taxon *Echinops saksonovii* (Asteraceae, Asterales) compared with the parental species

O. A. Rozentsvet , E. S. Bogdanova,
V. A. Rozentsvet, N. A. Sablina, T. M. Grebenkina

Samara Federal Research Center of RAS,
Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences
10 Komzina St., Togliatti 445003, Russia

Received: June 30, 2023 / revised: February 29, 2024 / accepted: February 29, 2024 / published: December 17, 2024

Abstract. Hybridization is an important component of plant evolution and speciation. Interspecific and intraspecific crossings may lead to changes in the genome, thereby affecting the morphology, adaptation, growth and development of new plant species. The hybridogenic species *Echinops saksonovii* Vasjukov originates from the introgressive hybridization of *E. ruthenicus* M. Bieb. and *E. sphaerocephalus* L. At the morphological level, *E. saksonovii* differed from its parent species in smaller linear dimensions of the leaves and a longer length of the stomata. The content of green pigments and carotenoids in the leaves of the hybridogenic species was 2.0 and 2.5 times higher, respectively. However, in terms of the ratio of pigments, *E. saksonovii* is closer to its parent species *E. ruthenicus*. An increased content of lipids responsible for the formation of thylakoid and non-plastid membranes was found in the lipid complex of *E. saksonovii*. Among secondary compounds, *E. saksonovii* leaves accumulated more flavonoids and proline. In terms of the quantitative content of phenolic compounds and peroxidation products, *E. saksonovii* is closer to its parent shade-tolerant species *E. sphaerocephalus*. Thus, some features of the structural and functional organization and cellular metabolism in the leaves of the hybridogenic species *E. saksonovii* in comparison with its parent species have been revealed, which may contribute to better adaptability and viability of *E. saksonovii* and, as a consequence, to greater competitiveness.

Keywords: abiotic factors, antioxidant complex, hybridogenic taxon, lipids, interspecific hybridization, pigments, leaf structure

Funding. The work was performed within the framework of the state assignment of the Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences, a branch of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences (No. 1021060107217-0-1.6.19).

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Rozentsvet O. A., Bogdanova E. S., Rozentsvet V. A., Sablina N. A., Grebenkina T. M. Features of the structural and functional organization of leaves and cellular metabolism of the hybridogenic taxon *Echinops saksonovii* (Asteraceae, Asterales) compared with its parental species. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 4, pp. 487–499 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-487-499>

 *Corresponding author.* Laboratory Ecosystem research of Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Olga A. Rozentsvet: <https://orcid.org/0000-0001-6312-3620>, olgarozen55@mail.ru; Elena S. Bogdanova: <https://orcid.org/0000-0002-2445-1952>, cornales@mail.ru; Viktor A. Rozentsvet: <https://orcid.org/0000-0002-1826-9636>, rozentsvet@mail.ru; Nelly A. Sablina: <https://orcid.org/0000-0003-1588-8367>, nellitlt@mail.ru; Tatyana M. Grebenkina: <https://orcid.org/0000-0003-2567-774X>, matane4ka@yandex.ru.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Краткое сообщение

УДК 582.284:67.08:674.8

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-500-508>

ПЕРСПЕКТИВЫ БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКОЙ УТИЛИЗАЦИИ КОРОДРЕВЕСНЫХ ОТХОДОВ ДЛИТЕЛЬНОГО СРОКА ХРАНЕНИЯ НА ОСНОВЕ МИКОДЕСТРУКЦИИ

В. В. Мартынов , Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова

Институт биологии Федерального исследовательского центра
Коми научного центра Уральского отделения РАН
Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28

Поступила в редакцию 09.02.2024 г., после доработки 30.07.2024 г., принята 30.07.2024 г., опубликована 17.12.2024 г.

