



ВЕСТНИК

Института биологии
Коми НЦ УрО РАН

Издается
с 1996 г.

№ 3 (89)

В номере

ОБЗОР

- 2 Современное состояние проблемы практического использования экидистероидов для млекопитающих и человека. **Р. Лафон, Л. Дайнан**

СТАТЬИ

- 18 Разнообразие панцирных клещей – обитателей эпифитных лишайников хвойных сообществ Республики Коми. **Е. Мелехина**
- 22 Создание карты «Реконструкция типов местопроизрастаний коренных сосняков и ельников на территории Прилузского лесхоза». **С. Ильчуков**
- 24 Декоративные виды рода *Spigaea* L. – резерв для обогащения культурной и природной флоры Республики Коми. **Л. Скупченко**

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

- 27 Зоопланктон р. Медянка в условиях влияния промышленных стоков бумажного комбината.
О. Кононова

СЕМИНАР

- 29 Почвенные беспозвоночные животные как возможные индикаторы изменений окружающей среды.
А. Колесникова, А. Таскаева

СОВЕЩАНИЕ

- 34 Почвенный углерод в криосфере (рабочее совещание в университете Стокгольма, Швеция, март 2005 г.)
Г. Мажитова

ТВОРЧЕСТВО

- 36 **Е. Сердитова**

Главный редактор: к.б.н. А.И. Таскаев

Зам. главного редактора: д.б.н. С.В. Дегтева

Ответственный секретарь: И.В. Рапота

Редакционная коллегия: к.б.н. Т.И. Евсеева, к.б.н. В.В. Елсаков, д.б.н. С.В. Загирова,
к.х.н. Б.М. Кондратенко, к.б.н. С.К. Кочанов, к.б.н. Е.Г. Кузнецова, к.б.н. В.И. Пономарев,
к.б.н. Б.Ю. Тетерюк, к.б.н. Е.В. Шамрикова, к.б.н. Т.П. Шубина

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ ПРАКТИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЭКДИСТЕРОИДОВ ДЛЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ЧЕЛОВЕКА



Проф. Р. Лафон¹
декан биологического факультета университета Пьера и Марии Кюри, Париж (Франция)

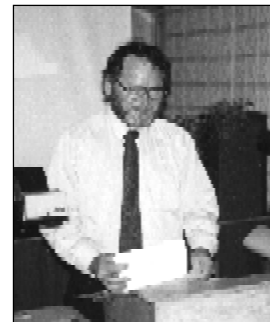
Научные интересы: эндокринология беспозвоночных, взаимоотношения между насекомыми и растениями, вторичные метаболиты растений, стероиды

В.В. Володина, чтобы перевести наш обзор на русский язык, оно служит продолжением многолетнего сотрудничества и с ним, и с Институтом биологии (г. Сыктывкар) по распространению, идентификации, пониманию функций фитоэкдистероидов и химическому синтезу их аналогов для структурно-функциональных исследований.

ВВЕДЕНИЕ

Экдистероиды (зооэкдистероиды) являются стероидными гормонами, которые регулируют линьку и репродукцию членистоногих. Вопрос, являются ли они гормонами у других групп беспозвоночных, остается все еще дискуссионным. Обнаружение в 1966 г. этих же молекул (фитоэкдистероидов) в некоторых видах растений сделало их легко доступными в больших количествах, и это послужило началом фармакологических исследований экдистероидов на млекопитающих. Эти исследования были вначале выполнены в надежде создать безопасные и более специфичные инсектициды. Так, в короткие сроки было показано, что эти соединения не являются токсичными для млекопитающих. С другой стороны, эти исследования вскрыли широкий спектр полезных фармакологических эффектов (например, против диабета и астении), тем самым давая правдоподобные объяснения свойствам некоторых видов растений, широко используемых в народной медицине. Хотя экдистероиды обнаружены приблизительно в 6 % исследованных видов растений [29], фитоэкдистероиды не столько

Об экдистероидах вначале узнали как о стероидных гормонах членистоногих, у которых они контролируют линьку, метаморфоз и многие другие процессы развития. Они также присутствуют в растениях, в которых их накопление свидетельствует об их вкладе в защиту от растительных членистоногих. Нынешнее время можно считать пиком в исследованиях экдистероидов. Достигнут не только значительный прогресс в понимании биосинтеза и механизма действия экдистероидов у членистоногих, но и показаны потенциальные возможности использования экдистероидов в медицине. Именно этим новым возможностям и посвящен наш обзор, который изначально был опубликован в журнале *Insect Science* в 2003 г. Большое количество пионерных работ в изучении фармакологических эффектов экдистероидов у млекопитающих было выполнено российскими исследователями, благодаря которым выявлен широкий спектр потенциально положительных эффектов у этих соединений. Несмотря на то, как много еще предстоит сделать, чтобы расширить эти исследования, разработать методики в соответствии с требованиями медицины, видится блестящее будущее за этими соединениями. Было очень приятно узнать о предложении доктора биологических наук



Д-р Л. Дайнан²
лектор курса биохимии насекомых Эксетерского университета, Эксетер, Великобритания)

Научные интересы: ядерные рецепторы, структурно-функциональные исследования, агонисты и антагонисты экдистероидов, фитоэкдистероиды, взаимоотношения между насекомыми и растениями

часто присутствуют в растениях, используемых человеком в пищу, за исключением, пожалуй, шпината [8, 41].

