



ВЕСТНИК

Института биологии
Коми НЦ УрО РАН

№ 6
(152)

В номере

СТАТЬИ

- Манов А., Бобкова К.** Жизненное состояние древесных растений в ельниках притундровой зоны Печорского бассейна 2
- Ермакова О.** Роль пролиферативной активности клеток в механизме опухолеобразования 7
- Шевченко О.** Роль холестерина в структурной организации мембран эритроцитов 10
- Тентюков М.** Иней как объект геохимического мониторинга при изучении загрязнений снежного покрова соединениями серы 14
- Марущак И., Елсаков В.** Материалы спутникового мониторинга в анализе сомкнутости лесных фитоценозов Приполярного Урала 18
- Тарбаев Б., Мартынюк З.** Способ оценки неопределенности предсказаний в биологии 23

СООБЩЕНИЯ

- Таскаева А.** Фауна коллембол подзоны средней тайги Республики Коми 26
- Лоскутова О., Хохлова Л.** Структура бентоса и химический состав воды озер болотного заказника «Океан» 28
- Русанова Г.** Компоненты микростроения как носители памяти об условиях почвообразования в тундре 32

КОНФЕРЕНЦИИ

- Пристова Т., Торлопова Н.** Международная конференция «Лесное хозяйство: мост в будущее» 34
- Володина С., Пылина Я., Шадрин Д.** Вторая ежегодная русско-корейская конференция «Современные проблемы химии природных соединений и биотехнологии» 35

Издается
с 1996 г.



Главный редактор: к.б.н. А.И. Таскаев
Зам. главного редактора: д.б.н. С.В. Дегтева
Ответственный секретарь: И.В. Рапота
Редакционная коллегия: д.б.н. В.В. Володин, д.э.н., д.т.н. А.Н. Киселенко, к.х.н. Б.М. Кондратенко, к.б.н. Е.Г. Кузнецова, к.б.н. Е.Н. Мелехина, д.б.н. А.А. Москалев, к.б.н. А.Н. Петров, к.с.-х.н. Н.В. Портнягина, д.б.н. Г.Н. Табаленкова, к.с.-х.н. А.Л. Федорков, к.б.н. И.Ф. Чадин, к.б.н. Т.П. Шубина

**ЖИЗНЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ
В ЕЛЬНИКАХ ПРИТУНДРОВОЙ ЗОНЫ ПЕЧОРСКОГО БАСЕЙНА**

К настоящему времени массивы коренных еловых древостоев на европейском севере России сохранились в основном на заповедных и труднодоступных территориях, в частности, в притундровых лесах. Старовозрастные ельники здесь занимают 3.79 млн га лесопокрытой площади [6]. Функционирование этих лесных экосистем, где отсутствует прямое антропогенное воздействие, обусловлено природными процессами и экологическими факторами, создающимися в том или ином сообществе.

Большинство работ по оценке жизненного состояния деревьев и древостоев, произрастающих в условиях Крайнего Севера, связаны с воздействием аэротехногенного загрязнения на лесные сообщества [7, 9, 16, 18]. Исследуемые нами ельники расположены вне зоны воздействия аэротехногенных загрязнителей, нет влияния рекреации. Следовательно, основными факторами, определяющими жизненное состояние деревьев, являются довольно жесткие экологические условия, создающиеся как в пологе древостоя, так и в почве. Поэтому район исследований можно отнести к условно фоновой территории.

Объекты и методы исследования

Исследования коренных ельников основных типов насаждений Тимано-Печорской подпровинции, Цилемского и Печорского еловых округов [20] проводили по общепринятым лесоводственно-таксационным методам (табл. 1). Определение типов леса осуществляли по В.Н. Сукачеву, С.В. Зонну [14]. Анализ таксационных материалов проведен по [8]. В преобладающих растительных ассоциациях согласно общим нормативным требованиям [11] закладывали пробные площади размером 0.12-0.24 га. Размеры их определялись наличием необходимого количества деревьев главной породы, позволяющего определять важнейшие таксационные показатели с точностью 2-5 %. Пробные площади (ПП) закладывали круговые и прямоугольные. На каждой ПП проведен сплошной пересчет деревьев с измерением окружности ствола на 1.3 м. Для определения средней высоты древостоя измерялась высота у 20-25 деревьев. Возраст древостоя определяли по кернам, взятым у шейки корня у 15-20 деревьев или в 5-10 экз. сопутствующих пород.

Описание жизненного состояния деревьев в древостоях еловых фитоценозов проводили в соответ-



А. Манов



К. Бобкова

ствии с методикой, используемой в международной программе-методике ICP-Forests [21] и методикой, применяемой в лесах Российской Федерации [12]. Для оценки поврежденности деревьев использовали показатели, характеризующие развитие ассимиляционного аппарата. С помощью бинокля с расстояния, равного высоте дерева, у всех живых деревь-

ев на пробной площади оценивали в процентах степень дехромации (изменение цвета) хвои, листьев и дефолиации (потери хвои, листьев) кроны. Кроме этого учитывали состояние вершины дерева (живая, усыхающая, сухая, поврежденная и отсутствует), внешние признаки поражения древесными грибами и кривизну ствола. Методики основаны на визуальной оценке состояния дерева. Согласно методике [21], выделяют следующие состояния: 0 класс – здоровое дерево (нет внешних признаков повреждения кроны и ствола, любые повреждения хвои <10 % по отношению ко всей массе ассимиляционного аппарата не сказываются на состоянии дерева); I класс – слабо поврежденное дерево (повреждение по одному или сумме всех признаков составляет 11-25 %); II класс – средне поврежденное дерево (26-60 % повреждений); III класс – сильно поврежденное (отмирающее) дерево (61-99 % повреждений); IV класс – отмершее дерево (100 % повреждений). Отмершие деревья делятся на IVa (свежий сухостой) и IVб (старый сухостой – нет хвои, постепенно отпадают ветви и кора). Выделяют следующие категории жизненного состояния [12]: 1 – без признаков ослабления; 2 – ослабленные; 3 – сильно ослабленные; 4 – усыхающие; 5 – сухостой текущего года (свежий); 6 – сухостой прошлых лет (старый).

Согласно В.А. Алексееву [2], старый сухостой практически не влияет на поврежденность древостоя в целом, но при расчете необоснованно снижает его жизненное состояние, поэтому при анализе жизненного состояния учитывался только свежий сухостой. Для оценки жизненного состояния древостоев в первом случае рассчитывали индекс его поврежденности по формуле средневзвешенного класса повреждения составляющих древостой деревьев, предложенной А.С. Алексеевым [1], причем для получения более точных результатов за основу расчета брали не число деревьев разных классов повреждения, а их стволовой запас [2]:

$$I = \frac{\sum_{j=0}^4 i \cdot v_j}{V}$$

Манов Алексей Валерьевич – к.с.-х.н., м.н.с. отдела лесобиологических проблем Севера. E-mail: manov@ib.komisc.ru. Область научных интересов: структура древостоев, дендрохронология, геоморфационные системы в лесоведении и лесном хозяйстве, моделирование лесных экосистем.

Бобкова Капитолина Степановна – д.б.н., гл.н.с. этого же отдела. E-mail: bobkova@ib.komisc.ru. Область научных интересов: лесная экология, биологическая продуктивность, углеродный цикл.

Таблица 1

Лесоводственно-таксационная характеристика притундровых ельников

Тип леса (номер пробной площади)	Состав древостоя	Порода	Возраст, лет	Число деревьев, экз. га ⁻¹		Сумма площадей сечения, м ² га ⁻¹	Запас древесины, м ³ га ⁻¹		Средние	
				растущих	сухих		растущих	сухих	диаметр, см	высота, м
Зеленомошно- лишайниковый (10)	5Е4Лц1Б	Ель	50-160	600	0	10.0	64	0	14	12
		Береза	90-160	250	17	2.4	11	1	10	9
		Лиственница	260-290	100	17	7.0	55	6	28	17
		Всего		950	34	19.4	130	7		
Зеленомошный (2)	9Е1Б	Ель	100-200	675	25	13.5	87	6	14	12
		Береза	90-150	250	0	2.3	11	0	10	8
		Всего		925	25	15.8	98	6		
Разнотравно- зеленомошный (6)	7Е3Б	Ель	110-230	1025	150	27.5	197	7	17	13
		Береза	100-170	133	17	8.1	69	5	27	19
		Всего		1158	167	35.6	266	12		
Приручейный (11)	6Е2Лц2Б	Ель	90-220	427	27	12.1	82	4	17	13
		Береза	60-120	333	7	5.7	28	1	12	11
		Лиственница	220	13	0	3.9	34	0	60	19
		Всего		773	34	21.7	144	5		
Чернично- сфагновый (1)	5Е3Лц2Бед.С	Ель	110-220	558	258	7.5	16	23	9	7
		Береза	100-140	225	75	2.0	7	4	8	9
		Лиственница	200-270	17	0	1.0	10	0	27	18
		Сосна	90	8	0	0.1	0.2	0	8	9
То же (8)	8Е2Б	Ель	110-270	814	67	13.1	62	2	12	9
		Береза	80-150	250	0	3.0	15	0	11	9
		Всего		1064	67	16.1	77	2		
Зеленомошно- сфагновый (5)	9Е1Б	Ель	120-240	908	342	9.4	35	13	9	8
		Береза	80-140	125	8	0.9	4	0.1	9	9
		Всего		1033	350	10.3	39	13.1		
Долгомошно- сфагновый (4)	8Е1Лц1Б	Ель	80-240	716	167	9.8	72	10	13	12
		Береза	70-180	208	0	3.8	5	0	14	10
		Лиственница	90-140	33	0	1.1	9	0	20	16
		Всего		957	167	14.7	86	10		
То же (12)	7Е3Б	Ель	120-180	817	183	10.9	51	8	11	9
		Береза	110-130	317	17	4.1	22	0.4	12	10
		Всего		1134	200	15.0	73	8.4		
Ерниковый (13)	9Е1Лц+Б	Ель	110-210	833	107	10.5	54	5	11	10
		Береза	100-120	80	0	0.5	2	0	9	7
		Лиственница	170	7	0	0.4	3	0	28	15
		Всего		920	107	11.6	59	5		
Морошково- сфагновый (3)	8Е2Б ед.Лц	Ель	100-210	508	225	5.0	14	8	9	7
		Береза	80-140	133	42	1.0	3	2	7	9
		Лиственница	95	8	0	0.1	0.2	0	8	8
		Всего		649	267	6.1	17.2	10		
Сфагновый (7)	10Е+Б ед.С	Ель	100-310	673	80	4.8	14.9	1.7	9	6
		Береза	110	20	0	0.2	0.6	0	9	6
		Сосна	30-230	40	0	0.6	0.1	0	13	9
		Всего		733	80	5.6	15.6	1.7		

где I – индекс поврежденности древостоя, балл; i – номера классов повреждения деревьев, балл от 0 до 4; v_i – стволый запас древесины деревьев i -го класса повреждения, м³ га⁻¹; V – общий запас древостоя, м³ га⁻¹. С учетом величины индекса поврежденности древостоя классифицировали по А.С. Алексееву [1] на следующие категории: «здоровый древостой» (0-0.5), «ослабленный древостой» (0.6-1.5), «сильно ослабленный древостой» (1.6-2.5), «отмирающий древостой» (2.6-3.5) и «сухостой» (>3.6).

Во втором случае использовали формулу меры поврежденности древостоя, предложенную В.А. Алексеевым [2]:

$$D_v = \frac{30v_2 + 60v_3 + 95v_4 + 100v_5}{V}$$

где D_v – поврежденность древостоя, %; v_2-v_5 – объем древесины стволов поврежденных (ослабленных), сильно поврежденных, усыхающих деревьев и сухостоя, м³ га⁻¹; соответственно 30, 60, 95, и 100 –

коэффициенты, выражающие поврежденность разных категорий деревьев, %; V – общий запас древостоя (включая объем здоровых деревьев), м³ га⁻¹. При показателе D_v менее 20 % древостой можно считать здоровым (поврежденность 11-19 % свидетельствует о некотором начальном ослаблении древостоя), при 20-49 – поврежденным, при 50-79 – сильно поврежденным, при 80 % и более – разрушенным.

На каждой ПП проведен сплошной пересчет подраста. К подросту относили древесные растения высотой более 0.25 м и диаметром до 6 см на высоте 1.3 м. Подрост подразделяли на здоровый, сомнительный (ослабленный), усыхающий и сухой. Жизненное состояние подраста определяли по методике В.А. Алексеева [2]. При этом жизнеспособность здоровых экземпляров приравнивалась к 100 %, ослабленных – к 70, усыхающих – к 10, сухих – к 0. Количественные значения показателей

жизненного состояния всей ценопопуляции подроста находили по формуле [17]:

$$L_n = \frac{100n_1 + 70n_2 + 10n_3}{N},$$

где L_n – относительное жизненное состояния подроста в момент наблюдения; n_1, n_2, n_3 – число здоровых, ослабленных и усыхающих особей подроста на 1 га соответственно; N – общее количество подроста, включая сухостой, на 1 га. При показателе $L_n = 100-80\%$ ценопопуляцию считали здоровой, при $79-50\%$ – ослабленной, при $49-20\%$ – сильно ослабленной и ниже 20% – разрушенной.

Результаты и обсуждение

Близость Баренцева моря к участкам исследования (около 300 км), частая смена воздушных масс, поступающих с Арктики, делают климат региона холодным и влажным с непостоянной погодой [3]. Притундровым фитоценозам присуща малая сомкнутость древесного полога, небольшая полнота и средняя высота древостоев, относительно большая протяженность крон по стволу. Невысокое положение солнца и большая продолжительность его сияния летом обуславливают своеобразный радиационный режим фитоценозов. Весной и летом территория получает большое количество солнечной энергии в виде тепла и света, но весной большая ее часть отражается от снежной поверхности, расходуется на таяние снега и льда, прогревание воздуха и почвы. Все это отражается на тепловом режиме древостоев, в котором температурные условия под пологом в зимний период мало отличаются от условий открытого пространства, в летний – зависят от фенологического состояния растительности. Так, в ельнике травяно-гипновом на высоте 1.5 м среднесуточная температура в течение вегетации колеблется от 5 до 20 °С [13]. Часто повторяющиеся поздние весенние заморозки приводят к повреждению верхушечных и боковых побегов деревьев ели [19].

Отмечено [13], что в Восточно-Европейской притундровой лесорастительной области, где располагаются исследуемые ельники, почвы характеризуются низкой теплообеспеченностью. Средняя годовая температура поверхности суглинистой почвы равна -3.6, торфяной и песчаной -1.3...-2.8 °С. Устойчивое промерзание начинается в октябре, оттаивание – в мае-июне. За год температура почвы на глубинах 0.2-0.8 м остается положительной. Наилучшее прогревание здесь наблюдается в июле-августе – верхние горизонты прогреваются до 9-15 °С. В целом почвы бедны элементами минерального питания, особенно азотом. Реакция их среды кислая (рН 3.4-4.5) [5].

Исследуемые притундровые ельники представлены ненарушенными сообществами. Они формируют смешанные по составу древостои. При доминировании в них ели (*Picea obovata* Ledeb.) всегда присутствует береза (*Betula tortuosa* Ledeb.), реже лиственница (*Larix sibirica* Ledeb.) и сосна (*Pinus sylvestris* L.). Древостои низкопродуктивные. Они относятся в основном к V-Vб классам бонитета. Полнота их также невелика – 10.3-21.7 м² га⁻¹. Запас древесины растущих деревьев колеблется от 33 до 144 м³ га⁻¹. Морошково-сфагновый (ПП 3) и сфагновый (ПП 7) ельники представлены редколесьем с

полнотой 6.1 и 5.6 м² га⁻¹ и запасом древесины соответственно 17.2 и 15.6 м³ га⁻¹. Лишь древостой ельника разнотравно-зеленомошного (ПП 6) достигает полноты 35.6 м² га⁻¹ и запаса древесины 266 м³ га⁻¹. Число растущих деревьев ели в древостоях различных типов ельника изменяется в пределах 427-1025 экз. га⁻¹. Сухостой в основном представлен тонкомерными деревьями (табл. 1).

Отмеченные выше экологические факторы отражаются на состоянии деревьев и древостоев. Обследование жизненного состояния притундровых ельников показало значительное варьирование количества деревьев ели категории здоровых (0 класс по [21]) – от 11 до 94 %. При этом наблюдается тенденция снижения доли здоровых деревьев ели с увеличением избытка влаги в почве. Так, в старовозрастных ельниках зеленомошной группы доминируют здоровые деревья ели, доля которых составляет 94 в зеленомошно-лишайниковом (ПП 10) и 72 % – в зеленомошном (ПП 2) типах леса (рис. 1А). На долю здоровых деревьев, произрастающих на болотно-подзолистых почвах, приходится 34-59, в ельниках на торфяно-глеевых – 11-39 % общего количества. Наименьшее число здоровых деревьев ели отмечено в морошково-сфагновом (ПП 3) ельнике (11 %). Число слабо поврежденных деревьев ели (I класс) по типам леса изменяется от 6 до 35 %. В ельнике зеленомошно-лишайниковом (ПП 10) деревья ели остальных классов повреждения (II-IV+IVа классы) отсутствуют. Количество средние и сильно поврежденных деревьев (II и III классы) колеблется в небольших пределах – от 5 до 23 и от 1 до 18 % соответственно. Довольно большое количество свежего сухостоя ели (IV+IVа класс) отмечается в ельниках чернично-сфагновом (ПП 1), зеленомошно-сфагновом (ПП 5) и морошково-сфагновом (ПП 3), на долю которых приходится от 24 до 34 %. В остальных типах число сухостоя не превышает 11 % общего количества деревьев. На исследуемых участках довольно часто встречаются деревья с искривленными стволами у основания. Такие деревья составляют 10-15 % общего количества. Выявлена двувершинность у 10-11 % деревьев ели.

Во всех типах ельников присутствует береза. Более половины деревьев относится к здоровым (53-61 %) в ельниках зеленомошном (ПП 2), приручейном (ПП 11), чернично-сфагновом (ПП 1) и ерниковом (ПП 13) (рис. 1Б). Доля здоровых деревьев в остальных типах составляет от 14 до 47 %. Лиственница и сосна в древостоях представлена небольшим числом деревьев, среди которых преобладают здоровые и слабо поврежденные.

Следует отметить, что методика для описания состояния деревьев [21], в последнее время широко применяемая в лесах России, довольно близка методике, используемой в соответствии с санитарными правилами в лесах Российской Федерации [12]. Согласно индексам поврежденности А.С. Алексеева [1], рассчитанным по данным классов поврежденности [21], среди исследованных нами ельников здоровых древостоев не оказалось (рис. 2А). Древостои в основном ослабленные, с индексом поврежденности от 0.6 до 1.4. Ельники зеленомошно-сфагновый (ПП 5) и морошково-сфагновый (ПП 3) являются сильно поврежденными с индексами 1.6 и 2.4 соот-

ветственно. Таким образом, сильно поврежденные древостои развиваются в ельниках на полугидроморфных и гидроморфных почвах. По данным поврежденности, полученным по уравнению В.А. Алексеева [2], и согласно категориям состояния деревьев [12], древостои также ослабленные, но ельники зеленомошно-лишайниковый (ПП 10) и зеленомошный (ПП 2) с поврежденностью 19 и 17 % соответственно имеют только предпосылки к начальному ослаблению древостоев (рис. 2Б). Сильно ослабленным древостоем является ельник морошковосфагновый (ПП 3) с объемом древесины, составляющим 64 % поврежденных деревьев.

Показано [4], что притундровые еловые сообщества способны к самовосстановлению, но этот процесс протекает очень медленно и не всегда успешно. На северном пределе распространения древесной растительности немаловажное значение для процесса лесовозобновления ельников имеют редкое, слабое плодоношение ели и низкое качество ее семян [10, 15, 19]. Причиной неудовлетворительного возобновительного процесса в некоторых типах ельников являются также низкая температура почвы, мощные моховой и лишайниковый покровы, препятствующие прорастанию семян и укоренению всходов [13, 15, 19].

Анализ подраста ели по состоянию показывает, что его распределение по категориям жизнеспособности в разных типах различно. Так, на долю здорового подроста в зеленомошной группе типов приходится 9-92, сфагновой – 25-75 % общего количества. Доля сомнительных составляет 3-33 и 0-40 % соответственно (табл. 2). Довольно часто наблюдаются усыхание вершины подроста, боковых побегов, искривление стволов, редкое охвоение, поражение хвои фитопатогенными грибами. Усыхание подроста ели происходит во всех типах леса, но наиболее интенсивно оно выражено в более продуктивном разнотравно-зеленомошном (ПП 6) ельнике, характеризующемся относительно высокой полнотой и сомкнутостью крон. В данном типе леса на долю усыхающего и сухого подроста приходится 61 % общего количества. Меньше всего подроста (4 %) этих категорий в ельнике зеленомошно-лишайниковом (ПП 10). В остальных типах исследуемых ельников на долю усыхающего и сухого подроста ели приходится 18-42 %.

Ценопопуляции подроста коренных притундровых ельников характеризуются невысоким уровнем жизненного состояния. Рассчитанные по приведенной выше формуле [17] значения соответствующих индексов жизненного состояния (L_n) подроста варьировали в пределах 35-95 % (рис. 3), что характеризует ценопопуляции в большинстве типов ельников как «ослабленные». В ельниках зеленомошно-лишайниковом

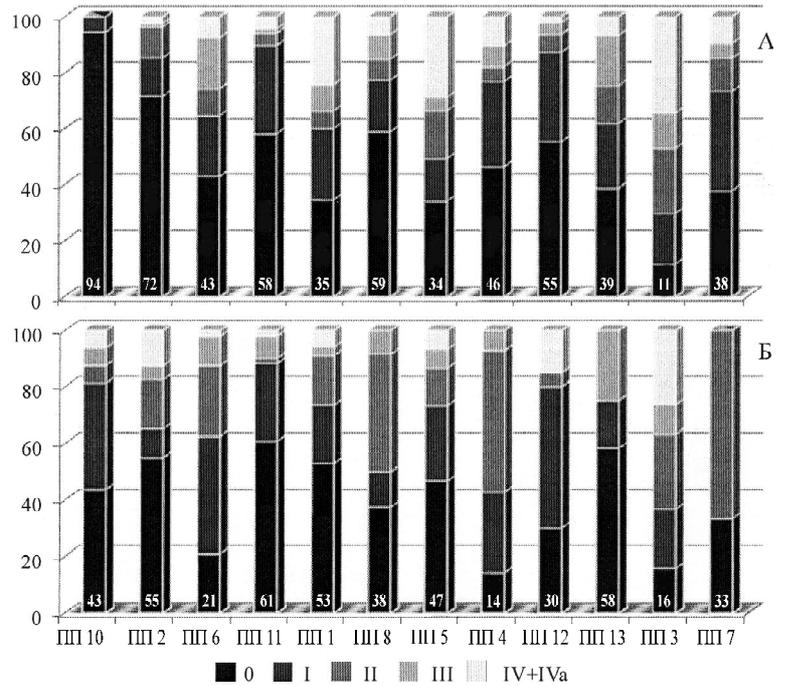


Рис. 1. Распределение деревьев ели (А) и березы (Б) по классам поврежденности (0, I, II, III, IV+IVa) в ельниках. По вертикали указана доля деревьев (%) в их общем количестве.

Условные обозначения. Здесь и далее: ПП 10 – зеленомошно-лишайниковый, ПП 2 – зеленомошный, ПП 6 – разнотравно-зеленомошный, ПП 11 – приручейный, ПП 1 – чернично-сфагновый, ПП 8 – чернично-сфагновый, ПП 5 – зеленомошно-сфагновый, ПП 4 – долгомошно-сфагновый, ПП 12 – долгомошно-сфагновый, ПП 13 – ерниковый, ПП 3 – морошковосфагновый, ПП 7 – сфагновый ельники.

(ПП 10), приручейном (ПП 11) и долгомошно-сфагновом (ПП 4) подрост характеризуется как «здоровый», в разнотравно-зеленомошном (ПП 6) – как «сильно ослабленный».

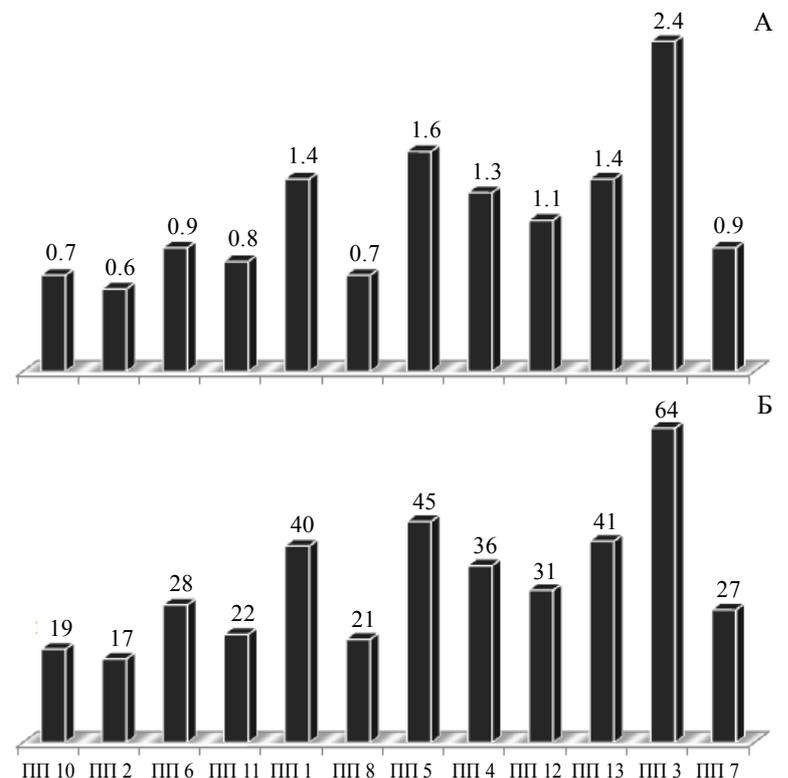


Рис. 2. Индекс поврежденности (А) и поврежденность (%), Б) древостоев ельников.