Аннотация. Анализ состава кородревесных отходов склада г. Сыктывкара выявил высокое содержание питательных элементов, отсутствие токсичности и возможность использования для твердофазной ферментации ксилотрофных базидиомицетов. Критическая оценка трех штаммов ксилотрофных базидиомицетов (*Trametes hirsuta*, *Fomitopsis pinicola*, *Laetiporus sulphureus*), культивированных на кородревесных отходах, показала, что штамм *Trametes hirsuta* обладает наибольшей скоростью роста (4.95 – 6.2 мм / сут.), высоким ростовым коэффициентом (60 – 77) и максимальным выходом трудногидролизуемых (30.7%) полисахаридов за 30 суток. Максимальный выход целлюлазы составил 1330 Ед./г.

Ключевые слова: кородревесные отходы, ксилотрофные базидиомицеты, ростовые характеристики, гидролизуемые полисахариды, целлюлаза

Финансирование. Работа выполнена при финансировании Государственного задания Института биологии ФИЦ Коми научного центра Уральского отделения РАН по теме «Научно обоснованные биотехнологии для улучшения экологической обстановки и здоровья человека на Севере» (№ 1021051101411-4-1.6.23).

Соблюдение этических норм. Исследования проводили без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

 Для корреспонденции. Лаборатория биохимии и биотехнологии Института биологии ФИЦ Коми научного центра УрО РАН.

ORCID и e-mail адреса: Мартынов Владислав Владимирович: <https://orcid.org/0000-0003-0806-9320>, mar7inov.v@yandex.ru; Щемелинина Татьяна Николаевна: <https://orcid.org/0000-0002-4052-6424>, shemelinina@ib.komisc.ru; Анчугова Елена Михайловна: <https://orcid.org/0000-0002-7912-3518>, anchugova@ib.komisc.ru.

Для цитирования. Мартынов В. В., Щемелинина Т. Н., Анчугова Е. М. Перспективы биотехнологической утилизации кородревесных отходов длительного срока хранения на основе микодеструкции // Поволжский экологический журнал. 2024. № 4. С. 500 – 508. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-500-508>

Введение. Среди различных видов отходов лесной и деревоперерабатывающей промышленности наименее используемыми являются кородревесные отходы (КДО), представляющие собой остатки коры, а также опилки, хвою, листья и корни. Биоконверсия КДО методом твердофазной ферментации (ТФФ) с использованием дереворазрушающих базидиомицетов позволяет эффективно совмещать технологии утилизации лигноцеллюлозных отходов с получением биологически активных метаболитов. N. Bhati с соавторами (2021) оценили исключительный гидролитический потенциал целлюлаз, применяемых в различных отраслях промышленности, например, для переработки растительного сырья, улучшения текстуры пищевых продуктов и качества кормов, производства моющих средств, ферментации и значительного увеличения производства этанола из лигноцеллюлозной биомассы.

Использование классических методов – определение радиальной скорости роста мицелия ксилотрофных базидиомицетов, ростовых коэффициентов, выход целлюлаз, определение содержания легко- и трудногидролизуемых полисахаридов как в исходной пробе, так и в прошедших ферментацию грибами образцах (Tirado-González et al., 2016) даст возможность оценить как биотехнологический потенциал штаммов базидиомицетов, так и перспективы валоризации кородревесных отходов разной степени разложения.

Целью данного исследования была оценка биотехнологического потенциала кородревесных отходов длительного срока хранения.

Материал и методы. Образцы КДО отбирали на складе коры м. Лесозавод, г. Сыктывкара Республики Коми. Площадь склада коры составляет от 8 до 11 га, высота отвала – от 17 до 26 м, объем отвала – от 600 до 1120 тыс. м³.