Экдистероиды по своей структуре совершенно отличаются от стероидных гормонов млекопитающих и не связываются с рецепторами гормонов позвоночных животных. Вскоре после выделения и клонирования белков-рецепторов экдистероидов из *Drosophyla melanogaster*, оказалось очень привлекательным использовать их для создания индуцибельных генных систем в клетках млекопитающих. Такая система была разработана фирмой Invitrogen на коммерческом уровне, и были исследованы потенциальные возможности использования экдистероидных рецепторов для генной терапии. Различные системы регуляции генов на основе экдистероидов обсуждены в первой части обзора.

Использование экдистероидов в качестве индукторов, вводимых *per os*, поднимает вопросы относительно их захвата, метаболизма и времени жизни в организме млекопитающих или человека, которые до настоящего времени детально не исследованы [120]. Этот вопрос рассмотрен во второй части обзора. При разра-

¹ Prof. R. Lafont; Université Pierre et Marie Curie, Institut de Biologie Integrative, Laboratory d'Endocrinologie Moléculaire et Evolution, 7 Quai Saint Bernard, Case Courrier No 29, 75252 Paris Cedex 05, France; Rene.Lafont@snv.jussieu.fr

² Dr. L. Dinan; University of Exeter, Department of Biological Sciences, Hatherly Laboratories, Prince of Wales Road, Exeter, Devon, EX4 4PS, U.K. L.N.Dinan@exeter.ac.uk

Cite this paper as: Lafont R., Dinan L. 2003. Practical uses for ecdysteroids in mammals including humans: an update. 30 p. *Journal of Insect Science*, 3.7. <http://www.insectscience.org/3.7/>

Сокращенный перевод подготовлен д.б.н. В. Володиным (volodin@ib.komisc.ru) с согласия авторов и редактора *Journal of Insect Science*. Список литературы дан в авторском описании. Фото авторов сделаны во время их выступления с докладами на международном совещании по фитоэкдистероидам в Сыктывкаре (1996 г.).

ботке эрдистероид-регулируемых систем переключения генов, по всей видимости, не принимались во внимание проведенные ранее фармакологические исследования, которые выявили влияние эрдистероидов на различные физиологические процессы у млекопитающих и человека. Все эти эффекты суммированы в третьей части. При этом особое внимание уделено использованным методикам и статистической достоверности полученных результатов. В свете последних данных, в четвертой части мы представляем некоторые рабочие гипотезы, которые могли бы объяснить механизм действия эрдистероидов на клетки млекопитающих.

Перечисленные эффекты (главным образом анаболический эффект) изначально привели к использованию эрдистероидов профессиональными спортсменами блока Восточных стран (допинг?), но в наши дни большое число препаратов на основе эрдистероидов появились в свободном доступе на рынке. Большинство из них рекомендованы как официальные нетоксичные субстанции для набора мышечной массы для бодибилдинга, однако усиленный поиск в сети Интернет привел и к более необычным находкам (например, эрдистероиды рекомендовано использовать для игроков в гольф или для домашних животных). Таким образом, вопрос пока остается дискуссионным, следует ли считать эрдистероиды допингами или их использование должно контролироваться.

2. ЭКДИЗОН-ИНДУЦИБЕЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ

2.1. Основные требования

Пространственный и временной контроль гетерологичной экспрессии генов является областью растущего интереса применительно к фундаментальным и прикладным биологическим и медицинским исследованиям, включая генную терапию и функциональную геномику. Однако эти гетерологичные регуляторные системы должны как можно меньше взаимодействовать со сложными эндогенно регулируемы сетями. В идеале, гетерологичная модификация экспрессии гена в клетках-хозяевах должна давать быструю, сильную, точную и обратимую индукцию (или супрессию) гена-мишени (генов-мишеней). Необходимыми критериями являются [9, 25, 37, 40, 110]:

1. Специфичность: система не должна взаимодействовать с эндогенной регуляторной сетью и должна активироваться исключительно экзогенными нетоксичными соединениями.

2. Индуцибельность: система должна обладать низкой базальной экспрессией и высоким уровнем индукции.

3. Биодоступность индуктора: контроль должен осуществляться препаратом, который быстро проникает в ткани.

4. Обратимость: элиситор должен обладать высоким фармакокинетическим оборотом и вызывать вторичные циклы индукции.

5. Низкая иммуногенность: компоненты системы не должны вызывать иммунный ответ в организме.

6. Гибкость: должны быть возможности модификации системы применительно к различным тканям и оптимизации по отношению к каждой из них.

7. Доза-зависимость: величина ответа должна зависеть от дозы применяемого элиситора.