Таблица 2

Распределение подроста ели (верхняя строка) и березы (нижняя строка) по состоянию в притундровых ельниках, тыс. экз. га⁻¹

Тип леса (номер пробной площади)	Деревья подроста				
	всего	здоровые	сомнительные	усыхающие	сухие
Зеленомошно-лишайниковый (10)	0.51	0.47	0.02	0.02	0
	1.20	1.12	0.03	0.02	0.03
Зеленомошный (2)	3.71	1.15	1.23	1.20	0.13
	1.19	0.47	0.48	0.11	0.13
Разнотравно-зеленомошный (6)	0.87	0.08	0.26	0.12	0.41
	0.04	0.03	0.01	0	0
Приручейный (11)	0.22	0.13	0.05	0.01	0.03
	0.81	0.71	0.07	0.02	0.01
Чернично-сфагновый (1)	1.06	0.33	0.29	0.28	0.16
	1.76	0.84	0.69	0.12	0.11
То же (8)	0.53	0.13	0.21	0.10	0.09
	0.28	0.21	0.06	0	0.01
Зеленомошно-сфагновый (5)	4.47	2.32	0.78	0.54	0.83
	1.41	0.94	0.32	0.12	0.03
Долгомошно-сфагновый (4)	0.87	0.65	0	0.09	0.13
	0.62	0.56	0	0.06	0
То же (12)	0.68	0.35	0.10	0.05	0.18
	0.95	0.75	0.07	0	0.13
Ерниковый (13)	1.10	0.53	0.33	0.13	0.11
	0.14	0.09	0.04	0	0.01
Морошково-сфагновый (3)	4.84	2.49	1.13	0.89	0.33
	2.49	1.83	0.51	0.12	0.03
Сфагновый (7)	2.80	1.00	0.73	0.76	0.31
	0.04	0.02	0.02	0	0

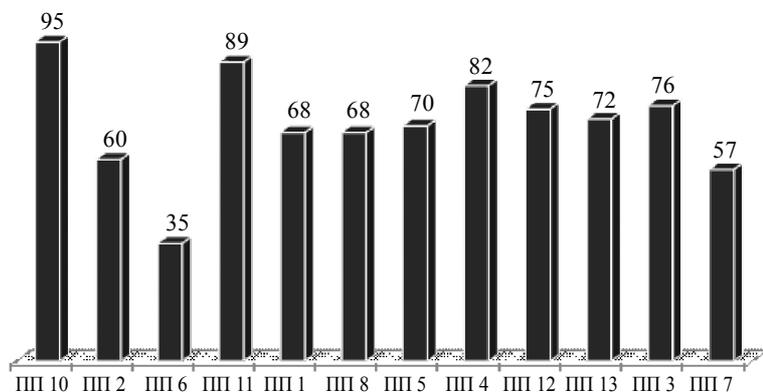


Рис. 3. Индекс жизненного состояния подроста, %.

Таким образом, в старовозрастных ельниках разнотравных и зеленомошных типов, развитых на автоморфных подзолистых почвах, формируются здоровые древостои. Ценопопуляции ельников черничных влажных, долгомошных и сфагновых типов формирующихся на болотно-подзолистых почвах характеризуются как «ослабленные». Согласно индексу относительного жизненного состояния, подрост в большинстве типов ельников характеризуются как «ослабленный».

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев А.С. Мониторинг лесных экосистем. СПб., 1997. 116 с.
 2. Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение, 1989. № 4. С. 51-57.
 3. Атлас Коми АССР. М.: ГУГК, 1964. 112 с.

4. Елизаров Ф.П., Семенов Б.А., Чертовской В.Г. Естественное возобновление древесных пород под пологом некоторых фитоценозов Крайнего Севера // Вопросы лесовосстановления на европейском Севере. Архангельск, 1976. С. 16-23.

5. Забова И.В. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар, 1975. 344 с.

6. Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / Отв. ред. К.С. Бобкова, Э.П. Галенко. СПб.: Наука, 2006. 337 с.

7. Крючков В.В., Сыроид Н.А. Северотаежные биогеоценозы в условиях аэротехногенного воздействия // Общие проблемы биогеоценологии. М.: Изд-во АН СССР, 1986. С. 13-15.

8. Лесотаксационный справочник для северо-востока европейской части СССР (нормативные материалы для Архангельской, Вологодской областей и Коми АССР) / Сост. Г.С. Войнов. Архангельск, 1986. 558 с.

9. Лукина Н.В., Никонов В.В. Состояние еловых биогеоценозов Севера в условиях техногенного загрязнения. Апатиты, 1993. 134 с.

10. Норин Б.Н. К познанию семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре // Растительность крайнего Севера СССР и ее освоение. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 154-244.

11. ОСТ 56-69-83. Пробные площади лесоустроительные. Метод закладки. М., 1983. 60 с.

12. Санитарные правила в лесах Российской Федерации. М., 2006. 20 с.

13. (Семенов Б.А.) Притундровые леса европейской части России (природа и ведение хозяйства) / Б.А. Семенов, В.Ф. Цветков, Г.А. Чибисов и др. Архангельск, 1998. 332 с.

14. Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.

15. Цветков В.Ф. Лесовозобновление: природа, закономерности, оценка, прогноз. Архангельск, 2008. 212 с.

16. Цветков В.Ф., Цветков И.В. Леса в условиях аэротехногенного загрязнения. Архангельск, 2004. 354 с.

17. Цветков П.А., Киришева Д.А. Влияние рекреации на естественное возобновление сосны обыкновенной // Хвойные бореальной зоны, 2004. Вып. 2. С. 61-65.

18. Черненко Т.В. Фитоценологические исследования ельников кустарничково-зеленомошных в окрестностях Мончегорского металлургического комбината // Лесоведение, 1995. № 1. С. 57-65.

19. (Чертовской В.Г.) Предтундровые леса / В.Г. Чертовской, Б.А. Семенов, В.Ф. Цветков и др. М., 1987. 168 с.

20. Юдин Ю.П. Темнохвойные леса // Производительные силы Коми АССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 3, ч. 1. С. 42-125.

21. Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forest. Hamburg-Prague, 1994. 177 p. ❖

РОЛЬ ПРОЛИФЕРАТИВНОЙ АКТИВНОСТИ КЛЕТОК В МЕХАНИЗМЕ ОПУХОЛЕОБРАЗОВАНИЯ

Группа гистологов отдела радиоэкологии на протяжении всего периода исследований проводит гистоморфологическое изучение органов и тканей (кровеносной, эндокринной систем, печени и органов размножения) на разных этапах онтогенеза мышевидных грызунов, обитающих на территориях с повышенной радиоактивностью. Исследование гистогенетических и гормональных механизмов адаптивных и деструктивных реакций различных органов в ответ на воздействие неблагоприятных факторов среды – одна из основных задач наших исследований. Экспериментальные подходы (воздействие различных дополнительных к облучению стрессорирующих факторов в дозах, не вызывающих выраженных повреждающих эффектов) и использованные гистологические методы исследования позволяют зафиксировать не только типы структурных преобразований, но и процессы, протекающие в различные сроки после облучения. В основу нашей работы положены морфологические, морфометрические и цитогенетические методы. Именно они с достаточной степенью надежности позволяют зарегистрировать вектор перестроек в тканевых системах под действием продолжительных по времени повреждающих факторов невысокой степени интенсивности. Накопленные многолетние данные свидетельствуют о том, что даже малые дозы ионизирующего излучения в хроническом режиме воздействия вызывают модификации базисных гистогенетических процессов – пролиферации и дифференцировки клеток различных тканей. Это приводит к формированию отклонений в нормальном строении различных органов, изменению их клеточного состава, что в свою очередь вызывает нарушение адаптивных функций. Есть основание полагать, что длительное ионизирующее излучение в малых дозах изменяет реактивность тканей и повышает риск онкологических заболеваний. На данном этапе исследований нам представляется важным оценить роль процессов пролиферации в механизме опухолеобразования – этому и посвящен обзор имеющихся в литературе данных.

Многие авторы обращают внимание на зависимость развития спонтан-

ных и индуцированных опухолей от пролиферативного статуса ткани и интенсивности клеточного размножения [3, 5, 12, 16]. У человека более 80-90 % опухолей возникает в органах и тканях с обновляющимся клеточным составом и высоким уровнем пролиферации. Это органы кроветворной системы, покровные эпителии кожи, желудочно-кишечного тракта, трахеобронхиальной и урогенитальной систем. В органах с низким числом пролиферирующих клеток развитию опухолей способствуют предшествующие гиперплазии ткани при регенераторных и воспалительных процессах. К последней группе можно отнести печень, мочевого пузыря, щитовидную (время обновления тироцитов щитовидной железы составляет от 140 до 250 суток [4], продолжительность клеточного цикла – 24 часа [2]) и поджелудочную железы. На эти ткани приходятся остальные 10-20 % опухолей.

Есть мнение, что в медленно обновляющихся тканях (к которым относятся и паренхима эндокринных желез) развивающиеся нарушения генома клеток сохраняются значительно дольше, чем в быстро обновляющихся клеточных системах [9]. До сих пор не совсем ясно, каким образом пролиферация включается в механизм рака. Анализируя этот вопрос, И.В. Урываева [10] полагает, что роль пролиферативного цикла в акте инициации все же не всегда ясна, хотя эмпирически твердо установлена зависимость эффективности канцерогенеза от размножения клеток, во всяком случае, для митотически стабильных и медленно обновляющихся тканей. Одна из точек зрения заключается в том, что митотическое деление и особенно репликация ДНК необходимы для фиксации индуцированных канцерогеном локальных повреждений ДНК до того, как репаративные механизмы устранят эти повреждения [10]. Иное решение этого вопроса дается сторонниками тканевой теории рака [11]. Если кратко сформулировать принцип тканевой теории, то он состоит в нарушении механизма тканевого контроля пролиферации как надклеточной



О. Ермакова

системы, в результате из-под контроля выходят клоногенные клетки, обладающие активизированными онкогенами. Выявить причину нарушения тканевой системы регуляции можно исходя из представления о природе и механизме устойчивости гомеостатических систем в тех условиях и факторах, при которых про-

исходит их нарушение.

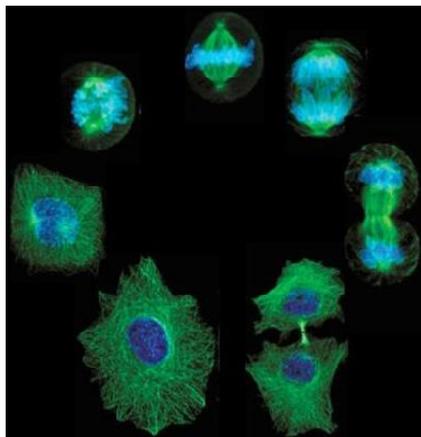
Пролиферация, дифференциация и запрограммированная смерть (апоптоз) клеток здоровых тканей в значительной мере регулируются внешними действующими через рецепторы сигналами, которые активируют внутриклеточные пути сигнальной трансдукции. Раковые клетки приобретают генетические мутации, нарушающие регуляцию этих путей, и в результате бесконтрольно пролиферируют и не отвечают на сигналы, которые в норме активируют апоптоз. Такое нарушение регуляции происходит вследствие сверхактивности множества сигнальных путей, например, рецепторов эпидермального фактора роста (EGFR) [13, 15]. Таким образом, процесс пролиферации клеток жестко регулируется как самой клеткой (регуляция клеточного цикла, прекращение или замедление синтеза аутокринных ростовых факторов и их рецепторов), так и ее микроокружением (отсутствие стимулирующих контактов с соседними клетками и матриксом, прекращение секреции и/или синтеза паракринных ростовых факторов). Нарушение регуляции пролиферации приводит к неограниченному делению клетки, что в свою очередь инициирует развитие онкологического процесса в организме [14, 17].

Основную функцию, связанную с инициацией пролиферации, берет на себя плазматическая мембрана клетки. Именно на ее поверхности происходят события, которые связаны с переходом покоящихся клеток в активированное состояние, предшествующее делению. Плазматическая мембрана клеток за счет располагающихся в ней молекул-рецепторов воспринимает различные внеклеточные митогенные сигналы и обеспечивает транспорт в клетку необходимых веществ,

принимая участие в инициации пролиферативного ответа [17]. Митогенными сигналами могут служить контакты между клетками, между клеткой и матриксом, а также взаимодействие клеток с различными соединениями, стимулирующими их вступление в клеточный цикл, которые получили название факторов роста. Клетка, получившая митогенный сигнал на пролиферацию, запускает процесс деления (см. рисунок).

Повреждение и нарушение ткани независимо от природы канцерогена вызывает повышенную гибель клеток и, как ответное действие, защитную реакцию в виде компенсаторной пролиферации. Механизм неспецифической пролиферации в качестве компенсации повышенной гибели клеток позволяет объединить, унифицировать действие различных канцерогенов с точки зрения единого тканевого ответа как вторичной реакции на патогенное воздействие, при этом гибель клеток выступает в качестве стимулятора повышенной длительной пролиферации. Таким образом, стимулировать пролиферацию можно либо путем митогенного воздействия, по типу физиологических регуляторов митотической активности (с этим связаны различные функциональные нагрузки в организме, действие факторов роста, гормональные дисбалансы), либо путем увеличения смертности клеток и ответной реакции компенсации [17].

Назначение регуляторных механизмов клеточного цикла состоит не в регуляции прохождения клеточного цикла как такового, а в том, чтобы обеспечить, в конечном счете, безошибочность распределения наследственного материала в процессе репродукции клеток. В основе регуляции размножения клеток лежит смена состояний активной пролиферации и пролиферативного покоя. Регулятор-



Процесс деления клетки.

ные факторы, контролирующие размножение клеток, можно условно разделить на две группы: внеклеточные (или экзогенные) и внутриклеточные (эндогенные). Экзогенные факторы находятся в микроокружении клетки и взаимодействуют с ее поверхностью. Факторы, которые синтезируются самой клеткой и действуют внутри нее, относятся к эндогенным. Такое подразделение весьма условно, поскольку некоторые факторы, будучи эндогенными по отношению к продуцирующей их клетке, могут выходить из нее и действовать как экзогенные регуляторы на другие клетки. Если регуляторные факторы взаимодействуют с теми же клетками, которые их продуцируют, то такой тип контроля называется аутокринным. При паракринном контроле синтез регуляторов осуществляется другими клетками.

Неспецифическая защитная реакция ткани, компенсаторная пролиферация, подобна неспецифической физиологической защитной реакции организма – стрессу, открытому Г. Селье [8]. Биологический смысл неспецифической защитной реакции ткани заключается в стереотипном ответе на различные внешние патогенные факторы. По своему механизму и проявлению стресс на физиологическом уровне организма отличается от тканевой пролиферативной защитной реакции, но биологический смысл у них один и тот же. Нарушение механизма гомеостаза также имеет общую основу – превышение предела нагрузки, на которую они рассчитаны, приводит к нарушению саморегуляции, т.е. отрицательной обратной связи. При сильном физиологическом стрессе это заканчивается гибелью организма, а нарушение тканевого гомеостаза приводит к опухолеобразованию. Особенностью тканевого гомеостаза является высокая способность выдерживать большие нагрузки, но тканевой гомеостаз боится длительных по времени повышенных нагрузок. При повышенных нагрузках система тканевого гомеостаза долго может сохранять стабильность, но необратимые изменения в структуре ткани постепенно накапливаются до момента выхода из строя отрицательной обратной связи.

Из неспецифического характера защитной реакции ткани становится ясно, почему столь различные по природе канцерогены способны вызывать одну и ту же компенсаторную реакцию, приводящую, в конечном счете, при нарушении гомеостаза к неконтролируемой пролиферации. Следовательно,

но, компенсаторная пролиферация, как ответная реакция на канцерогенное воздействие, выступает в роли механизма, который осуществляет нивелировку, унификацию канцерогенных факторов [7, 12]. С клинической точки зрения возникает вопрос о конкретизации канцерогенного фактора, вызывающего повышенную хроническую пролиферацию. Одним из таких факторов является длительная функциональная нагрузка на ткань. Канцерогенность таких воздействий определяется зависимостью между функцией органа и количеством функционально полноценных клеток. Длительные нагрузки, превышающие функциональные возможности ткани, стимулируют избыточную пролиферацию. На этой зависимости основано канцерогенное действие различных гормональных дисбалансов в организме, вызывающих рак. Очевидно, что понятие канцерогенного фактора включает кроме физического воплощения, например, в виде вещества, излучения, механического воздействия, вируса и т.д., еще один компонент, который экспериментально легко обнаружить: это длительность, частота и сила воздействия. Этот компонент характеристики канцерогенного воздействия определяет динамику воздействия и соответственно режим пролиферации.

Многие онкологи обращают внимание на характерный признак предраковых состояний – ускоренную длительную пролиферацию, которая предшествует опухолеобразованию. Причины ускоренной длительной пролиферации известны – это либо воздействия, вызывающие повышенную гибель клеток, либо митогенные воздействия, повышенная функциональная нагрузка, стимулирующие пролиферацию. Например, у больных дисплазией и раком шейки матки [1] в качестве внешних патогенных факторов отмечается патогенное воздействие спирохет, гонококков, трихомонад, микоплазм, хламидий, цитомегаловирусов, которые вызывают хронические воспалительные процессы. Для гормональнозависимых опухолей прослеживается роль эндокринно-обменных нарушений, обуславливающих возникновение гиперпластических изменений, а в дальнейшем неопластической трансформации [12]. Клинический аспект проблемы состоит в возможности профилактики гормонозависимых опухолей путем нормализации нарушенных функций и компенсации метаболических нарушений (лечение ожирения, компенсация гиперлипидемии и гипергликемии).

Проблема тканевой регуляции пролиферации. Вопрос о регуляции размножения клеток в механизме канцерогенеза занимает центральное место. Это обусловлено тем, что пролиферация является важнейшим процессом, обеспечивающим воспроизводство тканей и органов, а ее нарушение приводит ко многим патологиям, одной из которых является рак. Обычно акцент делается при выяснении причин канцерогенеза на повреждении онкогенов, однако регуляция размножения и дифференцировки клеток осуществляется на тканевом уровне механизмом гомеостаза. Управление клеточным размножением осуществляется стимуляторами митоза (ФР) и ингибиторами (кейлонами) пролиферации [6]. Различные ткани характеризуются неодинаковым уровнем пролиферативных процессов, что проявляется в изменении интенсивности размножения клеток в онтогенезе и при репаративной регенерации. Проллиферативный ответ на действие стимуляторов репродукции клеток, например, гормонов, также варьирует в разных тканях. Обнаружены различия в параметрах митотического цикла клеток в быстро и медленно обновляющихся тканях. Количественные соотношения между популяциями пролиферирующих и покоящихся клеток также оказались неодинаковыми. Ткани отличаются по параметрам суточных ритмов пролиферативных процессов. Это свидетельствует о присутствии в тканях механизмов регуляции размножения клеток, которые обладают тканеспецифичностью.

Жизнь организма, функционирование различных систем, органов, клеток – все многообразие реакций сопровождается заменой старых структур новыми, их обновлением или регенерацией. Регенерацию следует рассматривать в качестве основы компенсаторно-приспособительных процессов, обеспечивающих сохранение гомеостаза. Все многообразие уровней развертывания регенерации у млекопитающих может быть представлено в следующем виде [8]: 1) молекулярная регенерация; 2) внутриорганодная регенерация; 3) органодная регенерация (увеличение числа органодов и гиперплазия ядерного аппарата); 4) клеточная регенерация (деление клеток). Какова доля внутриклеточных и клеточных регенераторных процессов? Например, в кишечном эпителии, кроветворных органах и других тканях физиологическая и репаративная регенерация обеспечивается

за счет клеточного размножения. В миокарде и некоторых отделах нервной системы гибель одних клеток восполняется за счет наращивания числа ультраструктур в сохранившихся клетках (гиперплазия), т.е. органодного типа внутриклеточной регенерации. Можно выделить три основные группы тканевых структур организма в зависимости от особенностей регенераторной реакции. В первую входят органы и ткани, в которых регенераторная реакция выражается в форме новообразования клеток (эпителий кожи, тонкой кишки, костный мозг, костная ткань, лимфатическая система и др.). Ко второй группе, занимающей промежуточное положение, относят органы, в которых физиологические и особенно репаративные регенераторные процессы развертываются как в форме клеточной, так и внутриклеточной регенерации (печень, легкие, почки, надпочечники, щитовидная железа и др.). В третью группу включают органы, в которых доминирует внутриклеточная регенерация (миокард, центральная нервная система). Для третьей группы злокачественные новообразования нехарактерны. Принципиальное значение имеет скорость регенераторных процессов и длительность процесса. Регенераторные процессы сопровождаются омоложением клеток. Смысл понятия «дедифференцировка» передают такие выражения, как видимое упрощение или утрата структур, омоложение, приобретение клетками эмбриональных признаков, утрата клетками ряда морфологических признаков, утрата ряда признаков специализации. Согласно точке зрения Д.С. Саркисова [7], дедифференцировку можно объяснить тем, что происходит блокировка созревания клеток, а не возврат зрелых клеток к эмбриональному состоянию. Анализируя этот вопрос, Д.С. Саркисов [7] пишет, что возможность дедифференцировки зрелых клеток становится весьма сомнительной, а возникновение структурно-функциональных аномалий различных клеточных элементов должно рассматриваться как результат тех или иных отклонений по пути к их окончательной дифференцировке.

Для поддержания и сохранения гомеостаза организма необходимы жесткие системы регуляции процессов, протекающих не только в целом организме, но также и процессов, протекающих на клеточном и молекулярном уровнях. Так, во избежание формирования злокачественных новообразований в каждой делящейся клет-

ке организма вырабатываются механизмы, контролирующие ее деление. Причем этот контроль осуществляется как внеклеточными, так и внутриклеточными факторами. В процессе старения организма не только снижается пролиферативная активность клеток, но также нарушаются процессы, регулирующие эту активность. Именно поэтому с возрастом повышается риск возникновения онкологических заболеваний. В связи с этим необходимо детальное изучение механизмов регуляции пролиферации и регенерации, чтобы предотвратить или предупредить последствия бесконтрольных процессов, протекающих в клетке и организме в целом.

Все вышеуказанные процессы на клеточном и тканевом уровнях крайне важны для понимания природы эффектов, вызванных длительным облучением низкой интенсивности, так как поясняют механизмы радиационного мутагенеза, канцерогенеза и старения – основных отдаленных последствий действия ионизирующих излучений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бохман Я.В. Руководство по онкогинекологии. Л.: Медицина, 1989. 464 с.
2. Гибадулин Р.А., Романов Ю.А. Щитовидная железа // Клеточное обновление / Под ред. Л.Д. Лиознера. М.: Медицина, 1966. С. 207-219.
3. Долл Р., Пито Р. Причины рака. Киев: Наукова думка, 1984. 254 с.
4. Павлов А.В., Антипанова Е.М. Проллиферативная активность типичных тироцитов и С-клеток в нормальной и регенерирующей щитовидной железе // Арх. анат., 1988. Т. 94, № 1. С. 84-99.
5. Предраковые состояния / Под ред. Р.Л. Картера. М.: Медицина, 1987. 429 с.
6. (Романов Ю.А.) Кейлоны и регуляция деления клеток / Ю.А. Романов, С.А. Кетлинский, А.И. Антохин и др. М.: Медицина, 1984. 206 с.
7. Саркисов Д.С. Очерки по структурным основам гомеостаза. М.: Медицина, 1977. 348 с.
8. Селье Г. Стресс без дистресса. М.: Прогресс, 1982. 127 с.
9. Степанов Р.П., Кирик О.В., Комаревцев В.Н. Анализ эффектов повреждения, индуцированных в тканях почки воздействием относительно малых доз ионизирующих излучений // Актуальные вопросы военно-полевой терапии: Матер. всероссийской науч.-практ. конф. «Медицинские последствия экспериментальных воздействий на организм». СПб., 2000. С. 296-297.

10. *Урывава И.В.* Клеточная репродукция и процессы дифференциации. Л.: Наука, 1990. С. 94-110.

11. *Черезов А.Е.* Общая теория рака: тканевый подход. М.: Изд-во МГУ, 1997. 252 с.

12. Щитовидная железа: фундаментальные аспекты / Ред. А.И. Кубарко, С. Ямасита. Минск-Нагасаки, 1998. 398 с.

13. *Ashwell S., Zabludoff S.* DNA damage detection and repair pathways – recent advances with inhibitors of checkpoint kinases in cancer therapy // *Clin. Cancer Res.*, 2008. Vol. 14. P. 4032

14. *Eckerdt F, Yuan J, Strebhardt K.* Polo-like kinases and oncogenesis // *J. Oncogene*, 2005. № 24 (2). P. 267-276.

15. *Hicklin D.J., Ellis L.M.* Role of the vascular endothelial growth factor path-

way in tumor growth and angiogenesis // *J. Clin. Oncol.*, 2005. Vol. 23, № 5. P. 1011-1027.

16. *Jeney A., Lapis K.* // Regulation and control of cell proliferation / Eds. K. Lapis, A. Jeney. Budapest: Akad. Kiado, 1984. P. 306-316.

17. *Nurse P.* Life, logic and information // *J. Nature*, 2008. № 454. P. 424-426. ❖

РОЛЬ ХОЛЕСТЕРИНА В СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ МЕМБРАН ЭРИТРОЦИТОВ

Одними из наиболее важных регуляторов липидной организации биологических мембран являются стеринны. Клетки млекопитающих содержат один основной стерол – холестерин (ХС), который абсолютно необходим для жизнеспособности клеток [5, 14, 20, 51]. Помимо структурной роли в мембранах, ХС является предшественником активной формы витамина D, а также стероидных гормонов и желчных кислот. Для поддержания уровня мембранного ХС в достаточно узких пределах существуют сложные механизмы [36]. Синтез и поступление ХС строго контролируются при помощи системы обратных связей, включающие транскрипционные, трансляционные и посттрансляционные механизмы. Наличие ХС в пищевых продуктах для млекопитающих не обязательно, так как его биосинтез может постоянно реализовываться из простых предшественников (ацетата) в эндоплазматический сети (ЭПС) и пероксисомах всех клеток за исключением зрелых эритроцитов. В последние ХС пассивно поступает из липопротеинов плазмы, причем в мембраны эритроцитов включается только свободный ХС, не связанный с жирными кислотами [10]. Параллельно существует и обратный транспорт ХС из эритроцитов в плазму крови. Поскольку между эритроцитами и плазменными липопротеинами осуществляется обмен липидами, изменения в составе липидов эритроцитов могут происходить в ответ на изменение содержания ХС в липопротеинах [23, 27].

По химической структуре ХС относится к группе стероидов (соединений, имеющих в своей структуре ядро, образованное гидрированным фенантроном и циклопентаном) и является ненасыщенным спиртом. Кольцевая структура ХС отличается значительной жесткостью, тогда как боковая цепь – относительно подвижна. Наличие у ХС в третьем положении гидроксильной группы обуславливает ряд физико-химических свойств этого соединения и позволяет относить его к группе полярных липидов. Гидроксильная группа в молекуле холестерина очень важна, поскольку она придает гидрофобному соединению амфифильные свойства и ориентирует молекулу в мембранах. Она также способствует образованию водородных связей с водой



О. Шевченко

и, возможно, с другими компонентами мембран, позволяет ХС образовывать эфиры с жирными кислотами [5, 10]. ХС, как и некоторые фосфолипиды (ФЛ), относится к небислойным липидам, которые характеризуются ненулевой спонтанной кривизной (определяемой как геометрическая кривизна однокомпонентного монослоя в невозмущенном состоянии). Стабильность бислойной упаковки небислойных липидов обусловлена аддитивностью их спонтанной

кривизны, причем эффект особенно выражен, когда в качестве агента с отрицательной спонтанной кривизной выступает ХС. Примечательно, что наличие небислойных компонентов (лизолипидов и ХС) в липидном бислое может приводить к изменению топологии мембранной системы – спонтанному появлению стабильных долгоживущих пор [9]. При этом молекулы ХС накапливаются в устье поры, тогда как молекулы лизолипида обеспечивают гладкую сшивку кромки поры с плоской частью биомембраны.