Количественный химический анализ двух образцов КДО (О1 – слаборазложившиеся кородревесные отходы с малым сроком хранения (2 – 5 лет), отобранные с вершины короотвала; О2 – сильноразложившиеся кородревесные отходы с длительным сроком хранения (до 80 лет)) проводили в Экоаналитической лаборатории Института биологии ФИЦ Коми научного центра УрО РАН следующими методами: рН – потенциометрией, ФР.1.31.2018.31673; массовую долю азота обменных ионов аммония $N-NH_4^+$ (сол.) – фотометрией, ФР.1.31.2018.30608; массовую долю азота, входящего в состав обменных нитрат-анионов, $N-NO_3$ (сол.) – фотометрией, ФР.1.31.2021.40387; массовую долю оксида калия, фосфора, входящих в состав подвижных соединений (по методу Кирсанова) K_2O (подв.), P_2O_5 (подв.) – методом атомно-эмиссионной спектроскопии с индуктивно-связанной плазмой, ФР.1.31.2018.29616; углерод (общее содержание), С, азот (общее содержание), N – методом газовой хроматографии на элементном анализаторе, ФР.1.31.2016.23502; массовую долю обменных ионов кальция, Са (обм.), магния, Mg (обм.) – методом атомно-эмиссионной спектроскопии с индуктивно-связанной плазмой,

ФР.1.31.2018.29615; фенол – методом капиллярной газовой хроматографии с детектором электронного захвата, ФР.1.31.2016.23499; нефтепродукты, НП – флуориметрическим методом, ФР.1.31.2012.13170; бенз[а]пирен – методом высокоэффективной жидкостной хроматографии с флуориметрическим детектированием, ФР.1.31.2009.06214; Cu, Pb, Cd, Ca, Ni, Co, As, Cr, V, Ti, Fe, Zn, Mn, Mo, Ba, Sr, B, K, Na, Mg, S, P – методом атомно-эмиссионной спектроскопии с индуктивно-связанной плазмой, ФР.1.31.2006.02149.

Штаммы ксилотрофных базидиомицетов, агентов ферментации, были приобретены во Всероссийской коллекции микроорганизмов (ВКМ) Института биохимии и физиологии микроорганизмов имени Г. К. Скрыбина РАН: *Trametes hirsuta* (Wulfen) Lloyd 1924, штамм F 3197, *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst 1881, штамм F 3205, и *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill 1920, штамм F 3217. Мицелиальный диск (Ø 10 мм) помещали в чашку Петри на стерильный образец КДО массой 10 г, увлажненный 30 см³ среды Чапека без источника углерода, а затем культивировали при температуре 26°C, влажности 80% в климатической камере MLR-350H (Сапуо, Япония). Контролем служила стандартная агаризованная среда Чапека – Докса (К). В ходе ТФФ фиксировали продолжительность линейного роста колонии от границы диска до достижения мицелием края среды. Радиусы колоний измеряли в двух взаимно перпендикулярных направлениях. Радиальную скорость роста (VR) рассчитывали по следующей формуле:

$$VR = \frac{R_1 - R_0}{t_1 - t_0},$$

где VR – средняя скорость радиального роста мм / сут.; R_1 – радиус колонии в конце роста, мм; R_0 – радиус колонии в начале фазы линейного роста, мм; $t_1 - t_0$ – продолжительность линейной фазы роста, сутки.

В ходе ТФФ каждые двое суток определяли высоту, плотность и диаметр колонии для расчета ростового коэффициента (РК). Плотность колонии отмечали по трехбалльной системе: 1 – редкая; 2 – средняя; 3 – плотная. РК рассчитывали по формуле (Bonanomi et al., 2016):

$$PK = \frac{D \times h \times g}{t},$$

где D – диаметр колонии, мм; h – высота колонии, мм; g – плотность колонии, баллы; t – возраст колонии, сут.

Содержание легко- и трудногидролизуемых полисахаридов (ЛГП, ТГП) и оценку общей целлюлазной активности выполняли методом Шомоди – Нельсона (Shao, Lin, 2018), основанном на нахождении общего количества моносахаридов, образовавшихся в реакциях гидролиза. Выход целлюлазы определяли на 7-, 14-, 30-е сутки.

Для проверки нормальности распределения выборок использовали W -критерий Шапиро – Уилка. Для нормально распределённых выборок достоверность различий определялась с помощью апостериорного теста Тьюки. Для выборок отличных от нормального распределения использовали U -критерий Манна – Уитни. Уровень значимости $\alpha = 0.05$. Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью пакета программ STATISTICA 10.0 (StatSoft Inc., OK, USA).