2.2. Рецепторы эрдистероидов у членистоногих

Рецепторы эрдистероидов входят в суперсемейство ядерных рецепторов [74], которые характеризуются доменной структурой. N-терминальный A/B-домен в значительной мере вариабелен и связан с активацией транскрипции. C-домен в значительной мере консервативен и вовлечен в связывание рецепторного комплекса со специфическими элементами ответа в ДНК. D-домен вариабелен и представляет собой участок петли между ДНК-связывающим доменом и лиганд-связывающим доменом (E-домен). E-домен ответственен не только за связывание лиганда, но также вовлечен в димеризацию рецептора и взаимодействия с другими активаторами транскрипции. Может также быть C-терминальный F-домен, который, если существует, сильно вариабелен среди даже очень родственных ядерных рецепторов [66]. Ядерные рецепторы регулируют экспрессию генов в димерном состоянии либо как гомодимеры, либо как гетеродимеры с другими представителями суперсемейства ядерных рецепторов. Одним из наиболее разнородных гетеродимерных партнеров у ядерных рецепторов позвоночных животных является RXR, а у насекомых ему подобным является USP (Ultraspiracle) [100]. В случае эрдистероидных рецепторов только комплекс EcR:USP (или EcR:RXR) [175] способен связывать эрдистероидный лиганд с высоким сподством, а присутствие эрдистероида способствует образованию комплекса. Эрдистероид связывается с белком EcR. Никакого определенного лиганда по отношению к USP не найдено, но предполагается, что ювенильные гормоны (или метилфарнезоат у ракообразных) могут связываться с этим компонентом рецептора и изменять трансактивационную способность комплекса [50].

Среди членистоногих наиболее полно изучена система эрдистероидных рецепторов у *Drosophila melanogaster*, у которой существуют три изоформы EcR: A, B₁ и B₂ [58, 145]. Эти изоформы возникают благодаря

Сокращения:

20E: 20-гидроксиэрдизон
2d20E: 2-дезоксид-20-гидроксиэрдизон
2dE: 2-дезоксидэрдизон
ВАН: бисацилгидразин
СНО: яичник китайского хомяка
DmEcR: *Drosophila melanogaster* EcR
E: эрдизон
EcR: эрдистероидный рецептор
EcRE: элемент эрдистероидного ответа
ЕНТ: эффективное время жизни
ERE: элемент эстрогенного ответа
GR: глюкокортикоидный рецептор

GRE: элемент глюкокортикоидного ответа
HEK: почки эмбрионов человека
HvEcR: *Heliothis virescens* EcR
LBD: лиганд-связывающий домен
mugA: муристерон А
PKA: протеинкиназа А
polB: полиподин В
ropA: понастерон А
PPAR: пероксисомный рецептор активации пролиферации
RAR: рецептор ретиноевой кислоты
RXR: X-ретиноидный рецептор
TR: тироидный рецептор
USP: ultraspiracle
VEGF: сосуристо-эндотелиальный фактор роста

использованию альтернативных промоторов и дифференциальному сплайсингу, приводящим к различным А/В-доменам, но все они обладают обычными ДНК- и лиганд-связывающими доменами. Изоформы EcR показывают тканеспецифичность и специфичность, связанную с фазой развития. Хотя у *Drosophyla melanogaster* только одна форма USP, у других членистоногих найдено две или большее число изоформ. Изоформы USP также показывают ткане- и возрастную специфичность [52]. К настоящему времени охарактеризованы гомологичные EcR и USP для многих видов членистоногих.

Биохимическая характеристика комплексов экидистероидных рецепторов развивалась вслед за исследованиями рецепторов стероидных гормонов позвоночных животных, причем в течение последнего десятилетия в этом направлении было затише, между тем как акцент исследований был сделан на характеристику и экспрессию генов. Общеизвестным лигандом экидистероидных рецепторов у членистоногих является 20E, но не исключаются и другие экидистероиды, которые могут быть значимыми на определенных стадиях развития или в определенных тканях [163]. Фактически комплексы экидистероидных рецепторов узнают широкий ряд экидистероидных аналогов, и сейчас в этом направлении предприняты тонкие структурно-функциональные исследования и работы по молекулярному моделированию [30, 170, 108, 65] (рис. 1). Благодаря важности экидистероидных рецепторов в регуляции развития членистоногих, они рассматриваются в качестве привлекательных мишеней для разработки новых пестицидов. В контексте этого обзора следует упомянуть о бисацилгидазинах (ВАН) как нестероидных агонистах рецепторов экидистероидов [28, 165], среди которых некоторые из них уже коммерциализированы как инсектициды; другие аналоги оказались подходящими в качестве элиситоров для переключения генов. Идентифицированы также антагонисты экидистероидов [31].

2.3. Экидистероид-респонсивные системы экспрессии

2.3.1. Системы на основе клеток млекопитающих

Очевидно, что экидистероиды не являются эндогенно образующимися соединениями у млекопитающих. Однако, они обычны в диете многих животных. Низ-

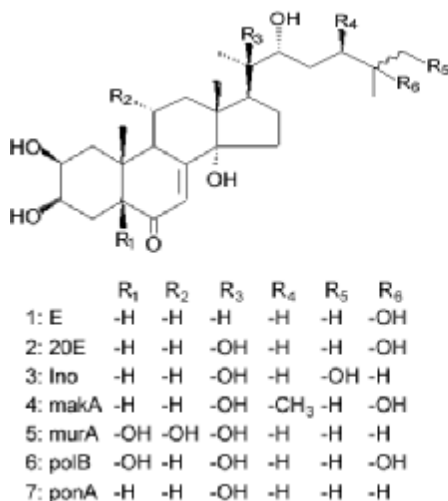


Рис. 1. Структуры лигандов, используемых в экидистероид-индуцибельных системах экспрессии гена в клетках млекопитающих и растений.