На настоящий момент полностью не решен вопрос о том, как ХС укладывается в липидном бислое и за счет каких сил происходит его взаимодействие с молекулой ФЛ. Принято считать [5, 10, 14], что молекулы ХС располагаются в бислое перпендикулярно его поверхности, встраиваясь между фосфолипидными молекулами в мембрану так, что их гидроксильная группа находится вблизи сложноэфирных карбонильных групп соседних с ним ФЛ, а кольцевое ядро – рядом с примыкающей к нему частью жирнокислотной цепи (рис. 1). При этом межмолекулярные взаимодействия между ФЛ и ХС значительно сильнее таковых в чистых ФЛ и стеринах, в результате чего ХС (при высокой концентрации) способен полностью устранять кооперативные взаимодействия между липидными углеводородными цепями. Полагают, что ХС проявляет определенное сродство к отдельным ФЛ [5, 20], тогда как короткоцепочечные ФЛ не взаимодействуют с ХС.

Известно, что биологические мембраны (и, в частности, эритроцитарные) асимметричны, кроме того, многочисленный экспериментальный материал позволяет сделать вывод о существовании планарной гетерогенности, т.е. неравномерном распределении

Шевченко Оксана Георгиевна – к.б.н., н.с. лаборатории радиэкологии животных. E-mail: shevchenko@ib.komisc.ru. Область научных интересов: *биохимия липидов, радиэкология.*

ФЛ в плоскости мембраны [14]. Следует признать, что в настоящее время не существует единой общепризнанной модели латерального строения биологической мембраны и, соответственно, по-разному оценивается место и роль в ней ХС (рис. 2). Концепция рафтов или гликофинголипид-холестерольных доменов (участки мембраны, обогащенные сфингомиелином, ХС и белками) впервые была представлена в 1997 г. и стала чрезвычайно популярной в последнее десятилетие [45]. Эта концепция предполагает, что липиды способны формировать домены, где происходит взаимодействие как между молекулами липидов, так и между липидами и мембранными белками, которые участвуют в транспорте белков и липидов, а также в ряде сигнальных каскадов. Рафты формируют жидкостно-упорядоченную фазу (L_o) на поверхности мембранного бислоя, окруженную жидко-неупорядоченной фазой (L_d) из ненасыщенных глицероФЛ. Согласно этой модели [20, 29, 42], взаимодействие ХС именно со сфинголипидами облегчается тем, что последние содержат остатки преимущественно насыщенных жирных кислот (ЖК), которые могут связываться со стерольным кольцом ХС. Кроме того, возможно образование водородных связей между гидроксильной группой ХС и керамидом сфинголипидов. С другой стороны, в последние годы были опубликованы результаты экспериментов, выполненных на модельных мембранах, которые дают основание полагать, что между насыщенными липидами и ХС специфических взаимодействий не существует [34].

Не все исследователи принимают рафтовую концепцию строения мембраны. Так, суперрешетчатая модель (superlattice or regular distribution model) предполагает, что как ФЛ, так и ХС распределены в мембране регулярно (рис. 2), хотя при этом в мембране существуют участки с различной степенью упорядоченности [47]. По мнению авторов, строение эритроцитарной мембраны млекопитающих хорошо вписывается в предлагаемую модель. Так, расчеты, выполненные на ее основании, показывают, что наружный слой эритроцитарной мембраны человека должен состоять из 88.9 % холинсодержащих ФЛ и 11.1 % фосфатидилэтаноламина (ФЭ), внутренний – из 22.2 % холинсодержащих ФЛ, 44.4 % ФЭ и 33.3 % анионных ФЛ, что действительно соответствует фактическим данным. Согласно этой модели, молекулы ХС, имеющие очень маленькую полярную группу, расположенную ниже головок фосфолипидов в фосфолипидном бислое (и, по мнению авторов, не способную по этой причине к взаимодействию с ними), находятся во внешнем слое мембраны комплементарно молекулам ФЭ внутреннего слоя. Авторы полагают [47], что если рафты действительно существуют, то вероятно, что они также имеют суперрешетчатый тип латеральной организации.

Наконец, выдвинута гипотеза [49] о существовании в мембране доменов, альтернативных рафтам, состоящих из специфических белков и ФЛ, богатых полиненасыщенными жирными кислотами, и свободных от ХС и сфингомиелина.

Наиболее важная функция ХС – его способность модулировать физико-химические свойства клеточных мембран [14, 19, 32, 51]. Давно известно, что

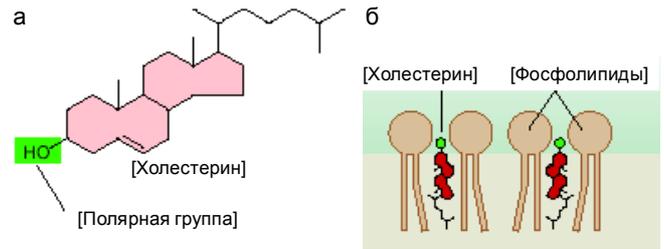


Рис. 1. Структура холестерина (а) и предполагаемое размещение в мембране (б) [36].

ХС влияет на фазовый переход бислоев ФЛ. При температуре фазового перехода ФЛ переходят из кристаллического геля в жидкокристаллическое состояние, что сопровождается возрастанием беспорядка и подвижности ЖК цепей ФЛ. В присутствии ХС фазовый переход ФЛ теряет кооперативность, что проявляется в исчезновении острого пика теплового поглощения при регистрации методом дифференциальной сканирующей калориметрии. По сути ХС играет роль своеобразного «наполнителя», снижая силы притяжения между углеводородными цепями липидов. При наличии в мембране ХС ни повышение, ни снижение температуры не грозит упорядоченности и подвижности ЖК цепей. Благодаря ХС истинные температурные фазовые переходы в плазматических мембранах клеток млекопитающих отсутствуют или крайне редки [5, 10]. Полагают, что такая стабильность фазового состояния мембраны образовалась в ходе эволюции.

Холестерин увеличивает степень упорядоченности и снижает подвижность углеводородных цепей мембранных фосфолипидов, способствует их вытягиванию (рис. 3). Высокая степень упорядоченности ФЛ в мембранах приводит к усилению плотности и снижению проницаемости мембран, увеличению их вязкости [19, 32, 37, 46, 51]. Поскольку вытянутая молекула ХС близка по длине к лауриновому и миристиновому остаткам ФЛ, наиболее выраженный конденсирующий эффект ХС наблюдается тогда, когда ФЛ содержат лауриновую ЖК. Экспериментально доказано, что в модельных системах молекула ХС способна ограничивать конформационные возможности цепей ФЛ любого строения, приводя к вытягиванию насыщенных и ненасыщенных цепей, т.е. сжимая соседние молекулы ФЛ своим жестким остовом [12]. По данным, полученным с помощью ЭПР, увеличение концентрации ХС в мембранах эритроцитов вызывает уплотнение липидного бислоя и снижение взаимодействия между собой полярных головок ФЛ, тогда как снижение концентрации ХС вызывает обратный эффект [16]. Многочисленные экспериментальные данные подтверждают зависимость устойчивости мембран

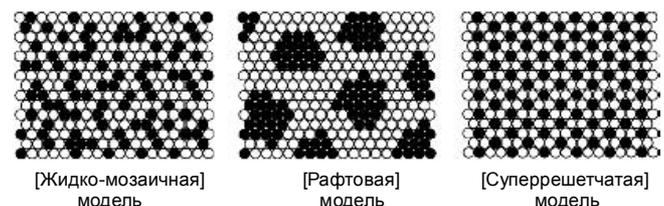


Рис. 2. Альтернативные модели латерального расположения липидов в мембранах [47].

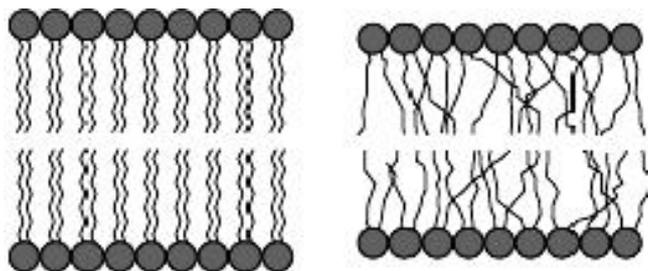


Рис. 3. Схема расположения липидов в мембране: упорядоченная (l_o) и неупорядоченная (l_d) фазы [36].

эритроцитов к воздействию различных повреждающих агентов от содержания в них ХС [11, 14, 15]. Так, достаточное присутствие ХС в мембранах эритроцитов способно в значительной мере ингибировать гемолитическое действие мелиттина [41]. Показано, что содержание ХС в мембранах эритроцитов существенно влияет на эффект инкубации последних с таким индуктором свободно-радикально окисления, как трет-бутилгидропероксид [31]. Искусственное снижение концентрации ХС вызывает дестабилизацию мембран, усиление их повреждений после инкубации с окислителем, что проявляется в уменьшении доли ФЛ, ненасыщенных ЖК, снижении осмотической резистентности и усилении гемолиза эритроцитов. Устойчивость эритроцитов к действию неполярного детергента тритонХ-100 также прямо пропорциональна упорядоченности ацильных цепей ФЛ и суммарному содержанию в мембранах сфингомиелина и ХС [43].

Как известно, в результате встраивания холестерина в мембраны эритроцитов увеличиваются их размеры и изменяется форма: происходит превращение двояковогнутых дисков в сфероциты, акантоциты и эхиноциты [7, 11, 30]. Показано [50], что при ряде заболеваний (в частности, алкогольном циррозе и абеталипопротеинемии) изменение формы эритроцитов может быть обусловлено связыванием ХС с белком полосы 3 и ингибированием анионного транспорта.

Избыточное накопление ХС сопряжено с изменением физико-химических свойств эритроцитарной мембраны: повышением ее микровязкости, ухудшением деформируемости клеток, способности к прохождению в микроциркуляторном русле. Ригидные, перегруженные холестерином эритроциты не могут пройти через красную пульпу селезенки и уничтожаются клетками ретикулоэндотелиальной системы. Показано, что увеличение соотношения ХС/ФЛ в эритроцитах генетически дефектных линий мышей (SR-BI-deficient), снижение деформируемости эритроцитов, ухудшение реологических свойств вызывает сокращение продолжительности циркуляции эритроцитов, анемию и ретикулоцитоз [30]. Повышенное содержание ХС в мембранах эритроцитов алкоголиков обуславливает появление в кровотоке аномальных форм эритроцитов, подверженных гемолизу [7]. Снижение гемолитической стойкости при избыточном содержании ХС в мембранах наблюдали у людей, страдающих ишемической болезнью сердца, а также у кроликов вследствие развития алиментарной гиперхолестеринемии [13].

С другой стороны, уменьшение концентрации данного липида в эритроцитарной мембране снижает осмотическую резистентность клеток, способствует увеличению чувствительности к детергентам и гемолитическим агентам [3, 31, 38]. Таким образом, предрасположенность к гемолизу может быть обусловлена как недостаточным, так и избыточным содержанием ХС в мембранах.

Полагают, что модификация содержания ХС в эритроцитарных мембранах (как в большую, так и меньшую сторону) приводит к развитию окислительного стресса, ингибированию аминоксидолипид-трансферазы (АФЛТ), экстернализации фосфатидилсерина на внешнюю поверхность мембраны и, как следствие, распознаванию и уничтожению эритроцитов макрофагами [39]. Возможно, что в регуляции активности АФЛТ играет роль активация каспазы 3, индуцированная развитием окислительного стресса либо изменением уровня ХС [28, 31].

Таким образом, обширный теоретический и экспериментальный материал позволяет с уверенностью говорить о ведущей роли ХС в поддержании целостности и упорядоченности липидной фазы мембран эритроцитов, осуществлению ими своих функций. Однако полного понимания молекулярных механизмов влияния ХС на свойства биомембран не достигнуто [12, 20, 29, 36].

ЛИТЕРАТУРА

1. Алешина Н.Т., Буракова Е.Б., Терехова С.Ф. Сравнительное изучение изменений концентрации свободного холестерина и антиокислительной активности липидов животных тканей // *Вопр. мед. хим.*, 1976. Т. 22, вып. 3. С. 329-334.
2. Анисеева С.П. Влияние модификации мембраны эритроцита на скорость высвобождения O_2 // *Вопр. мед. хим.*, 1990. Т. 36, вып. 3. С. 59-60.
3. Апуховская Л.И., Ивашкевич С.П., Вендт В.П. Влияние стерина на свойства мембран эритроцитов при экспериментальном рахите // *Вопр. мед. хим.*, 1979. Т. 24, вып. 5. С. 548-554.
4. Влияние холестерина на перекисное окисление липидов мембран липосом / Г.И. Клебанов, Ю.О. Теселкин, К. Груне и др. // *Биологические мембраны*, 1988. Т. 5. № 10. С. 1072-1079.
5. Геннис Р. Биомембраны: молекулярная структура и функции. М.: Мир, 1997. 622 с.
6. Душкин М.И. Биологическая роль окисленных производных холестерина в клетках млекопитающих // *Усп. совр. биол.*, 1991. Т. 111, вып. 6. С. 845-857.
7. Изменения физико-химических свойств биологических мембран при развитии толерантности к этанолу / С.А. Сторожок, Л.Ф. Панченко, Ю.Д. Филиппович и др. // *Вопр. мед. хим.*, 2001. Т. 47, № 2. С. 198-208.
8. Каплан О.В. Липиды эритроцитов и газотранспортная функция крови при острой кровопотере // *Вопр. мед. хим.*, 1995. Т. 41, № 2. С. 23-25.
9. Карпунин Д.В., Акимов С.А., Фролов В.А. Формирование пор в плоских липидных мембранах, содержащих лизолипиды и холестерин // *Биологические мембраны*, 2005. Т. 22, № 5. С. 429-432.
10. Климов А.Н., Никульчева Н.Г. Липиды, липопропротеиды и атеросклероз. СПб., 1995. 298 с.
11. Новицкий В.В., Рязанцева Н.В., Степная Е.А. Физиология и патофизиология эритроцита. Томск, 2004. 202 с.

12. Свойства бислоев ненасыщенных фосфолипидов: влияние холестерина / *А.Л. Рабинович, В.В. Корнилов, Н.К. Балабаев* и др. // Биологические мембраны, 2007. Т. 24, № 6. С. 490-505.
13. Содержание холестерина в эритроцитах человека и кролика при атеросклерозе и экспериментальной гиперхолестеринемии / *Ю.М. Лопухин, Е.А. Бородин, В.И. Сергиенко* и др. // Вопр. мед. хим., 1979. Т. 25, № 4. С. 466-468.
14. Черницкий Е.А., Воробей А.В. Структура и функции эритроцитарных мембран. Минск: Наука и техника, 1981. 216 с.
15. Amount of cholesterol in host membrane affects erythrocyte invasion and replication by *Babesia bovis* / *K. Okubo, N. Yokoyama, N. Takabatake* et al. // Parasitol., 2007. Vol. 134, № 5. P. 625-630.
16. *Cassera M.B., Silber A.M., Gennaro A.M.* Differential effects of cholesterol on acyl chain order in erythrocyte membranes as a function of depth from the surface. An electron paramagnetic resonance (EPR) spin label study // Biophys. Chem., 2002. Vol. 99, № 2. P.117-127.
17. *Chiu D., Lubin B., Shohet S.B.* Peroxidative reactions in red cell biology / Free radicals in biology. N.-Y.: Acad. press, 1982. P. 115-160.
18. Cholesterol affects spectrin-phospholipid interactions in a manner different from changes resulting from alterations in membrane fluidity due to fatty acyl chain composition / *W. Diakowski, E. Ozimek, E. Bielska* et al. // Biochim. Biophys. Acta, 2006. Vol. 1758, № 1. P. 4-12.
19. Cholesterol dynamics in membranes / *P.L. Yeagle, A.D. Albert, K. Boesze-Battaglia* et al. // Biophys. J., 1990. Vol. 57. P. 413-424.
20. Cholesterol interaction with phospholipids in membranes / *H. Ohvo-Rekila, B. Ramstedt, P. Leppimäki* et al. // Progress in lipid research, 2002. Vol. 41. P. 66-97.
21. Cholesterol protects the phospholipid bilayer from oxidative damage / *T. Parasassi, A.M. Giusti, M. Raimondi* et al. // Free Radical Biol. Med., 1995. Vol. 19, № 4. P. 511-516.
22. Could cholesterol bound to haemoglobin be a missing link for the occasional inverse relationship between superoxide dismutase and glutathione peroxidase activities / *M. Nolic, D. Vranic, A. Spiric* et al. // Biochem. Biophys. Res. Com., 2006. Vol. 348. P. 265-270.
23. *Czarneska H., Yokoyama S.* Regulation of cellular cholesterol efflux by lecithin:cholesterol acyltransferase reaction through nonspecific lipid exchange // J. Biol. Chem., 1996. Vol. 271. P. 2023-2028.
24. Decreased membrane fluidity and altered susceptibility to peroxidation and lipid composition in overweight and obese female erythrocytes / *R. Cazzola, M. Rondanelli, S. Russo-Volpe* et al. // J. Lipid Res., 2004. Vol. 45, № 10. P. 1846-1851.
25. Effect of plasma cholesterol on red blood cell oxygen transport / *H. Buchwald, T.J. O'Dea, H.J. Menchaca* et al. // Clin. Exp. Pharmacol. Physiol., 2000. Vol. 27, № 1. P.951-955.
26. Effects of cholesterol on transmembrane water diffusion in human erythrocytes measured using pulsed field gradient NMR / *A.R. Waldeck, M.H. Nourisorkhabi, D.R. Sullivan* et al. // Biophys. Chem., 1995. Vol. 55, № 3. P. 197-208.
27. Efflux of cholesterol and phospholipids derived from the haemoglobin-lipid adduct in human red blood cells into plasma / *M. Nolic, D. Stanic, I. Baricevic* et al. // Clin. Biochem., 2007. Vol. 40, № 5-6. P. 305-309.
28. Fas-, caspase 8-, and caspase 3-dependent signaling regulates the activity of the aminophospholipid translocase and phosphatidylserine externalization in human erythrocytes / *D. Mandal, A. Mazumder, P. Das* et al. // J. Biol. Chem., 2002. Vol. 280. P. 39460-39467.
29. *Filippov A., Oradd G., Lindblom G.* The effect of cholesterol on the lateral diffusion of phospholipids in oriented bilayers // Biophys. J., 2003. V. 84. P. 3079-3086.
30. HDL cholesterol levels are an important factor for determining the lifespan of erythrocytes / *I. Meurs, M. Hoekstra, E.J. Van Wanrooij* et al. // Exp. Hematol., 2005. Vol. 33, № 11. P. 1309-19.
31. Increase in vulnerability to oxidative damage in cholesterol-modified erythrocytes exposed to t-BuOOH / *A. Lopez-Revuelta, J.I. Sanchez-Gallego, A. Hernandez-Hernandez* et al. // Biochim. Biophys. Acta – Mol. Cell Biol. Lipids, 2005. Vol. 1734, № 1. P. 74-85.
32. Influence of cholesterol content on red cell membrane viscoelasticity and fluidity / *A. Chabanel, M. Flamm, K.L. Sung* et al. // Biophys. J., 1983. Vol. 44, № 2. P. 171-176
33. *Lijnen P., Petrov V.* Cholesterol modulation of transmembrane cation transport systems in human erythrocytes // Biochem. Mol. Med., 1995. Vol. 56, № 1. P. 52-62.
34. *Lindblom G., Oradd G., Filippov A.* Lipid lateral diffusion in bilayers with phosphatidylcholine, sphingomyelin and cholesterol. An NMR study of dynamics and lateral phase separation // Chem. Phys. Lipids, 2006. Vol. 141. P. 179-184.
35. *Liu Z.Q., Shan H.Y.* Cholesterol, not polyunsaturated fatty acids, is target molecule in oxidation induced by reactive oxygen species in membrane of human erythrocytes // Cell Biochem. Biophys., 2006. Vol. 45, № 2. P. 185-193.
36. *Maxfield F.R., Tabas I.* Role of cholesterol and lipid organization in disease // Nature, 2005. Vol. 481. P. 612-621.
37. Mechanism of erythrocyte death in human population exposed to arsenic through drinking water / *D. Biswas, M. Banerjee, G. Sen* et al. // Toxicol. Appl. Pharmacol., 2008. Vol. 230. P. 57-66.
38. Membrane cholesterol contents influence the protective effects of quercetin and rutin in erythrocytes damaged by oxidative stress / *A. Lopez-Revuelta, J.I. Sanchez-Gallego, A. Hernandez-Hernandez* et al. // Chem. Biol. Interact., 2006. Vol. 161, № 1. P. 79-91.
39. Membrane cholesterol in the regulation of aminophospholipid asymmetry and phagocytosis in oxidized erythrocytes / *A. Lopez-Revuelta, J.I. Sanchez-Gallego, A.C. Garoa-Montero* et al. // Free Radic. Biol. Med., 2007. Vol. 42, № 7. P. 1106-1118.
40. On the rate of translocation in vitro and kinetics in vivo of the major oxysterols in human circulation: critical importance of the position of the oxygen function / *S. Meaney, K. Bodin, U. Diczfalussy* et al. // J. Lipid Res., 2002. Vol. 43, № 12. P. 2130-2135.
41. *Raghuraman H., Chattopadhyay A.* Cholesterol inhibits the lytic activity of melittin in erythrocytes // Chem. Phys. Lipids, 2005. Vol. 134, № 2. P. 183-189.
42. *Ramstedt B., Slotte J.P.* Membrane properties of sphingomyelins // FEBS Lett., 2002. Vol. 531. P. 33-37.

43. *Rodi P.M., Trucco V.M., Gennaro A.M.* Factor determining detergent resistance of erythrocyte membranes // *Biophys. Chem.*, 2008. Vol. 135. P. 14-18.

44. *Schubert D., Boss K.* Band 3 protein – cholesterol interactions in erythrocyte membranes: Possible role in anion transport and dependency on membrane phospholipids // *FEBS Lett.*, 1982. Vol. 150, № 1. P. 4-8.

45. *Simons K., Ikonen E.* Functional rafts in cell membranes // *Nature*, 1997. Vol. 387. P. 569-572.

46. *Simons K., Waz W.L.C.* Model systems, lipid raft, and cell membranes // *Ann. Rev. Biophys. Biomol. Structure*, 2004. Vol. 33. P. 269-295.

47. The superlattice model of lateral organization of membranes and its implications on membrane lipid homeostasis / *P. Somerharju, J.A. Virtanen, K.H. Cheng*

et al. // *Biochim. Biophys. Acta*, 2009. Vol. 1788. P. 12-23.

48. *Vila A., Korytowski W., Girotti A.W.* Dissemination of peroxidative stress via intermembrane transfer of lipid hydroperoxides: model studies with cholesterol hydroperoxides // *Arch. Biochem. Biophys.*, 2000. Vol. 380, № 1. P. 8-18.

49. *Wassall S.R., Stillwell W.* Polyunsaturated fatty acid-cholesterol interaction: domain formation in membranes // *Biochim. Biophys. Acta*, 2009. Vol. 1788. P. 24-32.

50. *Wong P.* A basis of the acanthocytosis in inherited and acquired disorders // *Med. Hypotheses*, 2004. Vol. 62, № 6. P. 966-969.

51. *Yeagle P.L.* Cholesterol and the cell membrane // *Biochim. Biophys. Acta*, 1985. Vol. 882. P. 267-287. ❖

ИНЕЙ КАК ОБЪЕКТ ГЕОХИМИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА ПРИ ИЗУЧЕНИИ ЗАГРЯЗНЕНИЯ СНЕЖНОГО ПОКРОВА СОЕДИНЕНИЯМИ СЕРЫ

Введение

Со времени появления работы А.И. Воейкова в 1871 г., в которой ученый впервые обратил внимание на снежный покров, играющий важную роль в природных процессах [9], накопилась многочисленная литература. Библиографический список, отражающий основные направления исследований снежного покрова, продолжающихся и в настоящее время, составлен И.Д. Копаневым [15]. В число этих исследований входит изучение химического состава снега. В пионерных работах 1936 г. снежный покров рассматривался как депонирующий субстрат для естественной [8] и техногенной пыли [6]. В качестве самостоятельного объекта геохимического опробования снежный покров впервые был использован при изучении ореолов рассеяния рудных месторождений [14]; он оказался также достаточно информативным при выявлении аэротехногенного загрязнения [12]. Как геохимический фактор в почвообразовательных процессах снежный покров был впервые рассмотрен в работах М.А. Глазковской [10] и И.Н. Степанова [23]. С конца прошлого века геохимическое изучение снежного покрова стало использоваться для индикации техногенного загрязнения [1, 2, 11], а также при оценке трансграничного переноса сульфатов [5] и связанного с ним загрязнения поверхностных вод [3, 18]. Во всех упомянутых работах отмечается одна общая черта: все они описывают изменения качественных и

количественных характеристик химического состава *снеговой воды*. Однако механизм, контролирующий эти изменения, оставался до недавнего времени в тени.

Постановка проблемы

Известно, что в снежном покрове за время его формирования накапливаются не только аэрозольные выпадения, отражающие природный состав атмосферы, но и продукты техногенных эмиссий, которые в составе твердых гидрометеоров (снега, изморози, инея) аккумулируются в снежной толще. Для ледяных кристаллов, как и для всякого твердого тела, характерны наличие активной поверхности и связанная с этим возможность адсорбции молекул газов, химических соединений и аэрозольных частиц, находящихся в атмосфере. Предполагается, что наряду с формированием ледяных кристаллов твердых гидрометеоров (снега, инея, изморози) зимой в приземном слое воздуха возможно образование дисперсных капель сжиженного газа SO₂ как из атмосферы, так и состава техногенных эмиссий. Известно [4], что для диоксида серы температура кипения составляет –10 °С. Следовательно, в зимних условиях процесс морозного конденсирования (сжижения) диоксида серы может быть важным источником его поступления на поверхность снежного покрова. Сжиженные



М. Тентюков

капли диоксида серы¹, адсорбируясь на поверхности ледяных кристаллов твердых гидрометеоров (снега, инея), могут выпадать из атмосферы и накапливаться в снежном покрове.