Результаты и их обсуждение. Оценка КДО в качестве субстрата для ТФФ. Образцы О1 и О2, отобранные на отвале КДО, обладали достаточно благоприятными агрохимическими свойствами. Независимо от степени разложения образцы КДО отличались высоким содержанием органического углерода (О1 – 47.3, О2 – 30%), подвижных форм калия (О1 – 800 ± 300 мг/кг, О2 – 470 мг/г) и обменных оснований (содержание обменного кальция О1 – 2200 ± 400 , О2 – 11300 ± 2300 мг/кг; обменного магния О1 – 170 ± 30 , О2 – 1130 ± 220 мг/кг). В составе КДО присутствовали необходимые для роста и развития растений неорганические формы азота – аммонийный азот составляет О1 – 19 ± 8 , О2 – 25 ± 10 мг/кг; нитратный азот О1 – 5 ± 1 мг/г, О2 – 7.8 ± 1.6 мг/кг. Кислотность субстрата зависела от степени разложения образцов: слабо трансформированный – слабокислый ($pH_{\text{сол}}$ 4.45), разложенный образец имел реакцию среды близкую к нейтральной ($pH_{\text{сол}}$ 7.56). Зафиксирован существенный разрыв между показателями содержания фосфора в сильно разложившемся образце О2 (7000 ± 1400 мг/кг) и слабаразложившемся О1 (84 ± 17 мг/кг).

Присутствие органических и неорганических поллютантов в составе КДО может ограничивать их применение. Из перечня приоритетных тяжелых металлов было отмечено повышенное содержание в образце О2 цинка – 1300 ± 260 мг/кг и марганца – 7500 ± 2200 мг/кг, превышающее в среднем установленные для почв значения ПДК (ОДК) в 13 и 5 раз соответственно. Это может быть обусловлено спецификой химического состава древесины хвойных пород, для которых характерна повышенная аккумуляция цинка и марганца.

Фенолы и нефтепродукты, образованные в результате трансформации растительных остатков, являются одним из основных компонентов любого субстрата. Следует отметить, что в настоящее время содержание фенолов в почвах России не нормируется, в то время как для нефтепродуктов установлены допустимые уровни их содержания в почвах (1000 мг/кг). Согласно полученным нами данным, содержание фенола в образце О1 составляло 1.06 ± 0.27 , в О2 – 0.48 ± 0.12 мг/кг. Для бенз[а]пирена ПДК в почве установлены на уровне 0.02 мг/кг. Содержание бенз[а]пирена в обоих образцах было меньше 0.0011 мг/кг. Содержание углеводородов в слабаразложившихся и сильно разложившихся КДО было меньше нормируемого допустимого уровня нефтепродуктов в почвах и составляло для О1 – 80 ± 30 , для О2 – 58 ± 23 мг/кг.

Полученные данные свидетельствуют о возможности использования КДО в качестве субстрата для культивирования.

Биотехнологический потенциал ксилотрофных базидиомицетов, культивируемых на КДО. Ксилотрофные базидиомицеты играют ключевую роль в разрушении древесины благодаря уникальному ферментному комплексу, катализирующему разложение устойчивых лигноцеллюлозных полимеров (Volobuev et al., 2022). Исследование показало, что при увеличении степени разложения субстрата разрастание всех штаммов замедлялось, причем существенная задержка роста наблюдалась у *F. pinicola* и *L. sulphureus*. Значения ростового коэффициента этих штаммов были невелики на О2, что свидетельствует о недостаточной адаптированности к данному субстрату (табл. 1). Следует отметить, что наиболее продуктивным оказался