кая токсичность этих соединений у млекопитающих [120] наряду со специфичностью экидистероидного рецепторного комплекса (белки EcR и USP) указывает на успешность разработки системы переключения генов на их основе (рис. 2). Что касается системы на основе растений, то существует значительное число видов (приблизительно 6 % среди наземных высших растений), которые накапливают экидистероиды [29]. Это обстоятельство может ограничивать использование стероидных и нестероидных аналогов экидистероидов в качестве элиситоров в растительной системе.

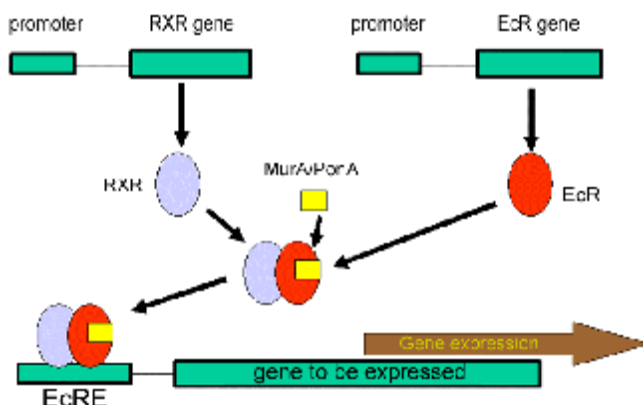


Рис. 2. Общая схема переключения генов на основе экидистероидов.

Первые работы в этой области появились в начале 90-х гг. [22, 148, 175, 176]. Кристоферсон с сотрудниками [22] сообщил о трансфекции эмбриональной почечной клеточной линии человека (HEK293) DmEcR и репортерным геном и оценили способность различных экидистероидов и стероидов позвоночных животных (в концентрации 1 мкмоль) индуцировать работу репортерного гена. E, 20E и polB, а также стероиды позвоночных были неактивны, в то время как ropA и murA проявили активность. Доменная структура ядерных рецепторов позволяет доменам функционировать автономно (однако не следует считать, что домены функционируют совершенно одинаково во всех условиях). Это позволило соединить лиганд-связывающий домен EcR с ДНК-связывающим и А/В-участком глюкокортикоидного рецептора (GR) с образованием химерной конструкции GGЕс и продемонстрировать индукцию GRE-содержащего репортерного гена муристероном А в клетках млекопитающих с той же экидистероидной специфичностью, как и по отношению к EcR. Муристерон А может также индуцировать репортерный ген посредством химерного рецептора, распознавая консенсусный элемент эстрогенного ответа (ERE). Они продемонстрировали, что замена фрагмента N-терминального активационного домена в GR на активационный домен белка вируса Herpes simplex (VP16) привело в 5-кратному увеличению активности [22].

Было показано, что USP может замещать RXR в качестве гетеродимерного партнера RAR, TR, VDR и PPAR, и таким образом, для многих типов

клеток млекопитающих котрансфекция USP вместе с EcR необходима для того, чтобы придать клеткам чувствительность с экидстероидному ответу. Этот факт показывает существенную роль экидстероидного рецепторного комплекса.

Томас с сотрудниками [148] обнаружил, что некоторые линии клеток млекопитающих поддерживают экидзон-зависимую транскрипцию, а некоторые нет. Они продемонстрировали, что фактором, ответственным за нее, является RXR. RXR нельзя заменить на RAR- α , TR- α или COUP-TF, но USP был эффективным партнером EcR. Муристерон А был эффективным для усиления активности ДНК-связывания EcR:RXR, но не EcR:USP. Интересно отметить, что лиганд RXR 9-цис-ретиноевая кислота также усиливает ДНК-связывающую активность комплекса EcR:RXR. Система в дальнейшем была усовершенствована [97]. Конечная форма этой разработки (VgEcR) была более специфична и давала меньшую базальную активность, чем тетрациклин-зависимые системы. Начальной точкой этой разработки послужили наблюдения, что клетки млекопитающих, несущие гены EcR и USP, показывали только 3-кратную индукцию при обработке муристероном А (1 мкмоль). Для того, чтобы поднять уровень индукции, они модифицировали систему. Замена USP на RXR привела к 34-кратной индукции. Создание химерных белков, состоящих из N-терминального фрагмента EcR и VP16 активационного домена (VpEcR), привело к 212-кратной индукции.

Этими же авторами были получены линии трансгенных мышей, несущих экидзон-индуцибельный промотер или конструкцию VpEcR и RXR, специфически экспрессирующуюся в Т-клетках. Скрещивание этих двух линий мышей дало двойное трансгенное потомство, у которого стимулировалась транскрипция репортерного гена в тимусе под действием инъекций муристерона А (10 мг/мышь). Мыши, экспрессирующие VpEcR и RXR, были здоровы, фертильны и находились в пределах нормы.

Коммерчески доступная система фирмы Invitrogen (<http://www.invitrogen.com>; рис. 3) использовалась для регуляции экспрессии большого числа генов в клетках млекопитающих. Данные по применению экидстероид-регулируемых трансгенных систем растут по экспоненте.