Физические свойства снежного покрова. Поверхность снежного покрова характеризуется отражательной и излучательной способностью и одновременно оказывает иссушающее влияние на воздух [20]. Поскольку давление насыщенного пара над заснеженной поверхностью меньше, чем в приземном слое воздуха, то формируется направленный поток водяных паров из приземного слоя воздуха по направлению к снежному покрову. При соприкосновении водяных паров со снегом происходит их сублимация с образованием ледяных кристаллов инея на заснеженной поверхности. Для появления кристаллов поверхностного инея необходимо, чтобы температура воздушного потока была выше температуры подстилающей поверхности. В этом случае при контакте кристалла инея с кристаллами снега на заснеженной поверхности между ними образуется прослойка жидкости за счет капиллярной конденсации, т.е. конденсации паров в жидкость при давлении, которое меньше давления насыщенного пара. Появление ледяных кристаллов инея на поверхности снега возможно и при низких температурах при относительной влажности

Тентюков Михаил Пантелеймонович – к.г.н., с.н.с. отдела радиозкологии. Тел. (8212) 43 63 01. Область научных интересов: *геохимия атмосферы, геохимия ландшафтов.*

¹ При отрицательной температуре в облаках почти всегда присутствует хотя бы незначительное количество субохлажденной воды в виде очень мелких капель диаметром 2-20 мкм [17]. Поэтому можно предполагать, что размеры капель сжиженного диоксида серы могут быть того же порядка.

воздуха менее 80 %, так как для ледяных кристаллов эта величина будет соответствовать насыщению [16]. Поэтому условия для образования поверхностного инея возникают чаще, нежели для выпадения снега.

Криогеохимические условия в снежном покрове. Снег представляет собой пористую двухкомпонентную (воздух–вода) среду [16], в которой вода находится одновременно во всех своих фазовых состояниях (твердом – лед, жидком – вода, газообразном – водяной пар). Отмечается, что благодаря постоянно протекающим процессам сублимации поры снега в отличие от других пористых веществ всегда насыщены водяным паром [19]. Его конденсация на ледяных стенках пор приводит к образованию субохлажденной пленочной жидкости, которая в больших порах «выстилает» их поверхность, а в узких – образует капиллярную жидкость.² Возможность образования субохлажденной пленочной жидкости на поверхности ледяных кристаллов теоретически доказано Б.П. Вейнбергом [7], а экспериментально – В.И. Квилвидзе с соавторами [13]. Между тем, известно, что диоксид серы растворяется в воде³ с образованием сернистой кислоты, которая является восстановителем. В присутствии кислорода воздуха сернистая кислота медленно окисляется в серную. Следует ожидать, что в снежном покрове ее взаимодействие с субохлажденной пленочной жидкостью на поверхности ледяных кристаллов будет сопровождаться появлением сульфат-ионов.

Цель работы – выявить динамику концентраций сульфат-иона, связанную с морозным конденсированием диоксида серы на поверхности снега.

Методика

Характеристика объекта исследования. Экспериментальная проверка способа проводилась в два этапа – первый (зимний) с 21 января по 8 февраля, второй (весенний) – с 5 марта по 6 апреля 2007 г. Место снегоотбора – поле, расположенное в 4 км к западу от окраин г. Сыктывкар, в пределах зеленой зоны (рис. 1). К концу первого периода наблюдений средняя высота снежного покрова достигала 49 см. Для поверхностного слоя (54 мм) зна-

чения плотности составили: минимальное – 0.08, максимальное – 0.16 при среднем 0.12 г/см³. В начале второго периода наблюдений высота снега (на 05.03. 2007 г.) была 62 см, к концу наблюдений она понизилась до 32. Плотность верхнего слоя (54 мм) снега: минимальная – 0.11, максимальная – 0.39 и 0.42 (с корки наста) при среднем значении 0.23 г/см³. Для метеорологической характеристики использовались данные по ГМС «Сыктывкар».

Климатические особенности зимы 2006/07 г. в районе исследований. В первой половине января наблюдалась теплая погода, в отдельные дни – с оттепелью. С 15 по 21 января установилась аномально холодная погода. Средняя температура воздуха в этот период составляла –30...–37, что на 15-19 °С ниже нормы. В ночные часы минимальная температура понижалась до –40...–47°С. Среднемесячная температура января оказалась на 1-3 °С ниже нормы. Март был холоднее обычного, апрель – умеренно-теплым. Устойчивый переход среднесуточной температуры воздуха через 0 °С в сторону положительных значений (конец зимы) произошел в конце первой декады апреля, что близко к средним многолетним датам⁴.

Описание устройства. Для отбора верхнего слоя снега было разработано специальное устройство (рис. 2). Оно выполнено в виде угольника, состоящего из большой горизонтальной (1) и малой вертикальной (2) прямоугольных пластин, перпендикулярно скрепленных по большому краю. Жесткость креплений обеспечивают две треугольные пластины (3). На внутренней стороне горизонтальной пластины (1) угольника имеются две направляющие в виде паза (4) для нож-лотка. Нож-лоток пред-



Рис. 1. Местоположение точки снегоотбора (1) по отношению к территории г. Сыктывкар (2) и пос. Вильгорт (3).

ставляет собой прямоугольный ящик без задней стенки с заостренным наружным краем основания, в верхней части на внешней стороне боковых стенок выполнены две направляющие в виде выступов (5). Нож-лоток снабжен ручкой (6), закрепленной на передней стенке. Для получения снежного бруска нож-лоток своими направляющими выступами вставляется в направляющие пазы горизонтальной

пластины. Поступательное движение нож-лотка при вырезании прямоугольного бруска снега ограничивается длиной направляющих и вертикальной пластиной угольника. Последняя обеспечивает фиксацию угольника в снежном покрове и установку горизонтальной пластины параллельно снежной поверхности, не касаясь ее.

Отбор верхнего слоя снега. Вертикальная пластина угольника погружается в снег, пока его горизонтальная пластина не достигнет поверхности снега, не касаясь его. Затем вдоль лицевого края горизонтальной пластины угольника отрывается неглубокий снежный шурф, одна стенка которого совпадает с лицевым краем горизонтальной пластины угольника. После чего в направляющие горизонтальной пластины вставляют нож-лоток (с высотой бортиков 54 мм) и вдвигают его в снежную стенку шурфа (рис. 3). Полученный таким образом снежный

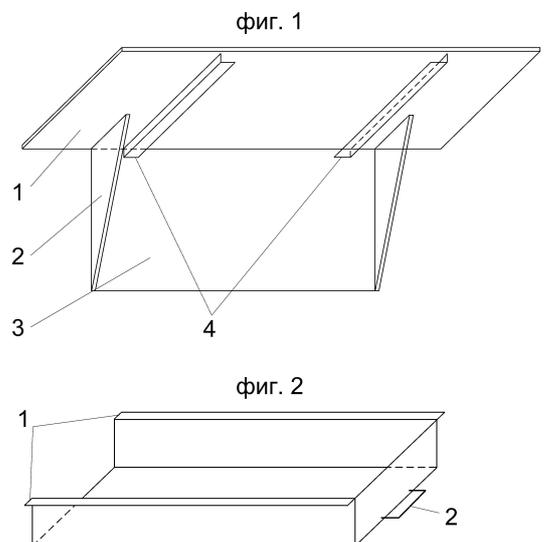


Рис. 2. Устройство для отбора поверхностных проб снега (описание в тексте).

² Наблюдения за процессом замерзания воды в тонких капиллярах показали, что в капиллярах диаметром менее 10 мкм вода может оставаться жидкой до температуры –10 °С. При этом ее свойства совпадают со свойствами обычной воды [22].

³ Известно, что при 20 °С в одном объеме воды растворяется приблизительно 40 объемов газа.

⁴ Государственный доклад «О состоянии окружающей природной среды Республики Коми в 2006 году». Сыктывкар, 2007. 142 с.

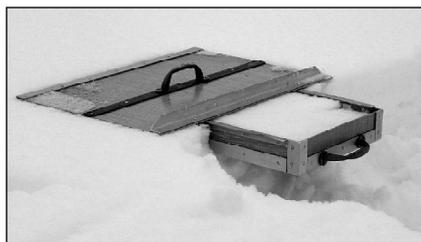


Рис. 3. Пример использования устройства.

брикет помещают в пластиковый пакет. До обработки пробы хранились на холоде, присыпанные снегом. Общее количество проб в зимний период (с 21 января по 8 февраля) составило 96, в весенний (с 5 марта по 6 апреля) – 78. Подготовка проб к анализу заключалась в их взвешивании для расчета средней плотности снега, который затем растапливался при комнатной температуре. Из полученной снеговой воды отбиралось по 100 мл для последующего установления концентрации сульфат-иона.

Сульфат-ион в снеговой воде определялся турбидиметрически в аккредитованной лаборатории «Экоаналит» Института биологии Коми НЦ УрО РАН (аттестат аккредитации № РОСС RU.0001.511257). Чувствительность анализа – 0.4 мг/дм³. Лабораторная погрешность составляет 25 % природной⁵, которая может рассматриваться как удовлетворительная для анализа, который «работает» на пределе чувствительности. Оценка распределения значений в выборках показала, что концентрация сульфат-иона в них аппроксимируется распределением, близким к нормальному. Поэтому за наиболее вероятное значение измеряемой величины принято среднее арифметическое (M), вычисленное из всего ряда измеренных значений (шесть проб) для каждого дня наблюдений. Всего проанализировано 174 пробы (96 и 78 за первый и второй периоды соответственно). Доверительный интервал рассчитан при коэффициенте α = 0.95.

Результаты и их обсуждение

Колебания концентраций сульфатов от пробы к пробе с тенденцией к повышению, характеризующие периоды без выпадения осадков, отмечаются как для зимы (26.01-27.01; 05.02-06.02), так и весны (15.03-19.03; 28.03-30.03). Из-за более длительной бесснежной фазы прирост сульфат-иона для весны оказался выразительнее,

Таблица 1
Метеорологическая характеристика погодных условий в приземной атмосфере и динамика концентраций сульфат-иона в поверхностном слое снега в зимне-весенний период 2007 г.

Дата	Показатель				
	I	II	III	IV	V
с 22 января по 8 февраля					
22.01	-20.0/-13.8	-12.2/-21.6 (9.4)	84/80 (4)	1, 2, 3/0.3	1.38±0.38
23.01	-28.0/-27.5	-19.8/-23.9 (4.1)	83/78 (5)	3, 5/-	1.34±0.35
24.01	-28.0/-33.5	-18.1/-22.6 (4.5)	78/76 (2)	1, 3/0.3	1.28±0.23
25.01	-34.2/-30.5	-21.5/-28.8 (7.3)	77/73 (4)	1/0.0	1.72±0.57
26.01	-33.5/-34.2	-21.8/-28.8 (7.0)	77/76 (1)	3/-	1.13±0.21
27.01	-33.5/-26.7	-15.4/-22.8 (7.4)	75/68 (7)	2/-	1.40±0.34
29.01	-15.2/-20.2	-11.4/-14.2 (2.8)	81/78 (3)	1, 4/2	1.66±0.51
30.01	-16.0/-12.0	-11.5/-13.9 (2.4)	77/69 (8)	1, 4/7.6	1.30±0.40
31.01	-20.5/-17.5	-12.3/-16.3 (4.0)	76/72 (4)	1, 4/0.3	1.09±0.33
01.02	-32.0/-18.5	-12.6/-22.1 (9.5)	84/78 (6)	1/2.9	1.15±0.14
02.02	-27.2/-32.5	-21.4/-26.7 (5.3)	77/73 (4)	1/0.0	0.92±0.31
03.02	-30.5/-31.5	-20.8/-26.6 (5.8)	74/70 (4)	1/0.0	0.68±0.17
05.02	-	-26.0/-30.7 (4.7)	75/71 (4)	1/0.0	0.61±0.14
06.02	-	-16.0/-29.8 (13.8)	71/55 (16)	0/-	0.71±0.19
07.02	-	-13.2/-30.7 (17.5)	77/75 (2)	1, 3/1.0	0.77±0.21
08.02	-	-16.3/-23.9 (7.6)	78/73 (5)	1, 3/1.6	1.12±0.29
с 5 марта по 6 апреля					
05.03	-2.0/-1.9	1.8/-3.8 (5.6)	92/80 (12)	1, 6, 7/2.2	0.78±0.23
09.03	-10.5/-8.0	2.4/-4.2 (6.6)	82/67 (15)	1/0.0	0.96±.18
10.03	-22.0/-19.1	0.7/-14.5 (15.2)	78/54 (24)	2/-	Нет данных
11.03	-6.3/-18.0	-1.0/-10.1 (9.1)	85/70 (15)	1, 2/0.0	То же
12.03	-5.5/-4.5	-0.9/-3.6 (2.7)	83/79 (4)	1/0.0	1.35±0.41
14.03	-0.6/-0.3	3.0/-0.8 (3.8)	91/73 (18)	6/6.6	1.33±0.29
15.03	-2.7/-6.3	0.4/-2.1 (2.5)	83/65 (18)	0/-	1.30±0.34
16.03	-5.6/-4.9	1.2/-9.9 (11.1)	59/50 (9)	0/-	1.56±0.48
17.03	-11.0/-15.2	1.7/-11.6 (13.3)	70/49 (21)	0/-	Нет данных
18.03	-10.7/-13.0	3.7/-5.5 (9.2)	66/47 (19)	2/-	То же
19.03	-9.2/-10.0	2.7/-3.6 (6.3)	61/56 (5)	0/-	1.73±0.53
20.03	-1.5/-4.0	4.5/-0.1 (4.6)	77/63 (14)	1, 7/0.6	Нет данных
27.03	-1.5/-4.2	7.4/0.3 (7.1)	65/49 (16)	7/0.0	То же
28.03	-0.2/-0.8	11.0/3.1 (7.9)	65/36 (29)	0/-	1.21±0.41
29.03	-4.2/-11.7	8.5/0.3 (8.2)	51/39 (12)	0/-	1.27±0.34
30.03	-3.6/-5.8	12.5/-0.3 (12.8)	52/30 (22)	2/-	1.51±0.50
02.04	-5.0/-8.0	4.4/-3.7 (8.1)	70/46 (24)	6/5.4	1.82±0.59
05.04	-6.5/-7.0	-0.6/-6.3 (5.7)	81/66 (15)	1/1.5	0.78±0.21
06.04	-1.6/-5.7	5.3/-0.5 (5.8)	77/68 (9)	7/0.3	0.59±0.12

Условные обозначения. Температура, °C: I – минимальная поверхности снега, день/ночь; II – воздуха, максимальная/минимальная (амплитуда); III – относительная влажность воздуха, %, средняя/минимальная (амплитуда); IV – код метеоявления/осадки, мм: 1 – снег, 2 – иней, 3 – изморозь, 4 – поземка, 5 – дымка, 6 – мокрый снег, 7 – дождь, 0 – не зарегистрировано; V – среднее содержание сульфат-иона в 54-миллиметровом слое, мг/дм³. Прочерк – данные отсутствуют

нежели для зимы (табл. 1). Вместе с тем, анализ ветрового режима показал, что в это время атмосферный перенос техногенных эмиссий со стороны города был зарегистрирован только 15 и 16 марта (тогда увеличенные концентрации сульфат-иона составило до 22 %), в остальные дни преимущественное направление ветров – южное (табл. 2, рис. 1). Очевидно, что в отмечаемые периоды прирост концентрации сульфат-иона произошёл за счет выпадения сульфатов

из приземной атмосферы при образовании поверхностного инея. Повышение содержания сульфат-иона в инее при ветрах с южной составляющей возможно связано с работой котельных пос. Вильгорт, использующих в качестве топлива мазут. Данный населенный пункт расположен к югу от точки наблюдений (рис. 1). Сопоставляя концентрации сульфат-иона в бесснежный период с 28.03 по 30.03, можно заметить, что 28.03 и 29.03 при ветрах северной и западной составляю-

⁵ Расчеты выполнены с использованием программы «Metrolog». Автор приносит свою глубокую благодарность его разработчику д.г.-м.н. Ю.А. Ткачеву (Институт геологии Коми НЦ УрО РАН).

Таблица 2

Ветровой режим в бесснежные периоды

Дата	Время наблюдения								Сила ветра (день/ночь), м/с
	21.00	00.00	03.00	06.00	09.00	12.00	15.00	18.00	
26.01	ЮЗ	Ю	Ю	Ю	Ю	Ю	Ю	Ю	1.5/1.0
27.01	Ю	То же	ЮЗ	То же	То же	То же	ЮЗ	ЮВ	1.8/1.5
05.02	С	СВ	С	С	С	С	С	Штиль	0.8/1.8
06.02	Штиль	Штиль	Штиль	Штиль	Ю	Ю	Ю	ЮЗ	1.0/0.0
15.03	То же	В	СВ	В	В	В	СВ	В	2.3/1.0
16.03	СВ	СВ	То же	То же	То же	СВ	В	СВ	2.3/1.3
17.03	Штиль	З	ЮЗ	ЮЗ	Ю	ЮЗ	Ю	Ю	2.8/0.8
18.03	Ю	Ю	Ю	ЮВ	ЮВ	Ю	ЮВ	ЮВ	3.8/2.0
19.03	То же	То же	ЮЗ	То же	Ю	ЮВ	Ю	Ю	3.8/3.0
28.03	СЗ	СЗ	З	СЗ	СЗ	З	З	СЗ	3.5/3.0
29.03	З	То же	С	СВ	То же	То же	СЗ	ЮЗ	2.0/3.0
30.03	ЮЗ	ЮЗ	Ю	Ю	Ю	» »	З	То же	3.8/2.0

Примечание: С – северное, СЗ – северо-западное, СВ – северо-восточное, В – восточное, З – западное, Ю – южное, ЮЗ – юго-западное, ЮВ – юго-восточное направление ветра.

щих содержание сульфат-иона практически не изменилось, тогда как 30.03, но уже при южном ветре, прирост сульфат-иона составил более 20 % (табл. 1, 2). При этом прирост содержания сульфат-иона в снежных пробах в бесснежные фазы для зимы (с 26 по 27 января) составил 0.27 мг/дм³, для весны (с 15 по 19 марта и 28 по 30 марта) – 0.43 и 0.30 мг/дм³ соответственно. Следовательно, полученные результаты показывают эффективность способа для выявления аэротехногенного загрязнения поверхности снега, связанного с турбулентным осаждением сульфатов из приземного слоя атмосферы при образовании поверхностного инея.

Технический результат способа достигается тем, что в качестве объекта опробования используют самый верхний слой снега⁶. Он выступает в качестве переохлажденного депонирующего субстрата. Поскольку температура поверхности снега обычно ниже температуры приземного слоя воздуха, то зимой испарение с поверхности снега часто сменяется конденсацией [21]. Это обусловлено тем, что снежный покров в любых условиях, даже при самой низкой температуре, излучает длинноволновую радиацию (собственное тепло). Кроме того, снег обладает высокой способностью отражать солнечную радиацию. Одновременное действие указанных физических свойств снежного покрова (отражательной способности и излучения собственного тепла) сильно выхолаживает его поверхность [16] и способствует снижению содержания водяных паров над заснеженной поверхностью воздуха [20]. Снежный покров, таким образом, оказывает иссушающее влияние на приземный воздух, «вбирая» в себя избыток влаги из приземного слоя воздуха, которая в виде ледяных кристаллов инея оседает на его поверхности (аналогично тому, как образуется «снежная шуба» в морозильной камере холодильника).

Влияние циклонической активности. Процесс морозной конденсации может активизироваться в результате температурной инверсии (снеговая инверсия, по Рихтеру [20]) в приземном воздухе – наличие температурного контраста между приземным воздухом и поверхностью снега обуславливает неустойчивую температурную стратификацию, которая в свою

очередь «порождает» динамическую турбулентность в приземном слое воздуха. В результате этого холодный воздух растекается по снежной поверхности, «уступая» место нисходящим, относительно «теплым» токам воздуха. Нисходящая миграция воздуха тем интенсивней, чем больше градиент температурной инверсии. Так как давление насыщенного пара над слоем трения (слой воздуха непосредственно над снегом) меньше, чем в приземном слое воздуха (первые десятки метров), это вызывает массоперенос водяных паров по направлению к снежному покрову. В результате формируется устойчивый сток на поверхность снега из приземной атмосферы водяных паров и, возможно, тонкодисперсных капель сжиженного диоксида серы. В условиях контраста температур, возникающих с приходом циклонов в период «стояния» снежного покрова, данный механизм действует как своеобразный насос, «закачивая» в снежный покров «избыток» влаги из атмосферы, а вместе с ней и часть техногенных эмиссий. Очевидно, что с увеличением циклонической активности [24] влияние морозного конденсирования диоксида серы из атмосферы и техногенных эмиссий на загрязнение снежного покрова будет усиливаться.

Заключение

Морозное конденсирование возникает в результате температурных инверсий в приземном слое воздуха, контрастность которых контролируется циклонической активностью. Для тер-

риторий, характеризующихся наличием длительного периода с устойчивым снежным покровом, морозное конденсирование техногенных эмиссий может быть главным источником аэротехногенного загрязнения снежного покрова между снегопадами. При индикации техногенного загрязнения снежного покрова следует учитывать, что в результате морозного конденсирования диоксида серы возможно получение близких показателей, характеризующих содержание соединений серы в снежной толще фоновых и техногенных территорий. Поэтому для повышения информативности результатов экологического мониторинга целесообразно продолжить геохимические исследования снежного покрова с целью поиска комплексных показателей, позволяющих различать накопление подобных соединений в зависимости от природы процесса.

ЛИТЕРАТУРА

1. (Беликова Т.В.) Характеристика фонового загрязнения сульфатами снежного покрова на территории СССР / Т.В. Беликова, В.Н. Василенко, И.М. Назаров и др. // Метеорология и гидрология, 1984. № 9. С. 47-55.
2. Белоорцева И.А. Техногенное воздействие на снежный покров Верхнего Приангарья // География и природные ресурсы, 1999. № 2. С. 46-51.
3. (Бреслав Е.И.) Роль снежного покрова в загрязнении сульфатами поверхностных вод / Е.И. Бреслав, Г.М. Черногаева, В.Н. Василенко и др. // Метеорология и гидрология, 1985. № 5. С. 108-111.

⁶ Патент № 2363939, Российская Федерация, С1 МПК G01N 1/20. Способ выявления сульфатного загрязнения снежного покрова (варианты) и устройство для отбора проб снега с поверхностным инеем / М.П. Тентюков; Институт биологии Коми НЦ УрО РАН; № 2007149351/12, заявл. 29.12.2007; опубл. 10.08.2009. Бюл. № 22.

4. Брунауэр С. Адсорбция газов и паров. В 2-х томах. Т. 1. Физическая адсорбция. М.: Госиздатинлит, 1948. 781 с.

5. Василенко В.Н., Назаров И.М., Фридман Ш.Д. Исследование дальнего переноса сульфатов в Советской Арктике по загрязнению снежного покрова // Метеорология и гидрология, 1985. № 4. С. 114-117.

6. Вашков В.И., Постников П.А., Симонов В.И. Определение загрязнения местности промышленными отходами по исследованию снежного покрова // Гигиена и санитария, 1936. № 9. С. 18-27.

7. Вейнберг Б.П. Лед, свойства, возникновение и исчезновение льда. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 32-41.

8. Влодавец В.И. Заметки о навянном минеральном осадке на льдах // Труды Арктического ин-та. Л., 1936. Т. 33. С. 24-32.

9. Воейков А.И. Влияние снеговой поверхности на климат // Избранные сочинения. Л.-М., 1949. Т. 2. 531 с.

10. Глазовская М.А. Эоловые мелкоземистые накопления на ледниках Терской-Алатау // Труды Ин-та географии АН СССР, 1952. Вып. 49. С. 18-22.

11. Глазовский Н.Ф., Злобина А.И., Учватов В.П. Химический состав снежного покрова некоторых районов Верхнеокского бассейна // Региональный экологический мониторинг (на примере Верхнеокского бассейна). М.: Наука, 1983. С. 67-86.

12. Елпатьевский П.В. Химический состав снеговых вод и его изменение техногенными факторами // Геохимия зоны гипергенеза и техническая деятельность человека. Владивосток, 1976. С. 45-63.

13. Квилливидзе В.И., Киселев В.Ф., Ушакова Л.А. О существовании квазиджидкой пленки на поверхности льда // ДАН СССР, 1970. Т. 191, № 5. С. 1125-1127.

14. Колотов Б.А., Киселева Е.А., Рубейкин В.З. К вопросу о вторичном рассеянии рудных месторождений // Геохимия, 1965. № 7. С. 878-880.

15. Коланев И.Д. Климатические аспекты изучения снежного покрова. Л.: Гидрометеозидат, 1982. 239 с.

16. Кузьмин П.П. Физические свойства снежного покрова. Л.: Гидрометеозидат, 1957. 179 с.

17. Мазин И.П. О классификации облаков по их фазовому строению. Индекс фазового строения облаков //

Метеорология и гидрология, 2001. № 11. С. 5-10.

18. (Оболкин В.А.) Кислотность атмосферных выпадений в регионе Байкала / В.А. Оболкин, Т.В. Ходжер, Ю.А. Анохин и др. // Метеорология и гидрология, 1991. № 1. С. 55-60.

19. Окуджава А.М. Теплопроводность влажного снега // Снег и талые воды. М.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 22-30.

20. Рухтер Г.Д. Снежный покров, его формирование и свойства. М.: Изд-во АН СССР, 1945. 120 с.

21. Рухтер Г.Д. Роль снежного покрова в физико-географическом процессе // Труды Ин-та географии АН СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Вып. 40. 171 с.

22. Савицкий А.Н. Замерзание и плавление воды в стеклянных капиллярах // Коллоидный журн., 1968. Т. 30. № 1. С. 119-123.

23. Степанов И.Н. Снежный покров и формирование почв высокогорий // Почвоведение, 1962. № 3. С. 44-51.