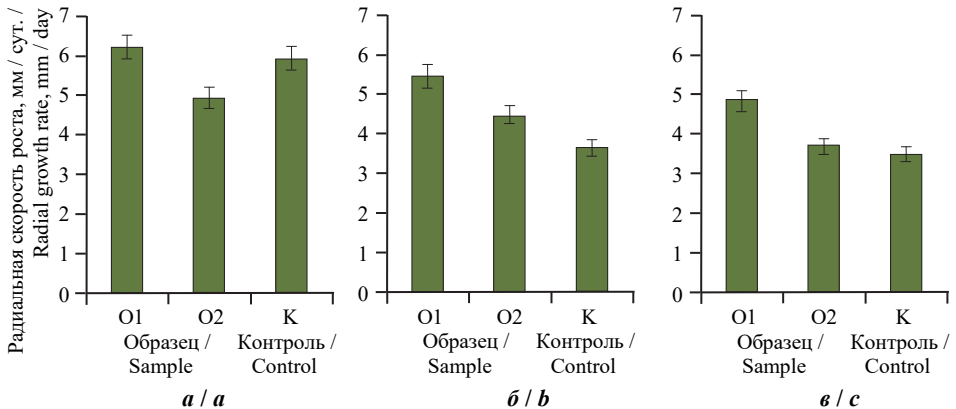
Таблица 1. Ростовые характеристики культивированных штаммов
Table 1. Growth characteristics of the cultured strains

Штамм / Strain	Ростовой коэффициент / Growth index		Время роста, сут. / Growth period, days	
	O1	O2	O1	O2
<i>T. hirsuta</i> F 3197	77	60	7	9
<i>F. pinicola</i> F 3205	67	48	8	10
<i>L. sulphureus</i> F 3217	52	37	9	13

штамм *T. hirsuta*, ростовые характеристики которого на образце O1 были на 22% выше, чем на сильноразложившемся образце O2 (см. табл. 1). Гриб *T. hirsuta* относится к представителям белой гнили древесины, которые выделяют целлюлолитические и лигнинолитические ферменты и способны разрушать, в первую очередь, лигнин (Shirkavand et al., 2017) через превращения, протекающие с образованием низкомолекулярных соединений. При этом лигнинразрушающие ферменты продуцируются грибами вне зависимости от наличия лигнина (в отличие от ферментов целлюлазного комплекса) (Ma et al., 2021).

Радиальная скорость роста штамма *T. hirsuta* была более высокой, чем у штаммов *F. pinicola*, *L. sulphureus* (рисунок). Установлено, что представители группы грибов бурой гнили (*F. pinicola*, *L. sulphureus*) в основном разлагают целлюлозу с ограниченным воздействием на лигнин и более интенсивно развиваются на средах, содержащих деполимеризованные углеводы в качестве источников углерода, например, глюкозу (Hu et al., 2023), кроме того, данные штаммы показывали более высокую скорость роста на КДО, чем на стандартной среде Чапека – Докса (К) (см. рисунок).

Лигноцеллюлозные отходы являются наиболее распространенной биологически возобновляемой биомассой на земле, и при их гидролизе выделяются высокоценные редуцирующие сахара. Однако присутствие лигнина в биополимерной структуре делает её устойчивой к разложению, препятствуя гидролизу целлюлозы и гемицеллюлозы (Zhang et al., 2021). Согласно Н. Suryadi с соавторами (2022),



Средняя радиальная скорость роста штаммов: а – *T. hirsute*, б – *F. pinicola*, в – *L. sulphureus*. Планка погрешности указывает стандартную ошибку среднего ($n = 3$)
Figure. Mean radial growth rate of the strains: а – *T. hirsute*, б – *F. pinicola*, в – *L. sulphureus*. The error bars indicate the standard deviations ($n = 3$)

наиболее эффективно лигнин разлагают базидиомицеты, продуцируя комплекс внеклеточных ферментов (лакказа, Mn-пероксидаза и лигнин-пероксидаза). Разрушение лигнина приводит к накоплению полисахаридов (Shirkavand et al., 2017), причем штаммы грибов белой гнили накапливают больше ТПГ, чем штаммы бурой гнили. Определение содержания ЛГП и ТГП проводили на О1, О2 при полном зарастании чашки Петри мицелием на 9-е сутки роста. Последующую оценку проводили на 30-е сутки роста. Отмечалось снижение ЛГП у всех штаммов, как на неразложившихся, так и на сильноразложившихся кородревесных отходах на 30-е сутки роста (табл. 2). Так, в образцах О1, О2, инокулированных штаммом *T. hirsuta*, наблюдалось накопление ТГП в 1.5 и 2.9 соответственно. Считается, что грибы бурой гнили в большинстве своем поражают гемицеллюлозу, целлюлозу, последовательно выделяя щавелевую кислоту и активные формы кислорода в реакциях Фентона, а затем гидролитические ферменты, не сильно модифицирующие лигнин (Mali et al., 2023). В образцах О2, инокулированных штаммами бурой гнили *F. pinicola*, *L. sulphureus*, образование ТГП было несколько ниже (см. табл. 2).