Карнс с сотрудниками [53] разработал систему, альтернативную разработке фирмы Invitrogen. Основная система (рис. 4) состоит из 1) плазмиды pGAL4-

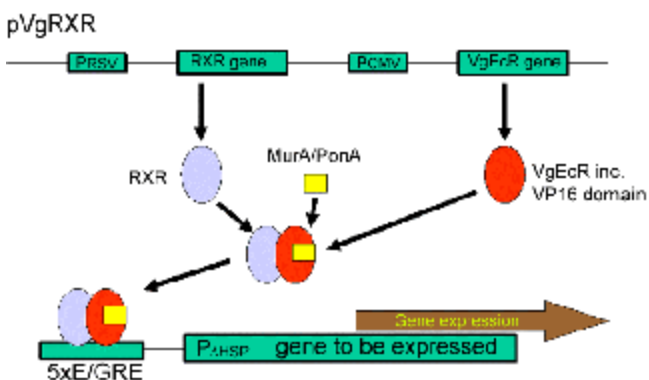


Рис. 3. Система фирмы Invitrogen на основе клеток млекопитающих; в качестве элиситера используется муристерон А или понастерон А.

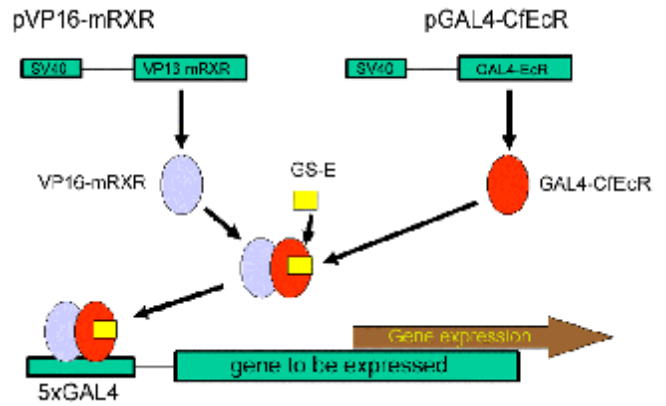


Рис. 4. Система фирмы RheoGene на основе клеток млекопитающих; в качестве элиситера изображен бисацилгидразин GS-E (1-[3-метокси-2-этилбензоил]-2-[3,5-диметилбензоил]-2-трет-бутилгидразин).

EcR, кодирующей химерный дрожжевой белок GAL4 ДНК-связывающий домен и лиганд-связывающий домен экидстероидного рецептора *Choristoneura fumiferana*; 2) плазмиды pVP16-mRXR, кодирующей химерный белок транскриптор транскрипции VP16 Herpes simplex и белок RXR мыши, который в присутствии экидстероидного типа лигандов гетеродимеризуется с GAL4-EcR; 3) индикаторной и селективной плазмиды, например, pGAL4-EGFP-SV40-neo (состоит из пяти копий GAL4-ответных элементов, следующих за минимальной промоторной областью основного промотора аденовируса, кодирующей области усиленного EGFP – флуоресцентного белка медузы, промотора SV40 и локуса, устойчивого к неомицину); 4) ВАН GS-E. Эта система составляет основу разработки фирмы RheoGene's Rheoswitch Technology. Поскольку эта фирма обладает доступом к большому числу аналогов ВАН, которые специфичны к лиганд-связывающим доменам EcR, они, таким образом, обладают возможностью регулировать множество генов согласованным образом. Эта система известна под названием RNeoPlex System (www.rheogene.com). Карнс с сотрудниками [53] также считают удобным использовать GS-E в качестве индуктора у мышей в условиях *in vivo* и получили максимальную индукцию репортерного белка в течение 6-12 часов и вернулись к базальному уровню экспрессии через 12-24 часа.

2.3.2. Системы на основе растений

Большинство из опубликованных исследований в этой области проведено научно-производственной лабораторией Zeneca Agrochemicals (Syngenta) и основано на белковом экидстероидном рецепторе *Heliothis virescens* (HvEcR), который был клонирован и охарактеризован [85]. По своей структуре этот белок близок к EcR других чешуекрылых и очень близок В₁ изоформе *Drosophila melanogaster* (DmEcR_{B1}). Трансфекция клеток млекопитающих HEK293 (RXR-содержащих) HvEcR и репортерным геном привела к индукции репортерного гена муристероном А (50 % ответ при 5 мкмоль), но не 20E [83]. Для разработки растительной системы (рис. 5) химерный рецептор, состоящий из петлевого и лиганд-связывающего доменов, был соединен с транскрипционным доменом белком *Herpes simplex* VP16 и ДНК-связывающим доменом глюкокортикоидного рецептора, после чего была про-

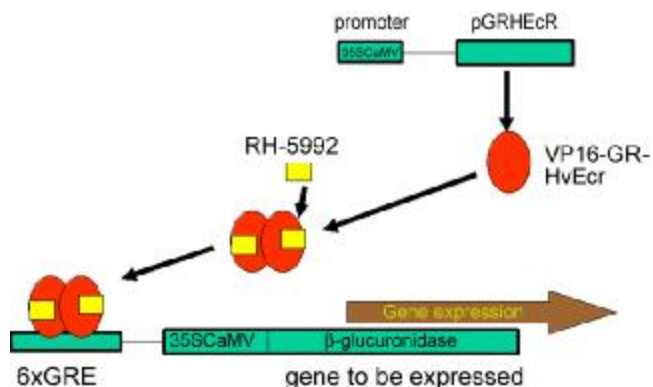


Рис. 5. Система фирмы Syngenta на основе растительных клеток.

ведена трансфекция в протопласты табака. Использование ДНК-связывающего домена глюкокортикоидного рецептора делает ненужным встраивание в систему USP/RXR, так как глюкокортикоидные рецепторы присоединяются к своим ответным элементам в виде гомодимеров.