24. Титкова Т.Б., Кононова Н.К. Связь аномалий накоплений снега и общей циркуляции атмосферы // Изв. РАН. Сер. географ., 2006. № 1. С. 35-46. ❖

МАТЕРИАЛЫ СПУТНИКОВОГО МОНИТОРИНГА В АНАЛИЗЕ СОМКНУТОСТИ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ПРИПОЛЯРНОГО УРАЛА

Становление представлений о формировании растительного покрова отдельных территорий в виде гетерогенных популяционных мозаик видов-эдификаторов [1], подвергнувшихся влиянию эндогенных и экзогенных факторов, диктует необходимость более пристального исследования и анализа показателей и причин временных изменений фитоценозов. В этом ключе все чаще привлекаются данные дистанционного зондирования (ДДЗ) разных лет, диапазонов и пространственного разрешения с составлением их временных серий [2]. В последние годы возросло внимание исследователей, направленное на изучение изменений растительного покрова, наблюдаемых в пределах границ экотонных зон, отражающих общую направленность процессов трансформации природных экосистем под влиянием региональных или глобальных факторов. Границы лесных фитоценозов, ряд показателей древостоев рассматриваются авторами в качестве возможных параметров для исследования изменений биоценозов под влиянием глобальных процессов. Так, особый интерес вызывают исследования предгорных и горных лесов [3, 4] в связи с более яркой выраженностью градиента эколого-ценотических условий, приводящей к зональным сменам растительности на



И. Марущак



В. Елсаков

более компактной по площади территории, чем на равнинной части. Основные тенденции изменения лесных фитоценозов на верхней границе леса предгорных и горных участков прослеживаются в продвижении границы леса и увеличении сомкнутости крон залесенных участков [3, 4], усилении радиального прироста древесины [5], что связывается с климатическими сдвигами. В качестве наиболее важного показателя, используемого для выявления временных изменений лесных фитоценозов, используется характеристика сомкнутости древостоев. Предварительный анализ данных показал, что достоверность выявления показателей сомкнутости возрастает при использовании зимних изображений, что с одной стороны связано с маскированием многих форм микрорельефа земной поверхности снежным покровом [6], с другой – отсутствием листвы и погребением лишайниково-мохового, травяно-кустарничкового и частично кустарничкового яруса, что приводит к большей контрастности исследуемых компонент.

Цель настоящей работы состояла в исследовании особенностей распределения и выявлении изменений показателя сомкнутости крон лесных фитоценозов предгорной и горной территорий Припо-

Марущак Игорь Олегович – аспирант отдела компьютерных систем, технологий и моделирования. E-mail: pipcosisco@mail.ru. Область научных интересов: использование методов дистанционного зондирования в исследовании природных экосистем.

Елсаков Владимир Валерьевич – к.б.н., с.н.с. этого же отдела. E-mail: elsakov@ib.komisc.ru. Область научных интересов: экология естественных экосистем европейского Севера.

лярного Урала бассейна р. Кожим с использованием разногодных материалов дистанционного зондирования высокого разрешения (Landsat TM 4.5). Горные леса Республики Коми занимают площадь около 2.4 млн га – 6 % всего лесного фонда [7], большинство из них сохранило свои природные особенности и включено в 1995 г. в список объектов Всемирного наследия природы ЮНЕСКО. Большинство наблюдаемых изменений растительного покрова территории приходится на период разведки и освоения минеральных ресурсов территории, связано с послепожарным восстановлением фитоценозов [8].

Распределение и характеристики лесных фитоценозов территории исследований во многом зависят от их приуроченности к геоморфологическим элементам, комбинирования почвенных, микроклиматических условий, ландшафтной приуроченности и склоновой ориентации исследуемых участков [9].

Материалы и методы

Предобработку материалов спутниковых изображений высокого разрешения Landsat провели общепринятыми методами, включая пространственную, радиометрическую и топо-коррекцию [10-15]. Выделение основных классов растительного покрова для анализа особенностей их пространственной приуроченности проводили по изображению Landsat TM 5, полученное для 17.07.2001 г., методами поэтапной управляемой классификации [16]. Для калибровки данных, выделения эталонных участков и проверки результатов выполнены серии полевых выездов (7-10 апреля, 28 июня–11 июля, 16-22 августа 2009 г.) и использованы материалы лесостроительства (1998 г.) Кожимского и Верхнекожимского лесничеств. Для учета сомкнутости крон древесного и кустарникового ярусов проведено сравнение результатов тематической обработки изображений высокого разрешения (30 м) Landsat TM 5, второй половины зимнего периода наблюдений 1988-2006 гг. (табл. 1). Высота снежного покрова в данный период времени максимальна и варьирует в пределах 120-140 см.

При обработке изображений использовали принципы декомпозиции спектральных смесей (метод SMA, spectral mixed analysis), исходя из положения, что доля компонент при этом принимается пропорционально их площади в проекции на земную поверхность [17]. Это позволяет количественно оценить вклад отдельных компонент в отражательную способность элементов изображения. В качестве «чистых компонент» использовали параметры, полученные для открытых пологих заснеженных участков (сомкнутость крон равна 0) и характеристики участков с максимально сомкнутым древостоем (сомкнутостью крон 0.9-0.95). Общий принцип оценки доли отдельных компонент для линейного смешивания спектров проводили согласно выражению:

$$DN_c = \sum_{i=1}^n F_i * DN_{i,c} + E_c, \tag{1}$$

учитывая следующие ограничения:

$$\sum_{i=1}^n F_i = 1 \quad 0 \leq F_i \leq 1, \tag{2}$$

где DN_c – числовое выражение значения пиксела в канале c , F_i – доля i -го эталона в смеси, $DN_{i,c}$ – числовое выражение значений i -го эталона в смеси

Таблица 1

Характеристика используемых изображений

Параметр сцены	Дата съемки	Время съемки	Высота солнца	Азимут солнца
L5 168_14	8.4.1988	06:50	30.5	159.9
L7 168_14	9.4.2000	07:16	31.6	167.3
L7 168_14	30.3.2002	07:13	27.5	165.9
L5 167_14	4.10.2006	07:12	19.9	172.3

в канале c , n – количество эталонов, E_c – ошибка оценки для канала c .

Абсолютное доминирование в формировании значений «древесной» компоненты на модельных участках относится к ели европейской и лиственнице сибирской, в качестве примеси отмечены береза извилистая, ольховник кустарниковый, древовидные виды ив. Расчет значений компоненты «сомкнутости древостоев» для пикселей изображения по крайним элементам значений (0-100 %) выполнено с использованием возможностей программного пакета ENVI 4.6.1.

Итогом обработки изображений 1988-2006 гг. стали тематические картосхемы, отражающие показатель сомкнутости древесного яруса (%) для отдельных лет наблюдений. Результаты обработки легли в основу расчета интенсивности изменения показателя по четырем изображениям (1988-2006 гг.), представленного в виде линейной функции и приведенного для удобства к 10-летнему интервалу наблюдений.

Результаты работы и их обсуждение

В ходе выполнения классификации выделено 18 классов земной поверхности, из них 14 приходится на разные типы растительного покрова (рис. 1). Доминируют лесные фитоценозы, включающие в себя древесные породы – ель европейскую (*Picea obovata*) и лиственницу сибирскую (*Larix sibirica*), в качестве примеси отмечены береза пушистая (*Betula pubescens*), б. извилистая (*B. tortuosa*) (табл. 2). Анализ распределения выделенных классов лесной растительности и редколесий показал, что на рассмотренной территории наиболее представлены классы редколесий и редины (40.3 %) из *Larix sibirica* (С3), приуроченные преимущественно к верхним границам леса и участкам с близким залеганием скальных пород. Лесные фитоценозы террас высокого уровня часто окаймлены двумя экотонными зонами и переходят в тундровые классы растительности через редколесья. Менее представлены в пределах территории смешанные лиственничные (С1) леса с примесью *Picea obovata* (28.6 %) и лиственничные ерничково-зеленомошные (С2) леса (24.5 %). На долю долинных темнохвойных (Т1) лесов, приуроченных к пойменным участкам и пологим склонам, приходится всего 6.5 %.

Использование SMA-анализа разногодных зимних изображений позволило оценить показатель сомкнутости крон и его изменение для выделенных лесных фитоценозов на модельном участке. Половина лесных фитоценозов территории представлена сообществами с сомкнутостью крон 50-70 (25.1) и 30-50 % (24.2 %) (табл. 3). Наибольшая сомкнутость древостоев отмечена в пределах террасы высокого уровня (эрозийная, докольная). Ее повышение и переход в подошву горных склонов сопро-

вождается переходом в разреженные лиственничники и редколесья. Около трети древостоев имеет сомкнутость ниже 30 %. Учет изменений параметров сомкнутости древостоев по четырем изображениям позволил с одной стороны снизить уровень погрешности измерений, с другой – наблюдать основные тренды изменений под влиянием естественных, катастрофических (пожары) причин и антропогенного влияния. Для большинства элементов изображений (пикселей) все многообразие изменений может быть сведено к трем видам: 1) постепенный рост показателя сомкнутости отмечен для ненарушенных фитоценозов, представленных преимущественно лиственничниками классов С2 и С3 или восстанавливающихся после пожара сообществ; 2) стабильность или незначительное снижение показателя – преимущественно классы Т1 и С1; 3) резкий рост/падение значения показателя для одного из лет изображений, что связано преимущественно с пожарами (рис. 2).

Представление полученных результатов в виде функции, демонстрирующей изменение показателя сомкнутости за 10-летний временной период, показал, что для отдельных участков территории также наблюдается как рост, так и снижение величин показателя или его стабильность (рис. 3). Наибольшие изменения связаны с переходом групп менее сомкнутых лиственничников в группы более высоких классов сомкнутости (табл. 3). При этом наблюдается уменьшение количества пикселей для клас-

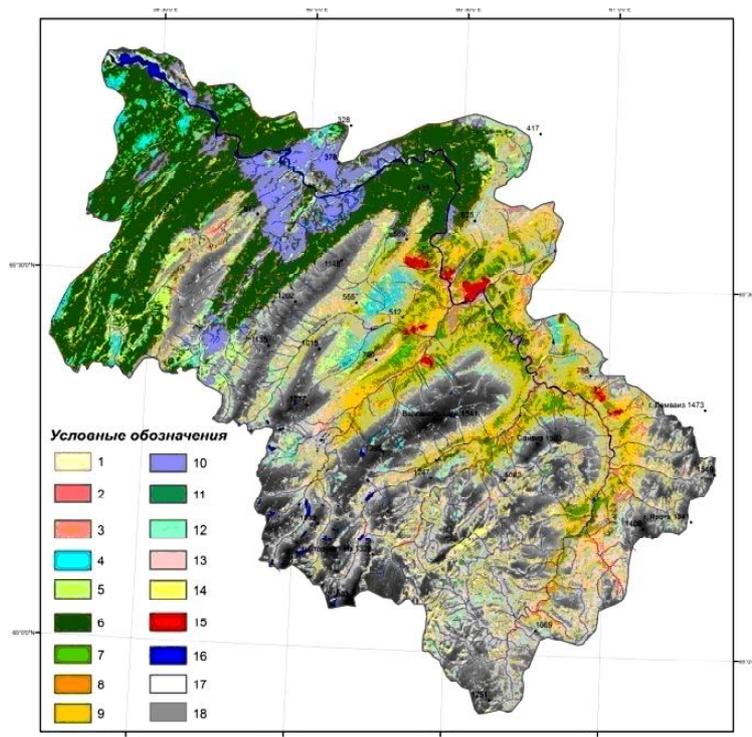


Рис. 1. Карта растительного покрова территории. Предгорные и горные лесные фитоценозы представлены 7-9 классами. Цифрами обозначены сообщества: кустарничково-лишайниковые с пятнами медальонами (1), мелкоерниковые лишайниково-моховые (2), крупноерниковые травяно-моховые (3), осоково-моховые сообщества (4), разнотравные ивняки (5), равнинные темнохвойные леса (6), смешанные лиственничные леса с примесью *Picea obovata* (7), лиственничные ерниково-зеленомошные леса (8), редколесья и редины из *Larix sibirica* (9), мелколиственные леса из березы пушистой (10), разнотравные луга горных плато и нивальные луга (11), кустарничково-лишайниково-моховые (12), злаково-лишайниково-моховые (13), кустарничково-моховые и травяно-моховые тундры (14), разновозрастные гари (15), водные поверхности (16), снежники (17), гольцовые пустыни, бечевники речных долин и площадки полигонов (18).

Таблица 2

Характеристика доминирующих классов лесных фитоценозов территории горной части бассейна р. Кожим

Характеристика	Класс лесов	СК	S
Темнохвойные леса	T1	70-90	6.5
Долинные темнохвойные леса выположенных склонов на суглинистых почвах с доминированием <i>Picea obovata</i> , с примесью лиственных: <i>Betula pubescens</i> , <i>B. tortuosa</i> , травяно-зеленомошные, кустарничково-травяно-зеленомошные. В травяном покрове преобладают <i>Vaccinium uliginosum</i> L., <i>V. vitis-idaea</i> L., <i>V. myrtillus</i> L., <i>Empetrum hermaphroditum</i> (Lange) Hagerup, <i>Linnaea borealis</i> L., <i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drey., <i>Trientalis europaea</i> L., <i>Rubus arcticus</i> L. В хорошо развитом травянистом ярусе также присутствуют <i>Geranium albiflorum</i> Ledeb., <i>Veratrum lobelianum</i> Bernh., <i>Solidago virgaurea</i> L., <i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill, <i>Viola biflora</i> L. и многие другие виды. Моховой покров представлен преимущественно <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Polytrichum</i>			
Светлохвойные леса			93.4
Смешанные лиственничные леса с примесью <i>Picea obovata</i> преимущественно ерниково-зеленомошные. Травяно-кустарничковый ярус беден видовым составом, преобладают <i>Vaccinium uliginosum</i> L., <i>V. vitis-idaea</i> L., присутствуют <i>Bistorta major</i> S.F. Gray, <i>Pedicularis lapponica</i> L. В моховом покрове преобладают <i>Pleurozium schreberi</i> , виды родов <i>Sphagnum</i> , <i>Polytrichum</i> . Примесь кустистых лишайников (<i>Cladonia</i> , также <i>Nephroma arctica</i>).	C1	60-70	28.6
Лиственничные ерниково-зеленомошные леса пологих склонов и речных долин с близким залеганием скальных пород. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают <i>Betula nana</i> L., <i>Vaccinium uliginosum</i> L., <i>V. vitis-idaea</i> L., <i>V. myrtillus</i> L., <i>Empetrum hermaphroditum</i> (Lange) Hagerup. Редки травянистые растения: <i>Bistorta major</i> S.F. Gray, <i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej., <i>Rubus arcticus</i> L., <i>Trientalis europaea</i> L., <i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drey. Моховой покров сложен в основном из <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Hylocomium splendens</i>	C2	40-60	24.5
Редколесья и редины из <i>Larix sibirica</i> на участках подгольцового пояса. Хорошо развит кустарничковый ярус: <i>Betula nana</i> L., <i>Vaccinium uliginosum</i> L., <i>V. vitis-idaea</i> L., <i>V. myrtillus</i> L., <i>Empetrum hermaphroditum</i> (Lange) Hagerup, <i>Phylodoce caerulea</i> (L.) Bab., <i>Linnaea borealis</i> L. Из травянистых растений присутствуют <i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drey., <i>Trientalis europaea</i> L., <i>Solidago virgaurea</i> L., <i>Diphasiastrum alpinum</i> (L.) Holub. Моховой покров сложен в основном из <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Polytrichum</i> , <i>Dicranum</i> . Единичны лишайники: <i>Cladonia</i> , <i>Stereocaulon</i> .	C3	<30	40.3

Примечание: СК – сомкнутость крон, %; S – соотношение площадей лесных фитоценозов, %.

Таблица 3

Распределение классов сомкнутости крон для выделенных групп лесных фитоценозов по 2002 г. (верхняя строка) и изменение относительных площадей выделенных групп между изображениями 1988 и 2002 гг. (нижняя строка), %

Класс сомкнутости, %	Класс лесных фитоценозов				Всего
	T1	C1	C2	C3	
<10	-	0.1	0.5	8.7	9.3
	-	-0.1	-0.8	-3.4	-4.3
10-30	-	0.	4.0	19.1	23.7
	-	-0.7	-4.5	1.2	-3.9
30-50	0.1	3.0	11.1	9.9	24.2
	-0.1	-3.0	1.2	4.0	2.1
50-70	0.9	13.9	8.1	2.2	25.1
	-0.5	-0.2	3.4	0.6	3.3
70-90	4.7	11.0	0.8	-	16.9
	0.6	2,9	0.0	-	3.3
>90	0.7	0.1	-	-	0.9
	-0.2	-0.3	-	-	-0.5
Всего	6.5	28.6	24.5	40.3	100.0
	-0.3	-1.3	-0.6	2.2	0

Примечание: положительные и отрицательные значения – увеличение и уменьшение площадей соответственно. Прочерк – отсутствие пикселей в выделенном классе.

сов меньшей сомкнутости. Для фитоценозов класса темнохвойных лесов изменения имели наименьшую представленность.

Вместе с тем можно отметить, что рост степени сомкнутости крон также выделяет участки, ранее подвергнувшиеся катастрофическим влияниям. Активное зарастание лиственными породами нарушенных участков отмечено на гарях национального парка «Югыд ва». В качестве интенсивности их изменений служит показатель сомкнутости, меняющийся за 10 лет до $\pm 20\%$. Полученные результаты позволяют оценить масштабность и пространственную приуроченность эндогенных и экзогенных влияний, ведущих к росту степени гетерогенности растительного покрова, оценить их интенсивность. Постпожарное восстановление нарушенных участков в пределах парка представлено на достаточно больших площадях. Так, за период 1995-2008 гг. на территории бассейна р. Кожим (национальный парк «Югыд ва») выявлено пять крупных очагов возгорания: один в 1988-1995 гг., три – в 2000 г. и один – в 2004 г. Использование временных серий спутников среднего и низкого разрешения с привлечением автоматизированных алгоритмов обработки [18] позволяет установить даты возгорания и сроки прохождения огнем территории (рис. 4). Так, 29 июля–8 августа 2000 г. по данным временных серий SPOT-Vegetation S10 произошло возгорание

трех разобренных участков, их затухание 18-27 августа. В 2004 г. пожар по данным Terra/Aqua-MODIS пришелся на 27.07-16.08.

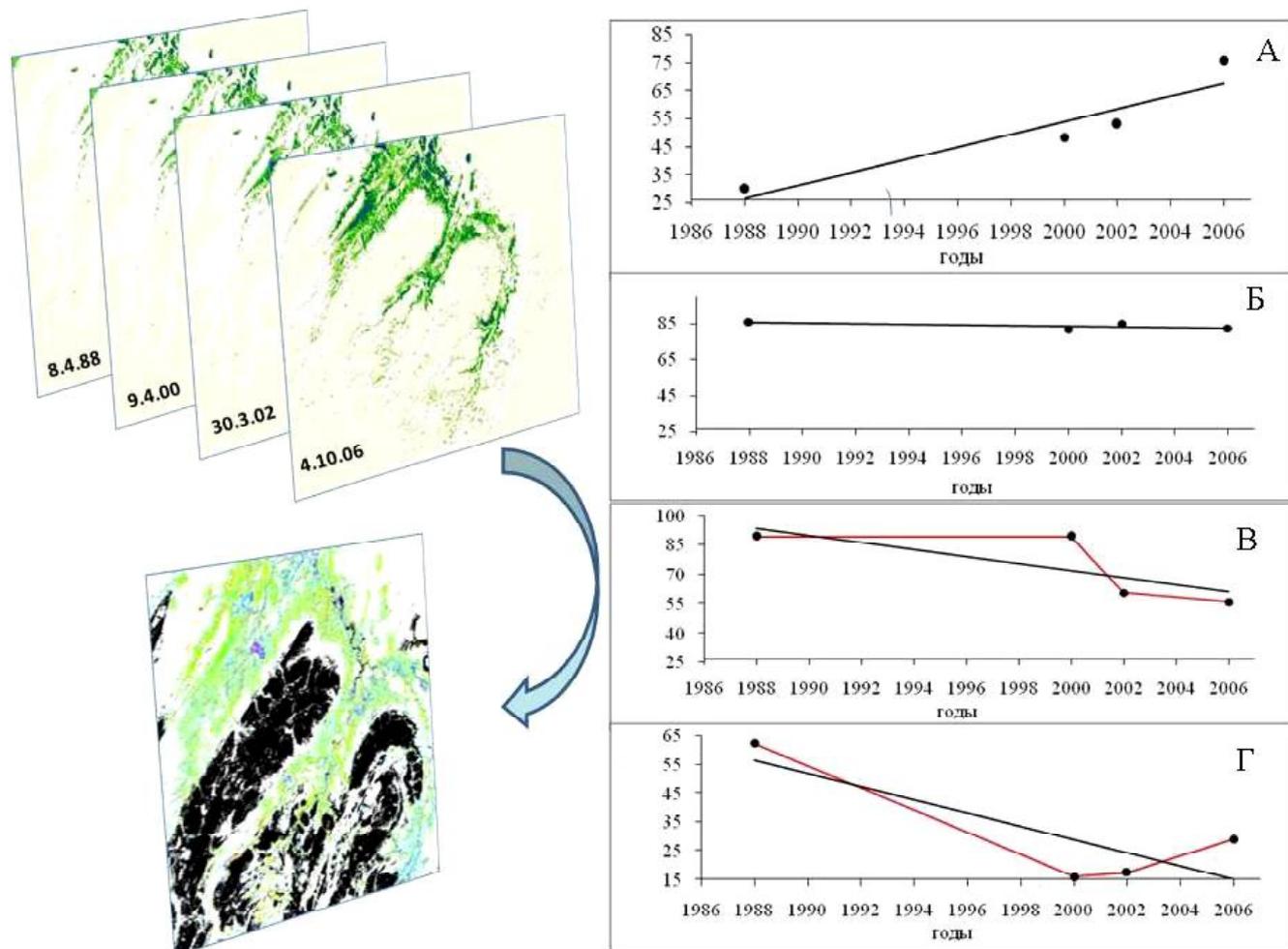


Рис. 2. Пример расчета межгодовых трендов изменений сомкнутости крон (%) по изображениям разных лет съемки и их возможные комбинации на участке с лиственничным редколесьем и рединами (А); долинными темнохвойными лесами (Б); гарь 2000 г. (В) и гарь ранее 1988 г. (Г). Линии трендов изменения обозначены черным цветом.

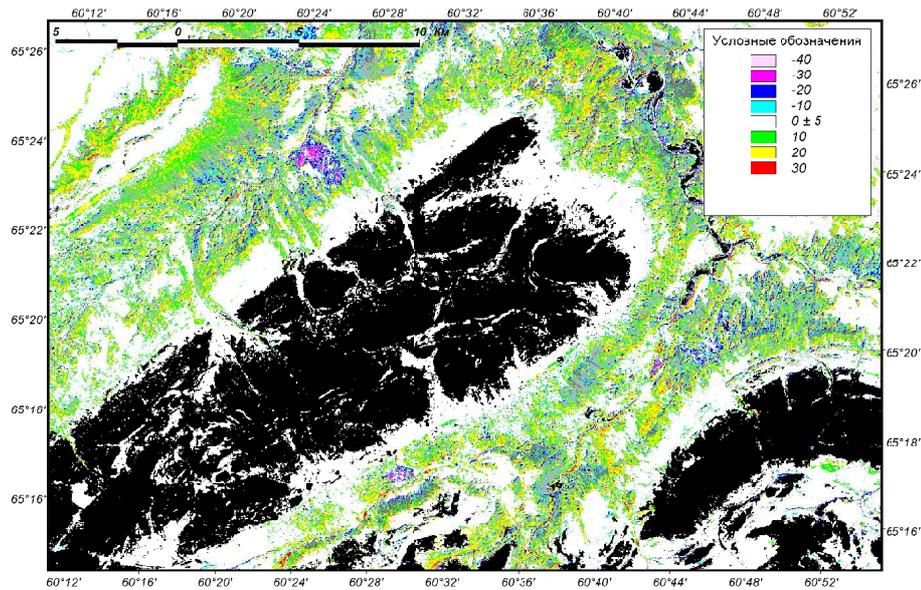


Рис. 3. Изменение сомкнутости лесных фитоценозов, % сомкнутости за 10 лет. Маска гор обозначена черным цветом.

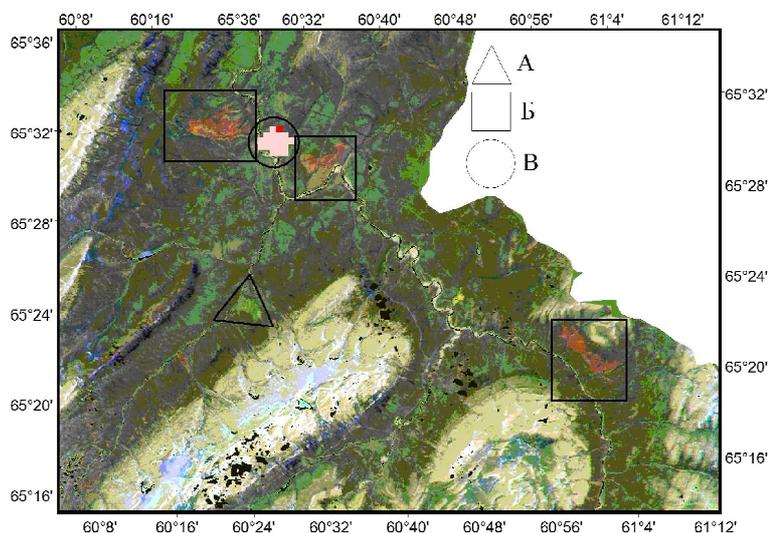


Рис. 4. Пожары на территории бассейна р. Кожим за период 1988-2008 гг.: 1988-1995 (А), 1995-2000 (Б) и 2000-2004 (В).

Работа выполнена в рамках проектов президиума и отделений РАН «Биологическое разнообразие наземных и водных экосистем Приполярного Урала: механизмы формирования, современное состояние, прогноз естественной и антропогенной динамики».

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеевко Н.А., Сваткова Т.Г. Зимние топографические карты // Вестн. МГУ. Сер. 5. География, 2008. № 3. С. 8-11.
2. Барталев С.А., Ховратович Т.С., Елсаков В.В. Использование спутниковых изображений для оценки потерь углерода лесными экосистемами в результате вырубок // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. М., 2009. Вып. 6. Т. 2. С. 343-352.
3. Биоразнообразии водных и наземных экосистем бассейна р. Кожим (северная часть национального парка «Югыд ва»). Сыктывкар, 2010. С. 128-136.
4. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004.

478 с.

5. Елсаков В.В., Марущак И.О., Щанов В.М. Картирование растительного покрова бассейна р. Кожим (Приполярный Урал) с использованием материалов дистанционного зондирования // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. М., 2009. Вып. 6. Т. 2. С. 360-363.
6. Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми. М., 2000. 260 с.
7. Мониторинг повреждений растительного покрова пожарами по данным спутниковых наблюдений / В.А. Егоров, С.А. Барталев, Е.А. Лупян и др. // Геодезия и аэрофотосъемка, 2006. Вып. 2. С. 98-109. – (Изв. вузов).
8. Непомилуева Н.И., Пахучий В.В., Симонов Г.А. Древесная растительность горных долин Приполярного Урала // География и природные ресурсы, 1986. № 4. С. 72-79.
9. Ойдуна О.Ч., Ваганов Е.А., Наурзбаев М.М. Длительные изменения летней температуры и радиальный рост лиственницы на верхней границе леса в Алтае-Саянской горной стране // Лесоведение, 2004. № 6. С. 14-24.
10. Шиятов С.Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала

НАШИ ПОЗДРАВЛЕНИЯ

Кандидату биологических наук **Владимиру Валериевичу Елсакову**, ответственному исполнителю проекта № 10-04-92514-ИК_a «Влияние климатических изменений на биоценозы ненарушенных территорий российского Севера», с получением гранта РФФИ-CRDF Американского фонда гражданских исследований и развития!