Таблица 2. Полисахариды в образцах КДО

Table 2. Polysaccharides in the bark-and-wood waste (BWw)

Сутки / Days	ЛГП / Easily hydrolysable sugars, %				ТПГ / Hardly hydrolysable sugars, %			
	КДО / BWw	<i>T. hirsuta</i>	<i>F. pinicola</i>	<i>L. sulphureus</i>	КДО / BWw	<i>T. hirsuta</i>	<i>F. pinicola</i>	<i>L. sulphureus</i>
О1								
9	9.8±0.15 ^a	9.5±0.24 ^a	9.6±0.17 ^a	10.5±0.16 ^a	13.3±0.09 ^a	20.8±0.32 ^b	15±0.29 ^c	15.5±0.23 ^c
30	9.8±0.15 ^a	3.8±0.05 ^b	3.3±0.05 ^c	2.5±0.02 ^d	13.3±0.09 ^a	30.1±0.62 ^b	6.3±0.08 ^c	3.6±0.08 ^d
О2								
9	1.2±0.1 ^a	1.4±0.14 ^a	1.0±0.03 ^b	0.8±0.09 ^b	2.6±0.11 ^a	4.3±0.11 ^b	3.2±0.12 ^c	2.6±0.09 ^a
30	1.2±0.1 ^a	1.7±0.06 ^b	0.8±0.03 ^c	0.6±0.02 ^c	2.6±0.11 ^a	12.8±0.18 ^b	4±0.05 ^c	2.7±0.09 ^a

Примечание. Разные буквы указывают на значимые различия в содержании полисахаридов при культивировании штаммов на основе апостериорного теста Тьюки при $P = 0.95$.

Note. Different letters indicate significant differences in the polysaccharide content caused by fungus strain cultivation (post-hoc Tukey; $P = 0.95$).

Выход целлюлазы. Два важнейших фактора, влияющих на стоимость производства продуктов с добавленной стоимостью путем ферментирования, – это несомненно, методы предобработки и выход целлюлаз. Снижение затрат, связанных с внесением ферментов, может быть достигнуто за счет производства необходимых количеств целлюлаз в дополнение к ферментам промышленного назначения в ходе переработки КДО путем использования небольшой части перерабатываемого лигноцеллюлозного сырья (Nitsos et al., 2019). Продуцирование целлюлаз базидиомицетами исследовали на КДО О1, поскольку на этом субстрате наблюдалась высокая скорость роста мицелия и повышенный выход ТГП. Выход целлюлаз к концу эксперимента увеличивался в 2 раза, наибольшая продукция зарегистрирована у штамма *T. hirsuta* (табл. 3).

Закключение. В контексте валоризации биомассы первостепенное значение имеют альтернативные виды использования субстрата. В результате оценки отхода склада коры в м. Лесозавод г. Сыктывкара установлено, что КДО являются питательным субстратом, не токсичны и могут использоваться для твердофазной фер-

Таблица 3. Выход целлюлаз при культивировании на КДО, ед. / г**Table 3.** Cellulase yield when cultivated on the bark-and-wood waste (BWV), unit / g

Время культивирования, сут. / Cultivation period, days	Штамм / Strain		
	<i>T. hirsuta</i>	<i>F. pinicola</i>	<i>L. sulphureus</i>
7	567±49 ^a	757±68 ^b	539±90 ^a
14	856±58 ^a	775±47 ^a	759±55 ^a
30	1280±40 ^a	1051±49 ^b	1109±46 ^b

Примечание. Разные буквы указывают на значимые различия выхода целлюлазы при культивировании штаммов на основе теста Манна – Уитни при $p < 0.05$.