Второй компонент системы регуляции генов состоит из шести копий глюкокортикоидных ответных элементов, соединенных с минимальным промотором 35S вируса мозаики цветной капусты (35SCaMV) (сопоставимая экспрессия во всех тканях и в течение всего периода развития) и гена β-глюкуронидазы. Хотя индукция наблюдалась с использованием муристерона А (100 мкмоль), стероидная природа исключала его использование в полевых условиях. Поэтому впоследствии использовалось нестероидное соединение ВАН RH5992 (1-10 мкмоль). Кроме того, будучи агонистом экдистероидов, эти соединения нетоксичны. Трансгенные линии растений табака были получены путем внедрения регуляторного и репортерного компонентов посредством трансформации *Agrobacterium tumefaciens*. Проращивание трансформированных семян в присутствии муристерона А или RH5992 привело к индукции активности репортерного гена (в 420 раз). RH5992 в 100 раз более активен, чем муристерон А в этой системе, давая максимальную активацию при 12.5 мкмоль и 50 %-ную активацию при приблизительно 1 мкмоль [83]. В параллельных исследованиях с использованием протопластов кукурузы сравнивались химерные рецепторы, включающие лигандный и петлевой участки либо EcR *D. melanogaster*, либо *H. virescens*, соединенные с А/В/С доменами глюкокортикоидного рецептора, и было показано, что RH5992 активирует в присутствии GRH, но не GRD [84]. С другой стороны, муристерон А (100 мкмоль) активирует в присутствии GRD, но не GRH. Предпочтительная активация GRH с помощью RH5992 находится в соответствии с более высоким сродством этого ВАН к EcR/USP комплексам у чешуекрылых, чем у двукрылых [28], однако отсутствие активации GRH с помощью муристерона А не так легко объяснимо и, по-видимому, указывает на то, что конформация LBD химерного рецептора значительно варьирует.

Унгер с сотрудниками разработал ВАН-регулируемую систему для контроля мужской фертильности у кукурузы [161]. Ms45 является ядерным геном мужской фертильности, который экспрессируется в пыльниках. Гомозиготные рецессивные мутанты стерильны по мужской линии. Цель заключалась в создании

генной конструкции Ms45, которая бы позволяла восстановить мужскую фертильность после применения элиситера. Петлевой и лиганд-связывающий лиганды (домены D-F) гена EcR *Ostrinia nubilalis* были связаны с активатором транскрипции VP16-GAL4 или C1-GAL4 под контролем промотора убиквитина-1, который придавал составляющую экспрессии рецепторной конструкции. Промоторный участок Ms45 был заменен пятью копиями дрожжевого 17 bp UAS_G. Регуляторные белки, содержащие GAL4 ДНК-связывающий домен, связываются с UAS_G. Авторы показали, что обработка каллусов трансформированной кукурузы метоксифенозидом (10 мкмоль) вызывает экспрессию гена Ms45. В дальнейшем, при встраивании в растения, растения оставались стерильными по мужской линии, но фертильность восстанавливалась при обработке растений метоксифенозидом.

2.3.3. Системы на основе грибов

При трансфекции в клетки дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* DmEcR способен к трансактивации репортерного гена в отсутствие USP/RXR или экдистероида (понастерона А или муристерона А) (Dela Cruz and Mak, 1977). Активация является EcRE-зависимой, но, вопреки ожиданиям, независимой от экдистероида и гетеродимеризационного партнера. Любопытно, что высокое сродство к специфическому связыванию [³H]ronA (K_d=1/8 nM) дрожжевым экстрактом зависело от коэкспрессии EcR и USP (или RXR). Радиомеченый гормон-заместительный анализ в клетках дрожжей, экспрессирующих EcR/USP, с помощью понастерона А, муристерона А и 20E (Dela Cruz and Mak, 1997) указывает на подобную специфичность и сродство к комплексам экдистероидного рецептора *Drosophila melanogaster* в системе насекомых (Bidmon and Slitor, 1990). Таким образом, преобладающая ситуация при экспрессии экдистероидных рецепторов в клетках дрожжей существенно отличается от таковой в случае клеток млекопитающих и растений.

Используя гены экдистероидного рецептора *Choristoneura fumiferana* (CfEcR и CfUSP), коэкспрессируемые в клетках дрожжей вместе с репортерным геном, содержащего EcREs, Tran и сотрудники (2001) показали, что EcR и USP совместно (но не в отдельности) индуцировали генную экспрессию в отсутствие лиганда, а под действием RH5992 (10 мкмоль) давали только небольшое увеличение экспрессии репортерного гена. Удаление А/В-участков у CfEcR и при слиянии CfUSP еще давало лиганд-независимую трансактивацию с некоторым ее увеличением при добавлении RH5992. Однако удаление А/В-участков у CfUSP (генерирующее CfΔUSP) приводит к исчезновению экспрессии репортерного гена, безотчетливо того, происходила ли коэкспрессия с участием CfEcR или CfΔUSP, в присутствии или отсутствии RH5992. Таким образом, эти данные показали, что EcR:USP являются неподходящими для лиганд-зависимой трансактивации в клетках дрожжей. Замена USP на RXRα, RXRβ или RXRγ при коэкспрессии с EcR не приводит к индукции репортерного гена в присутствии или отсутствии RH5992. Однако коэкспрессия GRIP1 (один из представителей семейства коактиваторов p160) и CfΔEcR:RXR или CfΔEcR:CfΔUSP приводит к значительной лиганд-зависимой трансактивации активности репортерного гена. Система с RXRβ, по-видимому,

имеет низкую чувствительность к RH5992, поэтому другие соединения группы ВАН в дальнейшем не использовались.