Желаем новых творческих свершений!

под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург, 2009. 216 с.

11. Шиятов С.Г., Терентьев М.М., Фомин В.В. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале // Экология, 2005. № 2. С. 83-90.

12. Assessing tundra-taiga boundary with multi-sensor satellite data / K.J. Ranson, G. Sun, V.I. Kharuk et al. // Remote Sens. Environm., 2004. № 93. P. 283-295.

13. Civco, D.L. Topographic normalization of Landsat thematic mapper digital imagery // Photogrammetric Engineering and Remote Sensing, 1989. Vol. 55, № 9. P. 1303-1309.

14. Colby J.D. Topographic normalization in rugged terrain // Photogrammetric Engineering and Remote Sensing, 1991. Vol. 57, № 5. P. 531-537.

15. Law K.H., Nichol J. Topographic correction for differential illumination effects on ikonos satellite imagery. – (URL: <http://www.isprs.org/istanbul2004/comm3/papers/347.pdf>).

16. Nichol J., Law Kin Hang, Wong Man Sing. Empirical correction of low Sun angle images in steeply sloping terrain: a slope-matching technique// Intrn. J. Remote Sens., 2006. Vol. 27, № 3. P. 629-635.

17. Teillet P.M, Guindon B., Goodeonugh D.G. On the slope-aspect correction of multispectral scanner data // Can. J. Remote Sens., 1982. Vol. 8, P. 84-106.

18. Twele A., Kappas M., Lauer J. The effect of stratified topographic correction on land cover classification in tropical mountainous regions// Remote sensing: from pixels to processes: Proc. ISPRS Commission VII Mid-term Symp. Enschede (The Netherlands), 2006. P. 8-11. ❖

СПОСОБ ОЦЕНКИ НЕОПРЕДЕЛЕННОСТИ ПРЕДСКАЗАНИЙ В БИОЛОГИИ

Неопределенность – неизменный спутник биолога при проведении как полевых, так и лабораторных исследований. В широком смысле неопределенность – это недостаток знаний относительно исследуемого объекта, который имеет место из-за дефицита информации. При биологических исследованиях это обстоятельство в первую очередь вытекает из специфики получения данных, обусловленной их труднодоступностью, большими погрешностями при измерении, частичной необходимостью трансформации с целью перевода из одной размерности в другую, а также использованием качественных характеристик. Перечисленное во многом объясняет условность биологических моделей. Условность биологических моделей в известном смысле есть синоним неопределенности – показателя, предопределяющего риск получить при проведении научно-исследовательских работ отрицательный результат, не подтвердить первоначальную гипотезу. Под моделью в нашем случае понимается априорное суждение или представление о биологическом объекте – по сути, любая гипотеза. Гипотезой может быть как предварительное определение вида или типа растительного сообщества, так и гипотезы о происхождении и эволюции жизни. При этом математические модели процессов или объектов живой природы являются подмножеством множества биологических моделей.

Поэтому нет необходимости доказывать актуальность разработки темы оценки неопределенности в выбранных, сформулированных или предложенных биологических моделях или гипотезах.

Представления биологов о предмете исследования в конечном счете сводится к понятию модель. Понятие же модели в биологии в свою очередь тесно ассоциируется с понятием гипотезы. Характерно, что от гипотезы не требуется описания явлений во всей полноте. Она отражает специфический подход, при котором в ходе моделирования предпочтение отдается некоторым важнейшим с точки зрения исследователя чертам геологического объекта, а второстепенные черты намеренно игнорируются. Это неизбежно, поскольку реальные природные системы всегда сложнее моделей.

Моделирование в биологии как средство решения разнообразных научно-исследовательских задач проходит несколько этапов и по существу представляет последовательное приближение к объективной реальности. Естественно, каждое такое приближение имеет свою степень достоверности, которую можно трактовать и как



Б. Тарбаев



З. Мартынюк

вероятность реализуемости. Однако, чтобы оценить вероятность модели, нужно располагать соответствующим объемом данных, в широком смысле некоторой совокупностью мо-

делей, позволяющей выполнить соответствующие процедуры для оценки статистических параметров. Очевидно, что не располагая соответствующей выборкой, получить корректное решение задачи не представляется возможным. И это обстоятельство при оценке неопределенности наталкивает на мысль воспользоваться для решения задачи математическим инструментарием теории нечетких множеств, в частности, использовать один из ее важнейших элементов – функцию принадлежности, отражающую, как и вероятность, состояние неопределенности по шкале от 0 (полная неосведомленность) до 1 (полная осведомленность).

Биолог, наметивший к исследованию природный объект, в подавляющем большинстве случаев не располагает всей полнотой сведений о нем. Обычно он имеет лишь косвенные данные, которые впредь будем называть факторами-предсказателями. В лесной экологии это могут быть радикальный прирост деревьев, продуктив-

Тарбаев Борис Игнатьевич – к.г.-м.н., с.н.с. отдела энергетики Института социально-экономических и энергетических проблем Севера Коми НЦ УрО РАН. Область научных интересов: *математическое моделирование и исследование ресурсной базы топливно-энергетического комплекса Республики Коми.*

Мартынюк Зиновий Петрович – к.б.н., и.о. зав. отделом компьютерных систем, технологий и моделирования Института биологии Коми НЦ УрО РАН. E-mail: zimsrt@ib.komisc.ru. Область научных интересов: *лесная экология, таксация круглых лесоматериалов, биометрия и биостатистика.*

ность, состояние подростка и напочвенного покрова, степень дехромации и дефолиации и многое другое. Перечисленные факторы имеют разную размерность и после приведения к единой (эта процедура будет рассмотрена ниже) размерности могут получить научное истолкование как совокупность векторов в многомерном пространстве с единым центром в начале координат. Проиллюстрируем это на элементарном примере.

Пусть два фактора-предсказателя, приведенные к единой размерности, характеризуют перспективу обнаружения залежи в пределах геологического объекта. Численные значения факторов-предсказателей примем как координаты векторов, берущих начало в центре координат. Назначим координаты первого вектора как $X = 1, Y = 4$, второго $X = 4, Y = 2$.

Представим запись в матричной форме, рассматривая матрицу как набор координат (в нашем случае в двумерном пространстве). Очевидно, что плоской поверхности будет соответствовать матрица порядка 2×2

$$|A| = \begin{bmatrix} 1 & 4 \\ 2 & 2 \end{bmatrix}$$

Определим на плоскости две точки с координатами (1,4) и (4,2). Эти точки соответствуют двум векторам, выходящим из начала координат. Представим себе, что эти точки лежат на эллипсе с центром в начале координат. Тогда эллипс будет представлять кривую, проходящую через эти точки. В результате собственные значения двух собственных векторов окажутся равными длинам большой и малой осей эллипса. Очевидно, что матрицы, содержащие равные строки, определяющие положение векторов, приводят к превращению эллипса в прямую, и наоборот, перпендикулярные векторы определяют эллипс с равными полуосями, т.е. круг. Нетрудно убедиться, что пространственное положение векторов характеризует степень согласованности факторов-предсказателей относительно шансов подтвердить первоначальную гипотезу: в случае превращения эллипса в прямую (матрица с равными строками) – полная согласованность, эллипс с равными полуосями – полная несогласованность. В том случае, когда биологический объект характеризуется несколькими факторами-пред-

сказателями, размер матрицы увеличивается и записывается как $n \cdot n$. Тогда возникает необходимость вычислить n собственных векторов и n собственных чисел и среди них выбрать наибольшее значение λ , характеризующее согласованность факторов-предсказателей относительно шансов подтвердить гипотезу.

Приведенные рассуждения помогают составить представление о заложенном в алгоритме принципе согласованности как взаимодействию собственных векторов. Эта задача решается с использованием правил матричной алгебры путем решения специальных уравнений, где собственный вектор матрицы A : есть $\vec{W} = (W_1, \dots, W_n)$. И при решении уравнения $A\vec{W} = \lambda\vec{W}$, где λ – собственное значение.

Однако, прежде чем приступить к вычислению собственных значений, необходимо привести измеренные с использованием тех или иных шкал либо определенные на вербальном уровне факторы-предсказатели в единую размерность. Эта задача выполняется с использованием принципа, разработанного американским математиком Т. Саати [1]. Для установления относительной достоверности признака им была предложена шкала предпочтений. Она позволяет ставить в соответствие степеням предпочтения одного уровня достоверности сравниваемого признака перед другими некоторые числа. Согласно автору, такая шкала может иметь от двух до девяти градаций. Нужно отметить, что при прогнозировании на биологических объектах этот подход альтернативы не имеет.

Шкала предпочтений создается на основе некоторого правила. В нашем случае она будет представлена пятью градациями, где оценка x_i по сравне-

нию с x_j пропорциональна модулю разности $|j - i|$, однако при необходимости в случае принятия мультипликативного правила оценка x_i по сравнению с x_j будет пропорциональна некоторой величине b в степени $j - i$.

Пятиступенчатая шкала предпочтений, где каждая градация эквивалентна некоторой оценке полученной по биологическому объекту информации, строится в зависимости от степени уверенности оценки фактора-предсказателя следующим образом:

- абсолютная достоверность (аналог свершившегося события);
- очевидная достоверность утверждения;
- существенная достоверность утверждения;
- некоторое превалирование достоверности утверждения по сравнению с противоположным ему;
- одинаковая достоверность утверждения и его антагониста – невозможно отдать предпочтение ни одному из них.

Такой порядок ранжирования степени достоверности, обратный общепринятому, выбран из соображений его визуализации в виде функции принадлежности – важнейшего инструмента теории нечетких множеств. Оценка элемента ранжирования x_i по сравнению с x_j с точки зрения рассматриваемого свойства обозначим через a_{ij} . Оценки a_{ij} составляют матрицу парных сравнений A , которая строится по принципу доминирования, когда объектам множества $E = \{e_1, e_2, \dots, e_n\}$ соответствует последовательность интенсивностей $V = \{v_1, v_2, \dots, v_n\}$. Матрица A порядка n обладает свойством обратной симметрии: $a_{ij} = 1/a_{ji}$. Это естественное требование, поскольку если один элемент в a раз предпочтительнее другого, то последний предпочтительнее первого в $1/a$ раз. С помощью матрицы A оценивается сбалансированность утверждений, высказанных специалистами относительно достоверности рассмотренных данных, с учетом общего уровня неопределенности, на котором эта согласованность достигается, что при решении поставленной задачи имеет первостепенное значение. Оценкой сбалансированности (однородности) утверждений служит отклонение величины наибольшего собственного значения матрицы λ от порядка матрицы n .

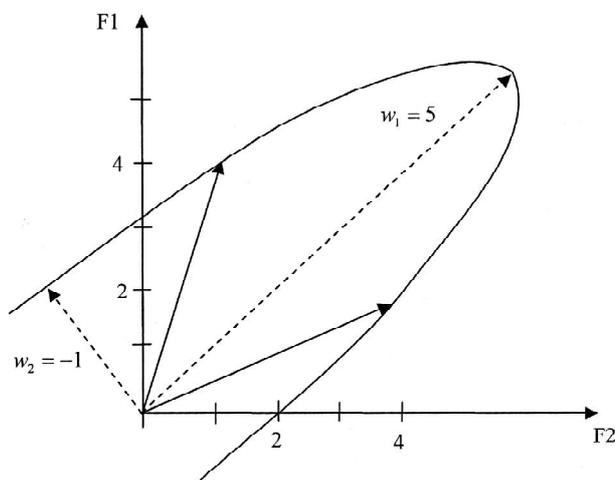


Рис. 1. Согласованность факторов-предсказателей F1 и F2.

Для вычисления наибольшего собственного значения матрицы и соответствующего ему собственного вектора проще всего использовать метод итераций, когда в ходе последовательного применения одних и тех же формул получается результат, сколь угодно близкий к требуемому наибольшему собственному значению. Итак, задана матрица A , составленная по вышеприведенным правилам. В качестве исходного начального приближения собственному вектору принимается вектор, состоящий из единиц $v^{(0)} = [1, \dots, 1]$. На k -й итерации проводятся следующие вычисления:

- 1) $v^{(k)} = A \cdot v^{(k-1)}$;
- 2) $\lambda_k = \sum_{i=1}^n v_i^{-(k-1)}$;
- 3) $v_i^{-(k)} = v_i^{(k-1)} / \lambda_k$ для каждой i -й компоненты вектора от 1 до n .

Алгоритм работает так, что на любой итерации, кроме нулевой, $\sum_{i=1}^n v_i^{(k)} = 1$. Условием окончания вычислений служит неравенство $|\lambda_k - \lambda_{k-1}| < \varepsilon$, где ε – задаваемая точность вычислений.

Матрица A при условии $a_{is} = 1/a_{si}$ отражает полную согласованность факторов-предсказателей лишь в том случае, если $\lambda_{\max} = n$. Очевидно, в этом случае каждый из членов W равен 1. Во всех других случаях $\lambda_{\max} \geq n$. При этом $\lambda_{\max} - n$ показывает меру несогласованности факторов-предсказателей.

Однако показатель меры несогласованности (или меры согласованности), полученный как отклонение $\lambda_{\max} - n$ (максимального собственного числа и порядка матрицы), прямо не свидетельствует об уровне неопределенности ситуации относительно принятой модели (гипотезы) и нуждается в трансформации в функцию принадлежности. Вид этой функции не известен, но может быть определен, если для каждой матрицы $n \times n$ выполнить серию вычислений отклонений $\lambda_{\max} - n$ с последующей аппроксимацией полученных данных. Для матрицы 4×4 число таких вычислений, исходя из условия $\lambda_i \leq \lambda_{i+1}$, предполагающего 57 комбинаций, соответственно 57, а для матрицы 5×5 существенно возрастает. При последующем увеличении размера матрицы пересчет отклонений в

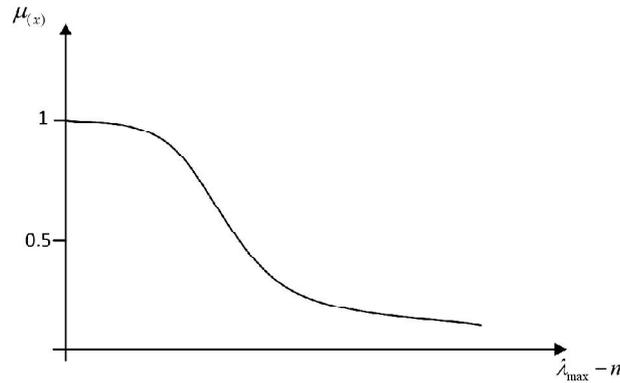


Рис. 2. Зависимость неопределенности предсказаний от плотности информации. По оси абсцисс: неопределенность, по оси ординат: плотность информации.

функцию принадлежности превращается в весьма громоздкую вычислительную процедуру, с точки зрения нечеткости совсем не обязательную. Проще, располагая некоторой точкой отсчета, такую функцию задать. Существует мнение [2], что в отличие от теории вероятности в теории нечетких множеств не существует объективного способа задания функции принадлежности, поскольку независимо от физической принадлежности ее субъективная природа остается непреложным фактором. На наш взгляд, эта точка зрения нуждается в поправках. Достаточно напомнить, что при биологических исследованиях достоверность оценок факторов-предсказателей зависит прежде всего от плотности имеющейся на объекте информации (количества наблюдений на единицу площади). При этом практика показывает, что согласованность факторов-предсказателей, свидетельствующих в пользу подтверждения выбранной модели или гипотезы, возрастает по мере увеличения плотности информации, что в известном смысле меру несогласованности можно рассматривать как функцию плотности информации. И далее – опыт биологического моделирования показывает, что мера приближения модели к реальным свойствам моделируемого объекта в общем виде подчиняется закону, имеющему вид (рис. 2):

$$\mu_{(x)} = e^{-kx^2} \quad k > 0.$$

Это означает, что высокая плотность информации, обеспечивающая низкий уровень неопределенности ($\mu_{(x)} > 0.5$), в свою очередь обеспечи-

вает относительно высокую достоверность модели, которая существенно снижается при достижении некоторого количественного порога плотности информации и, как следствие, повышения уровня неопределенности, образуя характерную градиентную зону, с последующим снижением достоверности вплоть до околонулевых значений. Отметим, что в рассматриваемом случае ось абсцисс есть шкала значений λ_{m-n} , имеющая минимальное значение при $\lambda_{\max} = 1$, косвенно свидетельствующая о плотности информации, а ось ординат – шкала функции принадлежности $\mu_{(x)}$, характеризующая уровень неопределенности в подтверждении первоначально выбранной модели для биологического объекта.

Уместен вопрос – сколь важно для исследователя, изучающего живую природу, использование метода, формирующего представление о согласованности факторов-предсказателей относительно выдвинутой им гипотезы? Часто ученый-биолог полагается на свою интуицию, опыт и знания. И действительно в большинстве случаев геоботаник с многолетним опытом работы безошибочно сможет определить тип растительности, не прибегая к закладке пробной площади и ее описанию, а опытный флорист без труда определит вид, не открывая определителя. И, тем не менее, как бы ни был важен при принятии решения фактор интуиции, биологу всегда полезно иметь объективное представление о последствиях своего выбора или решения. Выполнив же описанные выше относительно несложные вычислительные операции, биолог получает возможность оценить неопределенность выдвинутой им гипотезы, учитывая которую, он может рассчитывать на больший успех.

ЛИТЕРАТУРА

1. Саати Т. Принятие решений: метод анализа иерархий. М., 1993. 316 с.
2. Хурегин Я.И. Проблемы неопределенности в задачах нефти и газа. Москва-Ижевск, 2004. 320 с. ❖

ИНФОРМАЦИЯ В НОМЕР

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Научный центр профилактического и лечебного питания ТюмНЦ СО РАН совместно с Научным советом по биохимии РАН, биохимическим обществом при РАН и Обществом биотехнологов России им. Ю.А. Овчинникова проводит Второе международное совещание по фитостероидам 4-7 июля 2010 г. в г. Сыктывкар (Республика Коми, Россия).

ФАУНА КОЛЛЕМБОЛ ПОДЗОНЫ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

На данный момент в мировой фауне насчитывается около 6500 видов коллембол [14]. Фауна ногохвосток северной полосы таежных лесов Восточной Европы изучена достаточно неплохо. Первые сведения о коллемболах данного района получены еще в начале прошлого века, но имеются и более современные таксономические и фаунистические исследования [1].

Исследования проведены начиная с 2000 г. по настоящее время. Изучены хвойные (различные типы еловых, сосновых лесов), березово-осиновые леса, луга, располагающиеся в равнинной части, а также растительные сообщества Печоро-Ильчского заповедника в различных высотных поясах. В работе были использованы стандартные методы количественного и качественного учета насекомых [7]. Всего обработано свыше 1000 почвенных образцов и определено более 150 тыс. ногохвосток.

К настоящему моменту для подзоны средней тайги Республики Коми известен список из 117 видов коллембол, составленный согласно собственным и данным литературы. Впервые для Республики Коми отмечено пять видов, описано два новых вида для науки (*Folsomia torpeda* Potapov, Taskaeva, 2006; *Folsomia kuznetsovae* Potapov, 2009). Фауна коллембол подзоны средней тайги Республики Коми представлена не менее чем 14 семействами и 55 родами. Наибольшим разнообразием отличается сем. Isotomidae (рис. 1), к которому относится треть всех зарегистрированных видов. В следующих пяти семействах: Neanuridae (14 видов), Hypogastruridae (12), Onychiuridae (10), Entomobryidae (8), Sminthuridae (5) заключено 43 % общего видового списка. Далее следуют семейства, содержащие менее пяти видов: Arrhopalitidae (4), Tomoceridae (4), Katiannidae (3), Dicyrtomidae (2), Odontellidae (1), Bourletiellidae (1) и Neelidae (1).

Выявленный список видов является неполным, что, возможно, связано со слабой изученностью лесотундровой и тундровой зон, а также обеднением фауны. Предельной величиной фаунистического разнообразия для столь северных территорий можно считать 179 видов ногохвосток, отмеченных в ходе многолетних исследований в северной Норвегии [11, 12]. Однако, следует отметить, что этот набор видов является фауной крупного региона, чья дифференцированность обуславливает высокое разнообразие. В Пинежском заповеднике (Архангельская обл.) обнаружено 126 видов коллембол, что также свидетельствует о высоком разнообразии [2], в то время как список ногохвосток Кандалакшского заповедника содержит всего 64 вида [4]. В близлежащем районе северной Карелии на побережье Белого моря было зарегистрировано 66 видов [13]. Близкие уров-



А. Таскаева

ни разнообразия фаун характерны и для бореальных районов Сибири: 90 и 108 видов отмечено на высотных профилях юго-восточного Алтая [10] и плато Путорана [1] соответственно; 130 видов – в одном из северо-таежных районов бассейна р. Енисей [3]. Для сравнения, в западноевропейских странах фаунистическое разнообразие существенно богаче и регистрирует от 150 до 200 видов, а иногда и больше [15, 16]. Такое несоответствие фаунистических

данных можно объяснить как разной степенью изученности, так и бедностью фауны того или иного региона.

По преобладающим семействам фауна коллембол исследуемого региона имеет много общего с фаунами европейских стран, расположенных в умеренной зоне (табл. 1). Она очень близка к фауне Финляндии, где сем. Isotomidae в 2-6 раз преобладает над другими, а наименьшее количество видов характерно для сем. Entomobryidae. Тот факт, что сем. Isotomidae является основой населения в сообществах бореальной зоны, отмечен многими исследователями [8, 10, 11]. При продвижении к южным районам доля видов изотомид постепенно уменьшается, доля энтомобриид нарастает (табл. 1).

В целом фауну коллембол Республики Коми можно охарактеризовать как изотомоидную, в которой велика доля видов сем. Isotomidae, но таксономический состав обогащен и другими семействами, относительно богатыми видами: Iso (37 %) – Nea (14) – Hup (11) – Ony (9) – Ent (6). Большинство родов коллембол фауны исследуемого региона (более 70 %) содержат небольшое (1-2) число видов, около 25 % – 3-4 вида. Наиболее богатые видами оказались рода *Folsomia* (12) и *Desoria* (6).

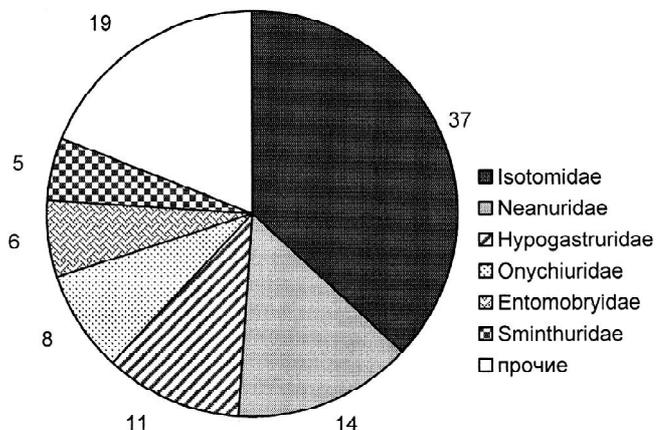


Рис. 1. Доля (%) наиболее богатых видами семейств коллембол подзоны средней тайги Республики Коми.

Таскаева Анастасия Анатольевна – к.б.н., н.с. лаборатории экологии наземных и почвенных беспозвоночных. E-mail: taskaeva@ib.komisc.ru. Область научных интересов: фауна и экология ногохвосток.

Зоогеографическая характеристика

Существует множество различных классификаций ареалов видов [5, 6], которые, как правило, отличаются друг от друга принципами выделения и названиями тех или иных групп ареалов. В основу же любой классификации ареалов положены следующие компоненты: широтная (распространение с севера на юг), долготная (с запада на восток) и высотная (распространение сверху вниз) составляющие. В данной работе рассматриваются только долготная и широтная составляющие. Для обозначения типов ареалов коллембол использовали схему, предложенную К.Б. Городковым [6] для насекомых тундр и лесной зоны европейской части России с некоторыми добавлениями [5].

Соответственно принятому делению, коллемболы Республики Коми принадлежат к восьми долготным группам ареалов (табл. 2). Очевидно, что большинство коллембол Республики Коми распространены лишь в пределах Палеарктики (44 вида). В исследуемом регионе 9 % фауны коллембол составляют виды, обладающие трансевразийским ареалом, проходящим через всю Евразию, от Атлантики до Тихого океана. Европейско-сибирские виды составляют около 16 % фауны коллембол. Значительная группа европейских видов – 25 %. Один вид – *Folsomia fimetarioides* – имеет европейско-западно-сибирский ареал распространения. К восточноевропейско-сибирскому и восточноевропейско-дальневосточному комплексам относятся два и три вида соответственно. Также зарегистрированы виды, обладающие голарктическим ареалом (30 %), и виды, распространенные широко за пределами Голарктики (13 %).

В зональном аспекте преобладают виды с бореальным и полизональным распространением (47 и 26 % соответственно). На долю аркто-бореальных видов приходится около 19 % (табл. 2). Темперантные и арктические виды составляют 5 и 3 % соответственно. При этом полизональными являются широкоареальные (голаркты, космополиты, а также евро-сибирские и европейские) виды. Бореальным распространением обладают виды из всех региональных групп, однако, преобладают европейские, голарктические и евро-сибирские виды. Аркто-бореальные виды представлены почти всеми региональными группами. К арктическим принадлежат виды с европейско-сибирским и восточноевропейско-дальневосточным, а к темперантным – с голарктическим, европейским и европейско-западно-сибирским ареалами.

Рис. 2. Доля (%) долготных (А) и зональных (Б) групп ареалов коллембол в семействах Onychiuridae (I), Hypogastruridae (II), Neanuridae (III), Isotomidae (IV), Entomobryidae (V) и прочие (VI).