Note. Different letters indicate significant differences in the cellulose yield caused by fungus strain cultivation (Mann–Whitney U-test; $p < 0.05$).

стой и недорогой способ твердофазного ферментирования.

Авторы выражают благодарность экоаналитической лаборатории Института биологии ФИЦ Коми научного центра УрО РАН за проведение количественного химического анализа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Bhati N., Shreya, Sharma A. K. Cost-effective cellulase production, improvement strategies, and future challenges. *Journal of Food Process Engineering*, 2021, vol. 44, iss. 2, article no. e13623. <https://doi.org/10.1111/jfpe.13623>

Bonanomi G., Ippolito F., Senatore M., Cesarano G., Incerti G., Saracino A., Lanzotti V., Scala F., Mazzoleni S. Water extracts of charred litter cause opposite effects on growth of plants and fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, vol. 92, pp. 133–141. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.10.003>

Hu Y., Priya A., Chen C., Liang C., Wang W., Wang Q., Lin C. S. K., Qi W. Recent advances in substrate-enzyme interactions facilitating efficient biodegradation of lignocellulosic biomass: A review. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2023, vol. 180, article no. 105594. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2023.105594>

Ma J., Li Q., Wu Y., Yue H., Zhang Y., Zhang J., Shi M. Elucidation of ligninolysis mechanism of a newly isolated white-rot basidiomycete *Trametes hirsuta* X-13. *Biotechnology for Biofuels and Bioproducts*, 2021, vol. 14, article no. 89. <https://doi.org/10.1186/s13068-021-02040-7>

Mali T., Laine K., Hamberg L., Lundell T. Metabolic activities and ultrastructure imaging at late-stage of wood decomposition in interactive brown rot – white rot fungal combinations. *Fungal Ecology*, 2023, vol. 61, article no. 101199. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2022.101199>

Nitsos C. K., Lazaridis P. A., Mach-Aigner A., Matis K. A., Triantafyllidis K. S. Enhancing lignocellulosic biomass hydrolysis by hydrothermal pretreatment, extraction of surface lignin, wet milling and production of cellulolytic enzymes. *ChemSusChem*, 2019, vol. 12, iss. 6, pp. 1179–1195. <https://doi.org/10.1002/cssc.201802597>

Shao Y., Lin A. H.-M. Improvement in the quantification of reducing sugars by miniaturizing the Somogyi-Nelson assay using a microtiter plate. *Food Chemistry*, 2018, vol. 240, pp. 898–903. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2017.07.083>

ментации ксилотрофных базидиомицетов. Оптимальные ростовые характеристики и высокая эффективность осахаривания субстрата при культивировании на слаботоразложенных и сильноразложенных КДО были достигнуты у представителя грибов группы белой гнили *Trametes hirsuta*. Выход целлюлаз у данного штамма составил 1280 Ед./г, что свидетельствует о потенциале субстрата для производства коммерческих целлюлаз, используя про-

Shirkavand E., Baroutian S., Gapes D. J., Young B. R. Pretreatment of radiata pine using two white rot fungal strains *Stereum hirsutum* and *Trametes versicolor*. *Energy Conversion and Management*, 2017, vol. 142, pp. 13 – 19. <https://doi.org/10.1016/j.enconman.2017.03.021>

Suryadi H., Judono J. J., Putri M. R., Ecclesia A. D., Ulhaq J. M., Agustina D. N., Sumiati T. Biodelignification of lignocellulose using ligninolytic enzymes from white-rot fungi. *Heliyon*, 2022, vol. 8, iss. 2, article no. e08865. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2022.e08865>

Tirado-González D. N., Jáuregui-Rincón J., Tirado-Estrada G. G., Martínez-Hernández P. A., Guevara-Lara F., Miranda-Romero L. A. Production of cellulases and xylanases by white-rot fungi cultured in corn stover media for ruminant feed applications. *Animal Feed Science and Technology*, 2016, vol. 221, part A, pp. 147–156. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2016.09.001>