Сравнение трех систем дрожжевых клеток ($\Delta\text{EcR}:\Delta\text{USP}:\text{GRIP1}$; $\Delta\text{EcR}:\text{RXR}\alpha:\text{GRIP1}$; $\Delta\text{EcR}:\text{RXR}\gamma:\text{GRIP1}$) с клетками насекомых, содержащих систему $\text{CfEcR}:\text{USP}$ при использовании ряда соединений группы ВАН, муристерона А и понастерона А показали индукцию во всех системах активными соединениями, однако 1) степень индукции была намного меньше в дрожжевых системах и 2) эрдистероиды были более слабыми индукторами в дрожжевой системе $\Delta\text{EcR}:\Delta\text{USP}$, чем в клетках насекомых и не индуцировали системы $\Delta\text{EcR}:\text{RXR}$ (α или γ). Далее, 9-цис-ретиновая кислота (природный лиганд RXR рецепторов) индуцировала системы $\Delta\text{EcR}:\text{RXR}\alpha:\text{GRIP1}$ и $\Delta\text{EcR}:\text{RXR}\gamma:\text{GRIP1}$, усложняя интерпретацию результатов в этих системах, при условии если они использовались в процессах скрининга. Часть этих проблем может происходить из-за слабого доступа тестируемых соединений через плотные клеточные стенки дрожжей или из-за быстрого выхода из клеток. Tran и сотрудники (2001) доказали, что использование некоторых линий дрожжей, мутантных по локусам ABC транспортного пути, приводит к увеличению чувствительности системы. Tran с сотрудниками (2001) предложил свой трансактивационный тест для скрининга потенциальных инсектицидов с активностью агонистов эрдистероидов.

2.3.4. Коммерчески доступные системы

Система, разработанная Но с сотрудниками [97], в настоящее время коммерциализирована фирмой Invitrogen (Сан-Диего, США и Гронинген, Нидерланды). Компания предлагает наборы, содержащие культуры клеток млекопитающих (CV-1, HEK293 и CHO), устойчиво экспрессирующие функциональный эрдистероидный рецептор, индуцирующий агент (понастерон А) и вектор, посредством которого ген интереса может быть внедрен в клетки, после введения гена в вектор путем простой рекомбинации с использованием рекомбиназы Cre. Индивидуальные компоненты также доступны. Вектор экспрессии pVgRXR включает VgEcR, RXR и ген устойчивости к зеоцину, который позволяет проводить селекцию стабильных клеток, экспрессирующих гетеродимерный рецептор (VgEcR:RXR).

2.4. Сравнение эрдистероидных систем с другими системами

2.5. Специфичность эрдистероидов

2.6. Доступность лигандов

С разделами 2.4-2.6 заинтересованный читатель может ознакомиться, посетив указанный в начале статьи сайт *Journal of Insect Science*.

2.7. Проблемы регистрации

Разработка эрдистероидных систем в терапевтических целях может быть затруднена из-за стероидной природы эрдистероидов и инсектицидных свойств соединений группы ВАН, которые вызывают предубеждения в их использовании в качестве элиситеров, несмотря на то, что и эрдистероиды, и соединения группы ВАН имеют низкую токсичность у млекопитающих.

В случае систем на основе растений эрдистероиды априори не могут использоваться из-за проблемы проникновения в ткани, а соединения группы ВАН могут оказаться неприемлемыми из-за риска появления устойчивости насекомых к инсектицидным аналогам.

2.8. Биохимические проблемы

Хотя системы, разработанные к настоящему времени, эффективны для использования в системах экспрессии в условиях *in vitro*, требования для эффективных систем *in vivo* являются намного более строгими. В этой связи можно выделить следующие характеристики эрдистероид-регуляторных систем, которые бы следовало усовершенствовать для того, чтобы разработать системы медицинского назначения.

- Интегрирование гетерологичной ДНК в клетки-хозяева не является сайто-специфичным и непредсказуемым с позиций образования количества копий.
- Имеющиеся системы являются генетически сложными, требующими и VgEcR и RXR.
- Искусственный трансактиватор является потенциально иммуногенным.
- RXR является принудительным димеризационным партнером EcR и следовательно, требуется высокая внутриклеточная концентрация RXR. Сверхэкспрессия RXR может приводить к плейотропным эффектам у млекопитающих.
- Достигнутые максимальные уровни экспрессии являются весьма скромными.
- Большинство эрдистероидов не очень активны. Эффективны только муристерон А и понастерон А.
- Эрдистероиды не эффективны при пероральном введении.
- Возможно, эрдистероиды или эрдистероидные аналоги не будут разрешены для терапевтического применения.