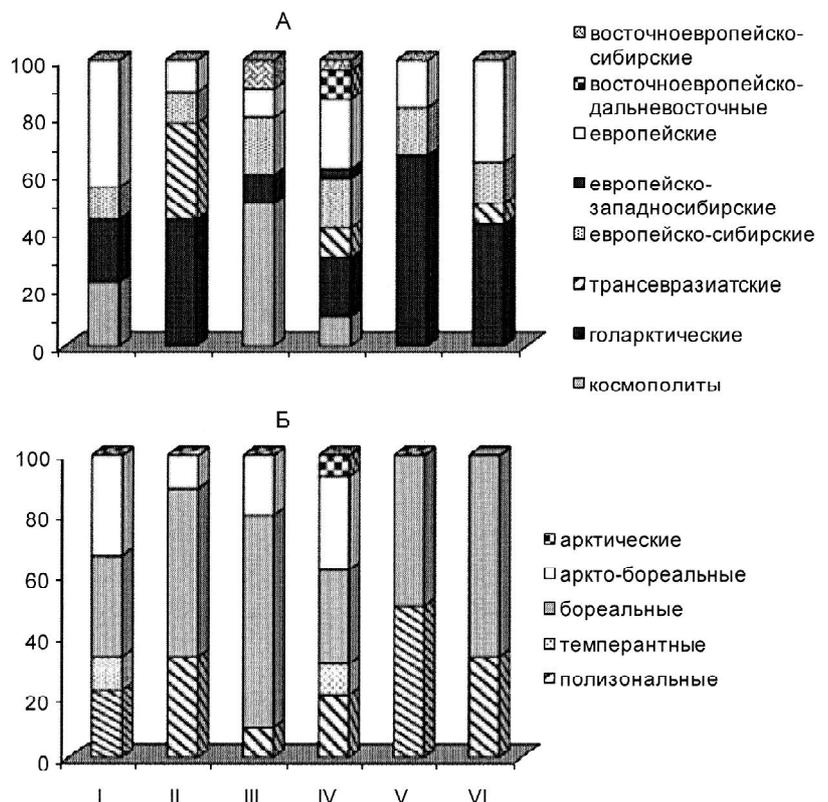
Таблица 1
Доля (%) пяти наиболее богатых видами семейств коллембол в некоторых государствах и регионах

Страна, регион	Iso	Ony	Hyp	Nea	Ent	Остальные
Финляндия	37.2	19.4	12.8	10.6	6.7	13.3
Великобритания	27.4	13.1	13.3	11.8	15.1	19.3
Нидерланды	23.4	11.5	13.9	7.2	15.8	28.2
Югославия	13.3	9.5	12.4	12.4	28.6	23.8
Украина	21.3	16.2	7.4	8.8	21.3	25.0
Россия						
Сибирь	27.3	12.7	12.7	11.8	12.7	22.8
Республика Коми	37.0	9.0	11.0	14.0	6.0	23.0

Примечание: Iso – сем. Isotomidae, Ony – Onychiuridae, Hyp – Hypogastruridae, Nea – Neanuridae, Ent – Entomobryidae.

Таблица 2
Долготные и зональные группы ареалов коллембол Республики Коми

Элементы фауны	Число видов	Доля, %
Космополитные	10	12.9
Голарктические	23	29.9
Палеарктические	44	57.2
трансевразийские	7	9.1
европейско-сибирские	12	15.6
европейско-западносибирские	1	1.3
европейские	19	24.7
восточноевропейско-дальневосточные	3	3.9
восточноевропейско-сибирские	2	2.6
Всего проанализировано	77	100
Полизональные	20	25.6
Темперантные	4	5.1
Бореальные	37	47.4
Аркто-бореальные	15	19.2
Арктические	2	2.7
Всего проанализировано	78	100



В основных семействах доля видов с определенным типом ареалов несколько варьирует (рис. 2А). Космополиты имеются только в трех семействах: Isotomidae, Neanuridae и Entomobryidae, трансевразийские – в семействах Isotomidae и Hurogastruridae. Почти во всех семействах достаточно высока доля голарктических видов. Доля видов с европейским ареалом наиболее высока в семействах Isotomidae, Onychiuridae, европейско-сибирские виды присутствуют во всех массовых семействах. Необходимо также отметить, что семейство Isotomidae отличается своим разнообразием: здесь присутствуют виды с восточноевропейско-сибирским, восточноевропейско-дальневосточным и европейско-западносибирским ареалами. Анализ зонального распространения (рис. 2Б) показал, что все группы присутствуют лишь в семействе Isotomidae. Полизональные виды преобладают в семействах Isotomidae, Hurogastruridae и Entomobryidae. Бореальные виды хорошо представлены в семействах Isotomidae, Hurogastruridae и Neanuridae. Доля аркто-бореальных видов в семействах незначительна. Темперантные виды встречаются только в семействах Onychiuridae и Isotomidae, арктические – только в последнем.

В заключение следует отметить, что анализ видовых групп (т.е. на основе числа видов) позволяет представить общую картину, характерную для фауны коллембол подзоны средней тайги Республики Коми, где по числу видов преобладают коллемболы из семейств Isotomidae, Neanuridae, Hurogastruridae, Onychiuridae, Entomobryidae (вместе они составляют около 77 % спектра). Специфику фауны Республики Коми определяют присутствие видов с восточноевропейско-дальневосточным (3 вида), восточноевропейско-сибирским (2) и европейско-западносибирским ареалами распространения (1).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бабенко А.Б.* Ногохвостки западного Пуптура: фауна и высотная дифференциация населения // Зоол. журн., 2002. Т. 81, № 7 С. 779-796.
2. *Бабенко А.Б.* Ногохвостки (Hexapoda, Collembola) карстовых ландшафтов Пинежского заповедника // Зоол. журн., 2008. Т. 87, № 3. С. 292-305.

3. (*Бабенко А.Б.*) Babenko A.B. Collembola fauna of the Turukhansk territory // Rus. Entomol. J., 2007. Vol. 16, № 4. P. 361-383.

4. (*Бызова Ю.Б.*) Почвенные беспозвоночные беломорских островов Кандалакшского заповедника / *Ю.Б. Бызова, А.В. Уваров, В.Г. Губина* и др. М.: Наука, 1986. 312 с.

5. *Воронин А.Г.* Зоогеографический анализ фауны жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесной зоны Среднего Урала // Энтомол. обозрение, 2000. Т. 79, вып. 2. С. 328-340.

6. *Городков К.Б.* Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР // Ареалы насекомых европейской части СССР. Атлас. [Карты 179-221]. Л., 1984. С. 3-20.

7. Количественные методы в почвенной зоологии / *Ю.Б. Бызова, М.С. Гиляров, В. Дунгер* и др. М., 1987. 288 с.

8. *Кузнецова Н.А.* Организация сообществ почвообитающих коллембол. М., 2005. 244 с.

9. *Стебаева С.К.* Экология ногохвосток (Collembola) юго-восточного Алтая // Экология и структура населения почвообитающих животных Алтая. Новосибирск, 1973. С. 24-138. – (Вопр. экологии; № 2).

10. *Чернов Ю.И.* Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 220 с

11. *Fjellberg A.* The Collembola fauna of Troms and Finnmark, North Norway // Fauna Norw. Ser. B., 1988. Vol. 35. P. 5-20.

12. *Fjellberg A.* The Collembola of Fennoscandia and Denmark // Fauna entomologica Scandinavica, 1998. Vol. 35. 184 p.

13. *Pomorski R.J., Skarzynski D.* Springtails (Collembola) collected in Chupa Inlet region (N Karelia, Russia) // Acta univ. wratislaviensis, 1995. № 29. P. 48-57.

14. *Rusek J.* Collembola succession on deposits from a chemical dry // Pedobiologia, 2003. 48. S. 519-525.

15. *Szeptycki A.* Fauna of the springtails (Collembola) of the Ojcow National Park in Poland // Acta Zool. Cracov., 1967. Vol. 12. P. 219-280.

16. *Weiner W.* Collembola of the Pieniny National Park in Poland. // Acta Zool. Cracoviensia, 1981. Vol. 25. P. 417-500.

СТРУКТУРА ЗООБЕНТОСА И ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ВОДЫ ОЗЕР БОЛОТНОГО ЗАКАЗНИКА «ОКЕАН»

В июле-августе 2009 г. в рамках международного проекта ПРООН/ГЭФ «Укрепление системы особо охраняемых природных территорий Республики Коми в целях сохранения биоразнообразия первичных лесов в районе верховьев р. Печора» проведена инвентаризация донных сообществ крупных озер и связанных с ними водотоков, а также обследована водная фауна небольших мелководных водо-

емов на территории болотного заказника «Океан». Самое крупное в Европе болото Океан, площадью 1790 км², расположено на водосборе нижнего течения р. Печора. На территории подобных крупных болотных систем, как правило, сосредоточены десятки и сотни озер, содержащие огромные запасы чистой пресной воды. Болотные экосистемы играют ключевую роль в глобальных процессах связы-



О. Лоскутова



Л. Хохлова

Лоскутова Ольга Александровна – к.б.н., с.н.с. отдела экологии животных. E-mail: loskutova@ib.komisc.ru. Область научных интересов: гидробиология, фауна и экология донных сообществ.

Хохлова Людмила Геннадьевна – н.с. этого же отдела. E-mail: hohlva@ib.komisc.ru. Область научных интересов: химический состав и качество поверхностных вод.

вания углерода и регенерации кислорода, поддержания водного баланса, сохранения биологического разнообразия на обширных территориях. В последние годы болота становятся объектом пристального внимания ученых, так как являются наименее нарушенным типом экосистем во многом благодаря их труднодоступности.

Нами были обследованы озера Нижнее Маерское (центральная часть заказника) и Ыджыд Косты (юго-восточная часть системы Волочанских озер). Гидробиологические и гидрохимические исследования озер и водотоков, расположенных в пределах болотного заказника, ранее не проводились.

В озерах пробы зообентоса отбирали по трем створам, проходящим по южной, северной и центральной части водоема. На каждом створе пробы взяты у противоположных берегов (на расстоянии 15-20 м от берега) и в середине озера. Пробы отбирали дночерпателем Петерсена с площадью захвата 1/40 см², в мелководных водоемах с плотным песчаным грунтом – гидробиологическим скребком с длиной лезвия 30 см. В небольших водоемах производили лов насекомых водным сачком в прибрежных зарослях. Все пробы зообентоса промывали через газ с ячейей 0.23 мм и фиксировали 4%-ным раствором формальдегида; крупных моллюсков – 78%-ным раствором этилового спирта. Всего было отобрано 34 количественные пробы зообентоса, произведено 12 фаунистических сборов. Одновременно со сбором зообентоса отбирали воду на гидрохимический анализ. Отбор проб воды осуществлялся с глубины 0.5 м в полиэтиленовые и стеклянные флаконы. Химико-аналитические работы на определение макро- и микроэлементов, биогенных, органических и загрязняющих веществ проводили в стационарных условиях сотрудники аккредитованной Экоаналитической лаборатории В.В. Ситникова и Т.С. Сытарь. Концентрацию ионов Са⁺⁺, Na⁺ и K⁺ определяли с применением пламенно-фотометрической спектрометрии, ионов PO₄⁻, NH₄⁺ – методами фотометрического, HCO₃⁻ – потенциометрического, Cl⁻ и SO₄⁻ – ионохроматографического, Fe, Mn, Zn, Cu, Mo, Pb, Cd, Ni – атомно-абсорбционного определений.

Озеро Нижнее Маерское, расположенное в 40 км от с. Окунев Нос, является истоком р. Маерская Виска, в озеро впадает ручей без названия [1]. Озеро имеет, как и другие исследован-

ные нами крупные водоемы, вытянутую форму, но несколько меньшую площадь водного зеркала. Расположено оно среди болот на высоте 42 м над уровнем моря и окружено узкой полосой смешанного леса (ель, береза, ива). Общая площадь водосбора составляет 137 км², площадь водного зеркала озера – 1.5 км². Вода мутноватая, слегка зеленоватого оттенка, прозрачность по диску Сэски – 0.4-0.8 м. В южной части озера наблюдались густые заросли макрофитов. К особенностям природных факторов, под влиянием которых формируется химический состав воды описываемых озер, относится высокая степень заболоченности данного региона. В жаркую летнюю погоду вода в озере хорошо прогревается (до 20-25 °С), но у дна местами вода очень холодная. Высокая температура воды способствует ускорению биохимических процессов в водоеме. Реакция воды была слабощелочной (рН 7.30-7.55). В условиях избыточного увлажнения, распространения слаборастворимых почвообразующих пород и тундровых почв в оз. Нижнее Маерское наблюдалась низкая минерализация воды (35.3-52.5 мг/дм³). Среди анионов доминирующая роль принадлежит гидрокарбонатным ионам (17.7-28.9 мг/дм³), а среди катионов преобладают ионы натрия (6.2-9.0 мг/дм³). В связи с этим вода имеет гидрокарбонатно-натриевый или смешанный гидрокарбонатно-натриево-кальциевый состав.

Вода в озере характеризуется достаточно высоким содержанием органического вещества (ОВ), в том числе гумусового происхождения. Соотношение перманганантной (12.8-13.6 мг/дм³) и бихроматной окисляемости (30.0-34 мг/дм³), составившее 38-45 %, указывает на преобладание в воде аллохтонного органического вещества гумусовой природы, обуславливающей повышенную цветность. Биогенные вещества в разных точках озера распределяются менее равномерно, чем макроэлементы или органические вещества. В северной части озера зафиксировано отсутствие аммонийного азота и повышенная концентрация нитратов (1.30 мг/дм³). В замкнутых водоемах различные микробальные процессы превращения одних форм азота в другие протекают более заметно. В данном случае превалировал процесс нитрификации, косвенно свидетельствующий о благоприятном насыщении воды растворенным кислородом, поскольку нитрификация не идет в анаэробных условиях [6]. В цен-

тральной части озера и его южном побережье вода была обеднена и аммонийным азотом (0.05-0.09 мг/дм³), и NO₃ (0.04-0.08 мг/дм³). Концентрация минерального фосфора изменялась от 0.021 до 0.170 мг/дм³. Минимальное количество его зафиксировано в северной части озера, наиболее высокое содержание обнаружено в центре водоема.

Содержание соединений железа во всех случаях превышало предельно допустимые концентрации в 4.5-6.6 раза, что вполне характерно для гумифицированных вод, поскольку наблюдается прямая зависимость между содержанием соединений железа и органическими веществами. Обусловлено это повышением устойчивости соединений Fe в водных растворах при наличии гуминовых и фульвокислот, образующих с ним прочные комплексные соединения [4]. Концентрация соединений марганца (3.1-5.5 мг/дм³) полностью согласуется с содержанием соединений железа. Концентрация кремния (0.25-0.39 мг/дм³), присутствующего в поверхностных водах в виде мономеров и димеров, на разных участках озера распределена более равномерно. Источником поступления соединений кремния в поверхностные воды могут быть болотные воды, насыщенные гумусом, и атмосферные осадки. Снижение концентрации растворенных соединений кремния в озерной воде объясняется потреблением их водными организмами, что особенно заметно в периоды интенсивного развития диатомовых водорослей. Возрастание содержания кремния возможно в результате регенерации его из отмершего планктона [6]. Микроэлементы в виде соединений меди, цинка, свинца, кадмия, кобальта, молибдена и никеля либо отсутствовали, либо обнаружены в концентрациях, не превышающих предельно допустимые нормы для рыбохозяйственных водоемов.

В северной части озера грунты в побережье песчано-илистые или песчаные, в центре – илистые. В водной фауне (табл. 1) численно преобладают низшие ракообразные (веслоногие и ветвистоусые раки) и черви (нематоды и олигохеты). Насекомые представлены лишь редко встречающимися личинками поденок, а также личинками и куколками двукрылых – хирономид. Биомасса бентоса довольно низкая – 0.6 г/м², доминируют хирономиды, малощетинковые черви и моллюски. Немного богаче по составу и количественному развитию бентос

центральной части озера. Грунты прибрежной зоны здесь представлены песками с наносами «кладоцерового» ила, состоящего из массы отмерших раковин ветвистоусых рачков, в глубокой части (свыше 4 м) – илами. На песчаных грунтах обитают преимущественно нематоды и низшие ракообразные, среди которых встречено множество крупных фитофильных рачков *Sida crystallina* и *Polyphemus pediculus*. Среди гарпактицид (Copepoda) обнаружен вид *Morararia brevipres*, который служит индикатором гумифицированных вод. В прибрежной зоне встречены поденки р. Saepis, живущие на илистом грунте. В наиболее мелководной южной части озера (глубина 0.5-0.7 м) водная поверхность покрыта зарослями рдеста, кубышки, роголистника и других водных растений. Население илистых грунтов состоит из девяти групп гидробионтов, среди которых как по численности, так и по биомассе доминируют хирономиды и олигохеты (табл. 1). Эта часть озера является наиболее продуктивной, средняя биомасса бентоса здесь составляет около 3 г/м² при численности 9.5 тыс. экз./м², что превышает эти показатели для других районов озера.

В целом зообентос оз. Нижнее Маерское не слишком разнообразен и представлен 13 группами гидробионтов, обычными для северных озер, среди которых численно преобладают черви, низшие ракообразные и хирономиды (табл. 1). Количественные показатели развития бентоса невысокие – численность 6.3 тыс. экз./м², биомасса – 1.6 г/м².

Маерская виска в северной части озера имела воду коричневого цвета, наблюдалось массовое развитие синезеленых и слизистых водорослей. Берега поросли ивой, березой, елью. Ширина виски около 10 м, грунты песчаные, глубина около 0.5 м, прозрачность воды 0.45 м. Течение почти отсутствует. Минерализация воды очень низкая (29.5 мг/дм³). По химическому составу вода характеризуется как гидрокарбонатно-натриевая. Насыщенность воды органическими веществами было немного ниже, чем в озере (ПО 11.2, ХПК 28.0 мг/

Таблица 1
Зообентос северной (первая строка), центральной (вторая строка) и южной (третья строка) частей водоемов

Группа	Численность, экз./м ²	Биомасса, мг/м ²
Озеро Нижнее Маерское (по створам) 26.07.2009 г.		
Hydrozoa	–	–
Nematoda	26.7 (0.5)	16.0 (1.4)
	13.3 (0.1)	6.7 (0.2)
Oligochaeta	733.3 (17.5)	0.7 (0.1)
	786.7 (14.9)	0.8 (0.1)
	120.0 (1.3)	0.1 (<0.1)
Tardigrada	586.7 (14.0)	146.7 (23.3)
	586.7 (11.1)	184.0 (15.8)
Mollusca	4573.3 (48.1)	766.7 (26.1)
	–	–
Cladocera	20.0 (0.4)	8.0 (0.7)
	–	–
Harpacticoida	80.0 (1.9)	106.7 (16.9)
	–	–
Другие Copepoda	26.7 (0.3)	13.3 (0.5)
	1053.3 (25.2)	10.5 (1.7)
Ostracoda	2000.0 (37.9)	728.0 (62.6)
	213.3 (2.2)	2.1 (0.1)
Hydracarina	26.7 (0.6)	0.3 (<0.1)
	180 (3.4)	1.8 (0.2)
Ephemeroptera, lv.	1146.7 (27.4)	11.5 (1.8)
	1220.0 (23.1)	33.4 (2.9)
Chironomidae, lv.	80.0 (0.8)	0.8 (<0.1)
	–	–
Chironomidae, pp.	13.3 (0.3)	0.1 (<0.1)
	80.0 (0.8)	0.8 (<0.1)
Ceratopogonidae, lv.	26.7 (0.6)	26.7 (4.2)
	53.3 (1.0)	26.7 (2.3)
Vcero	40.0 (1.0)	33.3 (5.3)
	73.3 (1.4)	44.0 (3.8)
Chironomidae, pp.	–	–
	413.3 (9.9)	226.7 (36.0)
Bcero	306.7 (5.8)	113.3 (9.7)
	4320.0 (45.4)	2086.7 (71.1)
Ceratopogonidae, lv.	80.0 (1.9)	66.7 (10.6)
	–	–
Vcero	66.7 (0.7)	53.3 (1.8)
	–	–
Bcero	6.7 (0.1)	6.7 (0.6)
	13.3 (0.1)	2.7 (0.1)
Bcero	4186.7	629.7
	5273.3	1162.8
	9506.7	2933.2
Озеро Ыджыд-Косты (по створам) 31.07.2009 г.		
Nematoda	1413.3 (15.6)	1.4 (0.1)
Oligochaeta	1466.7 (31.7)	1.5 (0.3)
	1466.7 (36.8)	1.5 (0.2)
Tardigrada	293.3 (3.2)	93.3 (3.3)
	320.0 (6.9)	153.3 (36.5)
Mollusca	733.3 (18.4)	333.3 (49.7)
	–	–
Cladocera	13.3 (0.3)	0.7 (0.2)
	–	–
Copepoda	–	–
	26.7 (0.7)	66.7 (9.9)
Ostracoda	1800.0 (19.9)	18.0 (0.6)
	400.0 (8.6)	4.0 (1.0)
Ephemeroptera, lv.	106.7 (2.7)	1.1 (0.2)
	3000.0 (33.1)	30.0 (1.1)
Chironomidae, lv.	1866.7 (40.3)	18.7 (4.4)
	826.7 (20.7)	8.3 (1.2)
Chironomidae, pp.	53.3 (0.6)	0.5 (<0.1)
	173.3 (3.7)	1.7 (0.4)
Vcero	266.7 (6.7)	2.7 (0.4)
	13.3 (0.1)	106.7 (3.8)
Bcero	–	–
	2466.7 (27.2)	2546.7 (90.2)
Bcero	360.0 (7.8)	226.7 (54.0)
	506.7 (12.7)	190.7 (28.4)
Bcero	26.7 (0.3)	26.7 (0.9)
	26.7 (0.6)	13.3 (3.2)
Bcero	53.3 (1.3)	66.7 (9.9)
	9066.7	2823.3
Bcero	4626.7	419.9
	3986.7	670.8

Примечание. Здесь и далее: прочерк – отсутствие группы, в скобках указана ее доля для каждой из частей водоемов (%).

дм³). Концентрация соединений железа превысила ПДК_{рбхз} в 3.1 раза. Аммонийный азот не обнаружен, но зафиксирована высокая концентрация нитратов – 4.27 мг/дм³. Донное население виски (табл. 2) по составу сходно с таковым озера, лишь доля моллюсков здесь выше. При значительной численности донных организмов (10.1 тыс. экз./м²), биомасса бентоса невысокая – 1.6 г/м². Более высокая минерализация (88.8 мг/дм³) за счет повышения концентрации ионов хлора (20.1 мг/дм³) и натрия (21.0 мг/дм³) наблюдалась в ручье, несущем воды в оз. Нижнее Маерское. Температура воды ручья была 16 °С, глубина 0.8 м, прозрачность 0.5 м. В нем зафиксировано незначительное повышение, в сравнении с водой озера, содержания органического вещества, соединений железа (9.9 ПДК_{рбхз}), минерального фосфора (0.320 мг/дм³), нитратов (1.3 мг/дм³) и отсутствие аммонийного азота. Донная фауна состояла из хирономид, составляющих по численности и биомассе более 50 % общего бентоса, малощетинковых червей, моллюсков и низших ракообразных (табл. 2). Численность бентоса была довольно высокой – 18.6 тыс. экз./м², биомасса мало отличалась от таковой озера и виски – 1.7 г/м².

Гораздо более разнообразной водной фауной отличаются небольшие озера заказника, лежащие среди болот, для которых характерна очень низкая минерализация воды (2.03-3.27 мг/дм³) при отсутствии гидрокарбонатных ионов. Причиной их отсутствия в воде озер может быть кислая среда, в условиях которой НСО₃ удаляется в виде СО₂ [4]. В этих озерах зафиксированы отсутствие нитратов, невысокие концентрации минерального фосфора (0.009 мг/дм³) и аммонийного азота (0.01 мг/дм³). Содержание гумусового органического вещества было вдвое ниже, чем в воде оз. Нижнее Маерское (ПО 8.8 мг/дм³). Содержание соединений железа в воде отдельных озер было различным и колебалось в пределах (0.04-0.68 мг/дм³). Особенно богата в небольших озерах по сравнению с более крупными водоемами фауна амфибиотических и водных насекомых.

Здесь встречены водные жуки, ручейники, стрекозы и личинки двукрылых из трех семейств. По берегам озер в массе летали имаго ручейников, видовая принадлежность которых пока не определена.

В небольших озерках, расположенных в окрестностях оз. Нижнее Маерское, по личинкам удалось определить несколько видов стрекоз из подотряда Anisoptera: *Aeshna juncea* (L., 1758), *Aeshna subarctica* Walker, 1908, *Leucorrhinia dubia* (Vander Linden, 1825), *Leucorrhinia rubicunda* (L., 1758). Сборы личинок стрекоз из мелких водоемов близ оз. Ыджыд-Косты выявили наличие еще двух видов: *Coenagrion hastulatum* (Charpentier, 1825) и *Libellula quadrimaculata* L., 1758, которые дополнили список видов этого отряда. Личинки стрекоз сем. Aeshnidae и Coenagrionidae – типичные обитатели зарослей высших водных растений малопроточных озер с обильным содержанием органических веществ. Все перечисленные виды стрекоз вполне ожидаемы для данной территории [1].

Е.Н. Роговцовой было определено по имаго восемь видов жуков (Coleoptera): сем. Gyrinidae – *Gyrinus marinus* Gyllenhal, 1808; сем. Dytiscidae: *Hygroplitis quinque-lineatus* (Zetterstedt, 1828); *Hydroporus erythrocephalus* (L., 1758); *Agabus serricornis* (Paykull, 1799); *Agabus arcticus* (Paykull, 1798); *Agabus* sp.; *Rhantus exsoletus* (Forster, 1771); *Graphoderes zonatus zonatus* (Hoppe, 1795); *Dytiscus circumcinctus* Ahrens, 1811. Все эти жуки ранее указывались для водоемов европейского северо-востока России [6, 8]. Обитают они в разнообразных стоячих и медленно текущих водах: *H. quinque-lineatus* встречается в торфяных ямах и лужах, *H. erythrocephalus* – типичный обитатель болотных водоемов. Количественные показатели зообентоса одного из таких обследованных озер, однако, тоже были довольно низкими (табл. 3).

Второе крупное исследованное оз. Ыджыд-Косты лежит на высоте 30 м над уровнем моря, в 7.2 км южнее р. Летняя, в 45 км западнее от с. Кипиево [1]. Площадь водосбора составляет 290 км², площадь водного зеркала – 1.8 км². Температура воды в период исследований была 16-

Таблица 2
Зообентос виски Нижняя Маерская (верхняя строка) и ручья (нижняя строка), 26.07.2009 г.

Группа	Численность, экз./м ²	Биомасса, мг/м ²
Hydrozoa	320 (3.2)	160 (10.2)
Nematoda	–	–
Oligochaeta	2280 (22.5)	2.28 (0.1)
Tardigrada	–	–
Mollusca	1320 (13.0)	480 (30.5)
Cladocera	2000 (10.7)	400 (23.8)
Harpacticoida	360 (3.6)	36 (2.3)
Др. Copepoda	–	–
Ostracoda	240 (2.4)	320 (20.3)
Ephemeroptera, lv.	240 (1.3)	280 (16.7)
Chironomidae, lv.	1840 (18.2)	18.4 (1.2)
Всего	3840 (20.6)	38.4 (2.3)
	40 (0.4)	0.4 (<0.1)
	–	–
	1760 (17.4)	17.6 (1.1)
	1680 (9.0)	16.8 (1.0)
	–	–
	320 (1.7)	3.2 (0.2)
	600 (5.9)	260 (16.5)
	–	–
	1360 (13.4)	280 (17.8)
	10560 (56.7)	940 (56.0)
	10120	1574.68
	18640	1678

21.2 °С, глубина отбора проб – 1.0-5.5 м, прозрачность – 0.3-0.45 м. Озеро имеет сильно удлинённую форму. Грунты представлены преимущественно черными илами.