Volobuev S., Shakhova N. Towards the discovery of active lignocellulolytic enzyme producers: A screening study of xylotrophic macrofungi from the Central Russian upland. *Iranian Journal of Science and Technology*, 2022, vol. 46, pp. 91 – 100. <https://doi.org/10.1007/s40995-021-01245-7>

Zhang Z., Shah A. M., Mohamed H., Tsiklauri N., Song Y. Isolation and screening of micro-organisms for the effective pretreatment of lignocellulosic agricultural wastes. *BioMed Research International*, 2021, article no. 5514745. <https://doi.org/10.1155/2021/5514745>

Potential of utilizing aged bark-and-wood waste through mycological degradation as a biotechnological process

V. V. Martynov , T. N. Shchemelinina, E. M. Anchugova

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

Received: February 9, 2024 / revised: July 30, 2024 / accepted: July 30, 2024 / published: December 17, 2024

Abstract. Our composition analysis of bark-and-wood waste from a warehouse in the Syktyvkar city revealed a high nutrient content, no toxicity, and the potential for using xylotrophic basidiomycetes for solid state fermentation. Three strains of xylotrophic basidiomycetes (*Trametes hirsuta*, *Fomitopsis pinicola*, and *Laetiporus sulphureus*) were evaluated for their growth rate, growth index, yield of hardly hydrolysable polysaccharides, and cellulase yield when cultivated on the bark-wood waste. The results showed that *T. hirsuta* exhibited the highest growth rate (4.95–6.2 mm/day), growth factor (60–77), and the maximum yield of hardly hydrolysable polysaccharides (30.7%) in 30 days. Furthermore, the maximum cellulase yield was 1330 unit/g.

Keywords: bark-and-wood waste, xylotrophic basidiomycetes, growth characteristics, hydrolyzable polysaccharides, cellulase

Funding. The study was supported by the State Task of the Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences on “Scientifically Justified Biotechnologies to Improve the Ecological Situation and Human Health in the North” (no. 1021051101411-4-1.6.23).

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Martynov V. V., Shchemelinina T. N., Anchugova E. M. Potential of utilizing aged bark-and-wood waste through mycological degradation as a biotechnological process. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 4, pp. 500–508 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-500-508>

 **Corresponding author.** Laboratory of Biochemistry and Biotechnology of the Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Vladislav V. Martynov: <https://orcid.org/0000-0003-0806-9320>, mar7inov.v@yandex.ru; Tatiana N. Shchemelinina: <https://orcid.org/0000-0002-4052-6424>, shchemelinina@ib.komisc.ru; Elena M. Anchugova: <https://orcid.org/0000-0002-7912-3518>, anchugova@ib.komisc.ru.

Редактор *А. Б. Мамаев*
Редактор английского текста *С. Л. Шмаков*
Художник обложки *И. Е. Табачишина*
Оригинал-макет подготовлен *В. Г. Табачишиным*
Корректор *Ю. И. Астахова*

Свидетельство о регистрации ПИ №ФС77-23682 от 16.03.2006 г.
в Федеральной службе по надзору за соблюдением законодательства
в сфере массовых коммуникаций и охране культурного наследия
Учредители: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

ООО «Товарищество научных изданий КМК»
при участии ИП Михайлова К.Г.
Адрес издательства: 123100 Москва, а/я 16; mikhailov2000@gmail.com

Отпечатано в полном соответствии с качеством предоставленных материалов в ООО «Фотоэксперт».
109316 Москва, Волгоградский проспект, д.42, корп.5, эт.1, пом. I, комн. 6.3-23Н.
Подписано в печать 12.12.2024. Подписано в свет 17.12.2024.
Формат 70х100/16. Объём 7,875 печ.л. Бум. мелов. Тираж 50 экз. Цена свободная

ISSN 1684-7318



9 771684 731009 >

Индекс 9729г (каталог «Пресса России»)

ISSN 1684-7318 ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2024 №4



ТОВАРИЩЕСТВО
НАУЧНЫХ
ИЗДАНИЙ КМК