Вода в оз. Ыджыд Косты характеризуется низкой концентрацией макроэлементов, сумма главных ионов не превышает 59.0-71.6 мг/дм³. В формировании химического состава воды наблюдается незначительное превышение ионов натрия (8.1-8.2 мг/дм³) относительно катионов кальция 7.1-7.4 мг/дм³. Сульфатные ионы (1.03-

Таблица 3
Зообентос небольшого озера вблизи оз. Нижнее Маерское

Группа	Численность, экз./м ²	Биомасса, мг/м ²
Nematoda	22.2 (2.1)	<0.1 (<0.1)
Oligochaeta	33.3 (3.1)	11.1 (0.7)
Cladocera	277.5 (25.8)	2.8 (0.2)
Copepoda	133.2 (12.4)	1.3 (0.1)
Hydracarina	22.2 (2.1)	8.9 (0.6)
Coleoptera, lv.	11.1 (1.0)	6.7 (0.4)
Trichoptera, lv.	То же	22.2 (1.5)
Hemiptera	22.2 (2.1)	27.8 (1.9)
Odonata, lv.	11.1 (1.0)	788.1 (53.1)
Chironomidae, lv.	377.4 (35.1)	377.4 (25.4)
Chironomidae, pp.	11.1 (1.0)	5.6 (0.4)
Ceratopogonidae, lv.	22.2 (2.1)	22.2 (1.5)
Chaoborinae, lv.	122.1 (11.3)	210.0 (14.2)
Всего	1076.7	1484.9

1.14 мг/дм³) и хлориды (3.40-3.50 мг/дм³) содержатся в небольших количествах. Содержание гумусового органического вещества в воде оз. Ыджыд Косты немного ниже, чем в воде оз. Нижнее Маерское, о чем свидетельствует более низкая величина перманганатной окисляемости (8.0-9.6 мг/дм³). Бихроматная окисляемость также была ниже, чем в воде оз. Нижнее Маерское, но лишь незначительно (24.0-29.0 мг/дм³). Вода северной и центральной частей озера характеризовалась отсутствием аммонийного азота, но в южной части концентрация NH₄ превысила ПДК_{рбкз} в 2.7 раза. Наибольшая концентрация минерального фосфора (0.129 мг/дм³) зафиксирована в центре озера, а количество соединений железа (0.04-0.07 мг/дм³) на всех обследованных участках было незначительно. Концентрации всех микроэлементов находились в пределах допустимых норм.

Зообентос северной наиболее глубоководной части озера представлен лишь семью группами гидробионтов (табл. 3). Наиболее многочисленны веслоногие ракообразные и хирономиды, последние составляют 90 % биомассы бентоса. Из поденок лишь редко встречаются представители р. Caenis. Бентос центральной и южной частей озера был беднее количественно по сравнению с северной частью. Средняя численность здесь варьировала в пределах 4.0-4.6 тыс. экз./м², биомасса составляла доли грамма – 0.4-0.7 г/м². На этих створах численность хирономид была невысокой (0.4-0.5 тыс. экз./м²) по сравнению с северной частью (2.5 тыс. экз./м²), зато среди зарослей макрофитов в южной части озера были гораздо более многочисленны олигохеты. В целом средние количественные показатели развития зообентоса оз. Ыджыд-Косты (5.9 тыс. экз./м² и 1.3 г/м²) несколько ниже аналогичных показателей оз. Нижнее Маерское.

Установлено, что в формировании химического состава воды рассматриваемого региона существенную роль играют поверхностные осадки и заболоченность территории. Под влиянием этих условий формируются ультрапресные и пресные воды (2.04-71.6 мг/дм³) с кислым или близким к нейтральному pH. Среди главных ионов натрия и кальций

содержатся примерно в равных количествах, отчего по химическому составу вода имеет смешанный характер. В ультрапресных водах отсутствуют гидрокарбонатные ионы. Озера различались по насыщению воды органическими и биогенными веществами. Микроэлементы во всех водоемах содержались в концентрациях, не превышающих предельно допустимые нормы.

В результате проведенных работ получены первые сведения о видовом разнообразии водной фауны, структуре донных сообществ и их количественном развитии ряда водоемов и водотоков, расположенных на территории болотного заказника «Океан». В однородных условиях среды крупных озер выявлено значительное сходство структуры зообентоса, почти полное отсутствие крупных амфибиотических насекомых (стрекоз, ручейников). Основу населения дна составляют низшие раки, хирономиды и олигохеты. Донное население прибрежной зоны несколько более разнообразно, глубоководные участки озер имеют в состав

зообентоса четыре-шесть групп гидробионтов и более высокую биомассу. Установлено довольно слабое количественное развитие зообентоса, низкая кормовая база для рыб-бентофагов (средняя биомасса бентоса около 1.5 г/м²). В целом величины количественного развития бентоса намного ниже, чем в изученных ранее водоемах Большеземельской тундры: Вашуткиных, Харбейских и Падимейских озер [2, 3, 5]. В небольших озерах болотного заказника выявлена довольно богатая фауна крупных насекомых – стрекоз, водных жуков и ручейников. Видов из Красной книги Республики Коми и Красной книги России на территории заказника пока не обнаружено, но обработка собранных материалов еще не закончена, многие группы гидробионтов направлены на определение специалистам. Исследования болотных экосистем требуют дальнейшего продолжения, так как они являются важнейшими компонентами природной среды, способствующими поддержанию экологического равновесия региона.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гидрологическая изученность. Т. 3. Северный край. Л., 1965. 610 с.
2. Зверева О.С. Бентос и общие вопросы гидробиологии Вашуткиных озер // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера. М.: Наука, 1966. С. 112-136.
3. Зверева О.С. Проблемы зональности и интразональности в лимнологии Крайнего Севера // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970. С. 244-248.
4. Поверхностные воды озерно-речной системы Шуи в условиях антропогенного воздействия. Петрозаводск, 1991. 210 с.
5. Попова Э.И. Бентос оз. Харбей и его продукция // Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. Л., 1976. С. 101-103.
6. Седых К.Ф. Животный мир Коми АССР. Беспозвоночные. Сыктывкар, 1974. 191 с.
7. Современное состояние водных объектов Республики Карелия. Петрозаводск, 1998. 188 с.
8. (Роговцова Е.К.) Rogovtsova E.K. Water beetles (Coleoptera) of the Pechora rivers basin in Russia // Norw. J. Entomol., 2001. Vol. 48, № 1. С. 185-190.

КОМПОНЕНТЫ МИКРОСТРОЕНИЯ КАК НОСИТЕЛИ ПАМЯТИ ОБ УСЛОВИЯХ ПОЧВООБРАЗОВАНИЯ В ТУНДРЕ

Формирование почв в высоких широтах происходило в изменчивых и сложных палеогеографических условиях голоцена под воздействием разнообразных растительных формаций в различные этапы. Выявление основных этапов формирования почв и характера почвообразования в различные интервалы голоцена, особенно в его поздние фазы, необходимо для прогнозных разработок экологических последствий будущих изменений природной среды, учитывая циклический характер изменения палеоклимата и возможные повторения его эпизодов в будущем. Согласно Г.В. Добровольскому с соавторами [3], одним из методов прогноза является палеопедологический, подразумевающий изучение эволюции почв в голоцене на основании как погребенных почв, так и унаследованных признаков в современных почвах. Территория Большеземельской тундры, как и в целом криогенного сектора, характеризуется наименьшей информативностью о стадиях педогенеза в голоцене. Известны лишь почвы, погребенные под торфом и эоловыми песками, впервые найденные Ю.А. Ливеровским [7, 8] в центральной части Большеземельской тундры. Изучены вещественный состав отложений и заключенные в них палино- и палеонтологические остатки [1],



Г. Русанова

торфяники бассейна Хайпудырской губы Баренцева моря [2], выполнены реконструкции палеогеографических условий голоцена [4, 10].

Цель работы – оценка современных и унаследованных признаков тундровых почв, отражающих процессы их формирования во временном масштабе, на основе детального анализа микростроения, физико-химических свойств и состава органического вещества.

Объектами исследований послужили почвы, формирующиеся в суглинистых отложениях в ландшафтах типичной и южной подзон тундры и лесотундры, в бассейнах рек Варкнивьяха, Море-ю, Ортина и Хоседа-ю. Изучались почвы дренированных поверхностей в основных микрокомплексах и топоэкологических катенах. Методической основой являлось детальное исследование макро-мезо-микроморфологии и физико-химических свойств почв. При морфологическом описании индексация горизонтов и классификация почв даны в соответствии с классификацией и диагностикой почв России [6]. Физико-химические свойства почв определялись по стандартным методикам. Микроморфологические свойства изучены в шлифах с использованием микроскопа МИН-8. Состав гумуса определен по схеме

Кононовой и Бельчиковой с использованием пирофосфатной вытяжки.

Глееземы криометаморфические, формирующиеся на суглинисто-глинистых отложениях, исследованы в бассейне р. Варкнивьяха (в 30 км от побережья Баренцева моря) в ландшафте пятнисто-бугорковатых тундр. Четко дифференцированная почва: [АО (0-3 см)–G (3-14 см)–Bg (14-34 см)–BC (34-80 см)] характеризуется кислой реакцией, элювиально-иллювиальным распределением гумусо-Fe соединений в облегченной части (гор. G-Bg). В гор. Bg отчетливо заметны гумусо-Fe пленки на зернах, коагуляционные сгустки и бурые микрзоны. Отмытость от глинистых пленок скелетных зерен верхней части профиля (гор. G) сопровождается формированием глинистых и пылевато-глинистых натеков и пленок, чешуйчато-волокнутой плазмы в гор. BC. Глинистые натеки не связаны с современным режимом почвообразования, унаследованы от прошлых фаз дифференциации профиля. Согласно И.В. Игнатенко [5] и Ю.А. Ливеровскому [9], профильная дифференциация относится к лесной стадии среднеголоценового климатического оптимума. Таким образом, выявлены полигенетичность почвы, формирование вложенного субпрофиля, который относится к позднеголоценовым этапам почвообразования. Подобные почвы обнаружены также в бассейнах рек Море-ю (типичная тундра), Ортина (южная тундра), Хоседа-ю (лесотундра).

Глееземы криометаморфические [0 (0-5 см)–Bg(G) (5-22 см)–CRM1 (22-38 см)–CRM2 (38-65 см)–Cf (65-70 см)–Д (с 70 см)], формирующиеся на суглинках, подстилаемых песками, изучены в бассейне р. Воркута. Судя по морфологическому описанию, в гор. Bg(G) преобладают бурые тона окраски, характерно внутригоризонтное перераспределение оксидов Fe. Криометаморфические горизонты не оглеены, проявляют криогенную плитчатость и ореховатость. Мерзлота в пределах профиля отсутствует.

Анализ микроморфологии обнаруживает признаки криогенной организации скелетных зерен, выщелачивания, перераспределения Fe-соединений в гор. Bg(G). В гор. CRM1 фиксируются агрегация основы с Fe-глинистыми сепарациями внутри ооидов, черно-серые, темно-коричневые гумусированные участки со скоплениями сгусткового гумуса. В гор. CRM2 видны Fe-глинистые натеки и их фрагменты в основе, на контакте с песчаными отложениями – слоистые Fe-гумусовые натеки в порах. Таким образом, верхняя часть профиля обнаружи-

вает признаки процессов оглеения, криогенного подтягивания мобильных компонентов к фронту промерзания, криогенной и биогенной агрегации. В срединных горизонтах (CRM1, CRM2) фиксируются признаки накопления гумуса (гумусовые педореликты) и аккумуляции глинистых натеков, криогенной агрегации массы. Наличие в педореликтах фракции ГК2 (4-8 % C_{общ.}) и отсутствие этой фракции в тундровых почвах свидетельствуют об этапе развития почв под таежными растительными группировками в теплые фазы голоцена. Разрушение признаков лессиважа в кризисный период эволюции (криохрон SB) сопровождалось криогенным структурным метаморфизмом срединных горизонтов. Полный цикл развития почв завершается формированием единого профиля полигенетической почвы с унаследованными признаками прошлых стадий.

На основании исследования организации и свойств современных почв Большеземельской тундры установлено, что спецификой почв автоморфных позиций на суглинистых отложениях как тундровых, так и лесных ландшафтов в лесотундре является наличие унаследованного от прошлых этапов глинисто-дифференцированного профиля с Al-Fe-гумусовым субпрофилем в верхней части. Период глинистой дифференциации приурочен к позднеатлантическому времени, наиболее теплому на северо-востоке Большеземельской тундры, согласно Н.С. Болиховской и др. [2]. Процессы оглеения и выноса подвижных соединений из облегченной толщи почв реализуются неодинаково в разных биоклиматических условиях: оглеение усиливается в тундровых ландшафтах, вынос – в лесных.

Формирующиеся в суглинистых отложениях, подстилаемых песками, почвы в позднем голоцене эволюционировали в глееземы криометаморфические, хранящие следы лесной стадии в виде гумусовых педореликтов и фрагментов кутанного комплекса в срединных горизонтах, претерпевших криогенный структурный метаморфизм. Верхняя толща отражает современные криогенные и глеевые процессы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреева Л.Н., Марченко-Ваганова Т.И. Развитие природной среды и климата в антропогене на северо-востоке Европы. Сыктывкар, 2003. 24 с.
2. Болиховская Н.С., Болиховский В.Ф., Климанов В.А. Климатические и криогенные факторы раз-

ЮБИЛЕЙ

В июне отметила юбилейную дату **Екатерина Ивановна Мишина**. Десятый год обеспечивает она чистоту служебных помещений Института. Добросовестное отношение к труду, внимательность и чуткость к сотрудникам Института снискали Екатерине Ивановне всеобщее уважение.

*Коллектив Института биологии
поздравляет уважаемую Екатерину Ивановну с юбилеем,
желает доброго здоровья и семейного счастья.*



вития торфяников европейского северо-востока СССР в голоцене // Палеоклиматы голоцена европейской территории СССР. М., 1988. С. 36-44.

3. *Добровольский Г.В., Куст Г.С.* Основные пути и методы прогноза эволюции почв под влиянием глобальных изменений климата // Вестн. МГУ. Сер. 17. Почвоведение, 1994. № 2. С. 3-15.

4. *(Иванов И.В.)* Основные черты почвенного покрова Восточной Европы в атлантический период голоцена / *И.В. Иванов, А.А. Величко, Т.Д. Морозова* и др. // ДАН, 1994. Т. 337, № 5. С. 667-671.

5. *Игнатенко И.В.* Почвы восточно-европейской тундры и лесотундры. М.: Наука, 1979. 278 с.

6. Классификация и диагностика почв России. Смоленск, 2004. 342 с.

7. *Ливеровский Ю.А.* Почвы Печорского края. М., 1933. 47 с. – (Тр. Почвенного ин-та им. В.В. Докучаева; Т. 8, вып. 7).

8. *Ливеровский Ю.А.* Почвы тундр северного края. Л., 1934. 112 с. – (Тр. Полярной комиссии; Вып. 19).

9. *Ливеровский Ю.А.* Проблемы генезиса и географии почв. М.: Наука, 1987. 247 с.

10. *Никифорова Л.Д.* Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 154-161.



КОНФЕРЕНЦИИ



МЕЖДУНАРОДНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО: МОСТ В БУДУЩЕЕ»

к.б.н. Т. Пристова, к.б.н. Н. Торлопова

В г. София (Болгария) состоялась посвященная 85-летию высшего лесного образования в Болгарии международная конференция «Лесное хозяйство: мост в будущее» (13-15 мая 2010 г.). Организаторы конференции – Софийский лесотехнический университет и его факультет лесного хозяйства в сотрудничестве с Институтом лесных исследований Болгарской академии наук, Союзом болгарских лесоводов, Союзом европейских лесоводов под эгидой Европейского лесного института (EFI). Открытие конференции началось со студенческого гимна «Gaudeamus», который участники конференции пели (или слушали) стоя. С приветственной речью выступил Нино Нинов, ректор лесотехнического университета. Он обозначил географию участников конференции, отметил широкий спектр представленных результатов исследований и практических разработок. Далее было зачитано приветственное слово Мирослава Найденова, министра сельского хозяй-

ства и пищевой промышленности Болгарии (изначально планировалось его личное участие на открытии церемонии). Доклад Милко Милева, декана факультета лесного хозяйства лесотехнического университета, был посвящен прошлому, настоящему и будущему лесного образования в Болгарии, дана краткая характеристика лесов. В настоящее время лесистость Болгарии составляет 33.4 %, лесопокрытая площадь – 4.1 млн га. На территории Болгарии расположены три национальных и 11 природных парков и 700 охраняемых территорий. Официальная часть церемонии открытия конференции закончилась небольшим концертом болгарского детского фольклорного коллектива.

В ходе пленарного заседания было заслушано четыре лекции ведущих ученых Европы на актуальные темы. Доктор Герт-Ян Набуус (Gert-Jan Nabuurs), зам. директора EFI, рассказал о крупномасштабном моделировании влияния изменений климата и смягчении последствий на европейские леса. Доктор Манфред Лексер (Manfred Leher), профессор Университета природных ресурсов и прикладных биологических наук (UNRALS Voku, Вена, Австрия), поднял теоретические и прикладные вопросы, связанные с лесопользованием в условиях изменяющегося климата. Лекция доктора Генри Шпекера (Heinrich Spiecker), профессора Университета Фрейбурга (Германия), была на тему «Ценная древесная продукция – выбор будущего». Доктор Джеймс Джонсон (James Johnson) из университета Орегона препо-

дал уроки векового опыта экстенсивного лесного хозяйствования.

Работа конференции была организована по 12 устным и постерной секциям. В работе этой конференции приняли участие ученые из страны-организатора (Болгарии), России, Сербии, Греции, Турции, Испании, Германии, США и др. Всего участвовало около 160 ученых, студентов и аспирантов из 28 стран и 63 организаций. Прозвучало 103 устных доклада. Довольно активно проходила работа постерной секции, на которой было представлено 64 доклада. Тематика докладов была самая разнообразная: от характеристики развития отдельно взятого лесного вида растения или животного до воздействия глобального изменения климата на лесное хозяйство. В рамках конференции был представлен широкий спектр докладов по следующим научным направлениям: селекция и генетика древесных пород, анатомия и химия древесины, болезни и вредители леса, дендрологические исследования экзотических, интродуцированных, реликтовых и хозяйственно ценных видов, влияние техногенного загрязнения на лесные экосистемы, исследования охраняемых территорий, смешанные лиственно-хвойные насаждения, продуктивность лесов, применение геоинформационных систем при исследовании и инвентаризации лесов, законодательство и экономика лесного хозяйства, животный мир лесов и т.д. В заключение каждой секции проводилось обсуждение прозвучавших докладов. Все предусмотренные программой конферен-



С М. Милевым, деканом факультета лесного хозяйства лесотехнического университета.

ции мероприятия и экскурсии проходили в активных дискуссиях, обсуждении проблем лесного законодательства и управления и их адаптации к изменяющимся политическим, экономическим и климатическим условиям, улучшения качества лесной продукции, моделирования роста древостоев в условиях изменений климата и сценариев лесовосстановления, снижения влияния климатического и антропогенного воздействия на лесные экосистемы. Большое внимание было уделено проблемам лесного образования.

Анализ выступлений показал, что развитие межорганизационного и международного сотрудничества положительно влияет на результативность научных исследований. Софийский лесотехнический университет сотрудничает в области изучения леса с Московским государственным университетом леса, Центральным ботаническим садом НАН Беларуси, Институтом исследований леса, снега и ландшафтов (WSL, Швейцария), университетами Германии, Словакии, Испании, Греции и других стран. Исследования в лесотехническом университете, также и в сотрудничестве с различными национальными организациями, в частности, Болгарской академией наук и Лесным агентством, в области лесовыращивания, лесопользования, изучения охраняемых территорий ведутся согласно международным и европейским конвенциям. Перспективными в Европе являются всесторонние исследования влияния изменений климата на рост древесных пород различных происхождений в культурах. В связи с изменением климатических факторов изучается генетический полиморфизм, анатомия древесины, строение и продуктивность древостоев. Широко используется метод моделирования различных процессов. В связи с широкомасштабной вырубкой леса в Европе большое внимание уделяется сохранению и изучению остав-



Фото на память участников конференции.

шихся природных лесов и выработке способов скорейшего их выращива- ния. Россия в лице ведущих вузов участвует в международных программах по улучшению качества лесного образования.

Устный доклад к.б.н. Татьяны При- стовой, сопредседателя секции по структуре древостоев, был посвящен структуре и фитомассе растений напочвенного покрова смешанных лист- венно-хвойных насаждений средней тайги Республики Коми. Доклад На- дежды Торлоповой – результатам изу- чения динамики состояния сосновых лесов в зоне аэротехногенного загряз- нения на секции по техногенному воз- действию на леса. По материалам представленных докладов будут опу- бликованы статьи в научном журнале «Forestry ideas» Софийского лесотех- нического университета.

И, наконец, что за лесная конфе- ренция без посещения местных лесов! В завершении конференции была организована лесная экскурсия в при- родный парк «Рильский монастырь», расположенный в Рила-Родопском горном массиве. Парк был основан в 2000 г. министерством окружающей среды и водных ресурсов Болгарии и

призван охранять исторические и куль- турные ценности, естественные ланд- шафты и природные ресурсы. Пло- щадь парка – 25 тыс. га. На террито- рии парка 28 озер, шесть горных рек. Флора насчитывает 1400 видов, из них 90 эндемичных, фауна – 2475 видов. В ходе экскурсии мы посетили также Рильский монастырь – колыбель дре- неболгарской культуры, основанный в X в., который в 1961 г. был объявлен ЮНЕСКО мировым культурным насле- дием. Интересно, что большая часть территории парка принадлежит Бол- гарской православной церкви и выруб- ка монастырских лесов запрещена. Такая вот совместная охрана лесов церковью и государством!

Необходимо выразить благодар- ность научному и организационному комитету за отличную подготовку и великолепное проведение конферен- ции. Все было четко, удобно и с ду- шой!

Финансирование поездки осуще- ствлялось за счет госбюджета Инсти- тута биологии, хозяйственных, грантов РФФИ 10-04-09326-моб_з и 10-04- 08083-з.

ВТОРАЯ ЕЖЕГОДНАЯ РУССКО-КОРЕЙСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ХИМИИ ПРИРОДНЫХ СОЕДИНЕНИЙ И БИОТЕХНОЛОГИИ»

к.б.н. С. Володина, Я. Пылина, Д. Шадрин

В Новосибирске 15-18 марта 2010 г. состоялась вторая ежегодная русско-корейская конференция «Современные проблемы химии природных соединений и биотехнологии» («Current issues of natural products chemistry and biotechnology»). Ее организатором выступили Новосибирский институт орга-

нической химии СО РАН и Новосибирский госу- дарственный университет (Россия), Корейский ин- ститут науки и технологии и Каннинское научно- индустриальное учреждение (Республика Корея). В работе конференции участвовали более 100 ученых из Кореи, Узбекистана, Казахстана, Монголии, Бе-



Общее фото участников конференции.

лоруссии, Саудовской Аравии и России. Со вступительным словом на открытии конференции выступили акад. Г.А. Толстиков, председатель оргкомитета проф. И.А. Григорьев и сопредседатель докт. Бьянг Хун Ум из Корейского института науки и технологии, а также представители мэрии города Каннина Республики Корея.

На конференции было заслушано пять пленарных докладов: «Морские карбогидразные ингибиторы для предотвращения диабета и ожирения» (Санг Му Ким, Республика Корея), «ЯМР- и масс-спектрометрия природных соединений в химическом исследовании – возможности и пределы» (Бьянг Хун Ум, Республика Корея), «Перспектива восстановления источников растительного материала для биотехнологии, агробиологии и фармакологии» (Н.А. Колчанов, Россия), «Достижения в химии трициклических квиназолиновых алкалоидов и их аналогов» (К.М. Шакхидоятов, Узбекистан) и «Механохимия растительных материалов» (О.И. Ломовской, Россия). Устные доклады по изучению разных классов природных соединений представили более 50 участников конференции. Большой интерес вызвали доклады Н.А. Верещагина (Россия) «Проблемы медицинской стандартизации», Н.А. Велькиной (Россия) «Новое в химии экидистероидов: синтез минорных фитоэкидистероидов и экидистероидных аналогов», Д.Н. Пеллагева (Россия) «Синтез и цитотоксическая активность производных анало-

гов бикаверина»; ДжеКеун Ох (Республика Корея) «Допинговые агенты и лекарственные растения Кореи», Н.А. Ал-Джабер (Саудовская Аравия) «Химический состав *Hattada elegans* (Bunge) и ее антимикробная активность». Помимо устных докладов была широко представлена постерная сессия, тематика которой по количеству направлений не уступала устной. Институт биологии Коми НЦ УрО РАН представляли к.б.н. С.О. Володина с устным докладом «Ресурсы и биотехнология экидистероидсодержащих растений» и аспиранты Я.И. Пылина и Д.М. Шадрин со стендовыми докладами «Экидистероиды *Serratula quinquefolia*» и «Распространение сапонинов в семействе Fabaceae» соответственно.

В течение конференции были организованы экскурсии в Новосибирский институт органической химии СО РАН, основные направления которого – химия природных и синтетических биологически активных веществ; научные основы переработки возобновляемого и нетрадиционного химического сырья; математико-информационные методы установления структуры и прогнозирования свойств органических соединений, биотехнология и др. Мы побывали практически во всех лабораториях Института, но наибольший интерес представляло посещение отдела природных и биологически активных веществ с высоко технологически оснащенной лабораторией фармакологии, где проводятся первичные фармакологические испытания природных и синтетических биологически активных веществ. Также мы посетили музей археологии и этнографии Института археологии и этнографии СО РАН, в экспозиции которого было представлено большое количество материалов эпохи палеолита, неолита, бронзы, железного века и средневековья. Наиболее ценные экспонаты пазырыкской культуры найдены экспедициями под руководством Н. Польшмак и Г. Молодина.

На закрытии конференции были подведены итоги и принято решение о проведении очередной третьей ежегодной русско-корейской конференции «Современные проблемы химии природных соединений и биотехнологии» в Республике Корея.

НАШИ ПОЗДРАВЛЕНИЯ

Кандидату сельскохозяйственных наук, старшему научному сотруднику отдела Ботанический сад **Галине Арсентьевне Волковой** с награждением медалью ордена «За заслуги перед Отечеством» II степени за достигнутые трудовые успехи и многолетнюю плодотворную работу!

Указ Президента Российской Федерации
№ 745 от 16 июня 2010 г.