2.9. Перспективы

Нет сомнений в том, что эрдистероид-регулируемые трансгенные системы обладают значительным потенциалом для работы в условиях *in vitro*. Более проблематичными в настоящее время являются их прикладные возможности ввиду следующих возникших ограничений: 1) генетическая сложность; 2) вариабельность сродства и селективности VgEcR по отношению к лигандам; 3) возможные проблемы регистрации эрдистероидов и их аналогов группы ВАН для терапевтического использования и регистрации трансгенных растений. Однако имеется значительный прогресс в получении химерных рецепторов, которые позволяют проводить трансфекцию только в одну стадию. Дело только во времени для того, чтобы были поняты причины вариабельности сродства и селективности эрдистероидных рецепторов в клетках млекопитающих и растений, и будут созданы более эффективные системы, когда будут найдены более эффективные лиганды или сайт-направленный мутагенез EcR для увеличения сродства к уже используемым лигандам. Хотя эрдистероиды и соединения группы ВАН являются нетоксичными для людей, имеющееся общественное мнение против стероидов и инсектицидов может помешать их регистрации.

3. МЕТАБОЛИЗМ ЭКДИСТЕРОИДОВ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ, ВКЛЮЧАЯ ЧЕЛОВЕКА

Знание метаболизма экдистероидов у млекопитающих имеет важное значение. Однако этот вопрос в литературе освещен недостаточно. На сегодняшний день эти исследования проводились на мышах, крысах, ягнятах и человеке. Во всех этих исследованиях было показано, что экдистероиды являются короткоживущими молекулами у млекопитающих. В этих целях использовалось несколько стратегий.

3.1. Экдистероиды быстро элиминируются

В исследованиях, проведенных на человеке, использовались два различных подхода. Симон и Кульман [118] анализировали фармакокинетику Е и 20Е, вводимых *per os* в дозе 0.2 мг/кг мужчинам-добровольцам, исследуя последовательно титры плазмы и мочи методом РИА. Это позволило получить эффективное время элиминации половинного количества вещества (ETF) для Е – 4 часа, и для 20Е – 9 часов. Было показано, что у ягнят значение ETF для 20Е значительно зависит от способа введения вещества в организм: соответственно 0.4, 0.2 и 2.0 часа после перорального, внутривенного и внутримышечного введения [118]. Использованный метод не позволил определить метаболиты, если они и образовывались. Значения величины ETF меньше для более мелких животных: 8.15 мин для 20Е у мышей [32]. В более поздних работах было оценено значение ETF, равное 48 мин, для понастерона А у мышей после внутрибрюшинной инъекции в количестве 750 мкг. По-видимому, элиминация введенных веществ происходит и через мочу, и через кал. По данным одних авторов, у мышей основным путем является элиминация с калом [45, 46, 73], а по другим данным одинаково значимыми являются пути и через мочу, и через кал [32]. Этот вопрос легко решаем только с использованием меченых соединений, однако до сих пор такие данные отсутствуют. Кинетические исследования на мышах показали, что экдистероиды захватываются печенью и затем экскретируются в кишечник с желчью [45, 46, 73].

3.2. Метаболические превращения

Возникает другой вопрос, подвергаются ли экдистероиды метаболическим превращениям у млекопитающих? Доступные на сегодняшний день данные не вполне согласуются друг с другом. У мышей при анализе фекальных метаболитов после инъекции Е был выделен сам Е в неизменном виде, а также 14-дезоксизэкдизон совместно с соединением с полностью восстановленным кольцом В и с эпимеризацией в третьем положении в кольце А. Такой путь метаболизма напоминает происходящий в печени процесс восстановления группировки 4-ен-3-он в кольце А у стероидных гормонов позвоночных, в то время как процесс дегидроксилирования напоминает происходящее с желчными кислотами, которое может быть результатом действия анаэробных кишечных бактерий.

Недавно были проведены исследования на крысах [107] и человеке [153], когда 20Е вводился *per os*. В этих случаях исследовалась только моча. Рамазанов с сотрудниками вводил 20Е 40 крысам (50 мг/кг) непосредственно в желудок с помощью специального зонда и собирал мочу (3.5 л) в течение последующих 10 дней. После проведения нескольких хроматогра-

фических стадий концентрирования и очистки выделили неметаболизированный 20Е и три новых метаболита, которые были проанализированы с помощью ИК- и масс-спектрометрии. ИК-спектры показали исчезновение сигнала при 650 см⁻¹ (7-ен-6-он), и на основании масс-спектров была предложена структура метаболитов.

Tsitsimpikou с сотрудниками [153] проанализировал мочу у добровольцев, принимавших препарат «Экдистен™» (20 мг *per os*), содержащий 20Е. В этой работе был проведен анализ экдистероидов в моче, собранной в течение пяти дней, методом хромато-масс-спектрометрии после предварительной дериватизации. При этом, кроме 20Е, были обнаружены два менее гидроксильрованных метаболита, которые были идентифицированы как 2d20Е и 2dЕ путем сравнения со стандартными соединениями. В отличие от масс-спектрометрии, только ЯМР дает возможность точного установления структуры соединений. Тем не менее, на основании проведенных исследований можно вполне обоснованно считать, что модификация кольца В и дегидроксилирование являются основными характерными процессами, протекающими при метаболизме экдистероидов у млекопитающих.

4. ФАРМАКОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ ЭКДИСТЕРОИДОВ НА ПОЗВОНОЧНЫХ

4.1. Экдистероиды и рост

В ранних работах было показано анаболическое действие некоторых экдистероидов (20Е, диастерона, туркестерона, витикостерона Е) на мышцах или крысах [99, 122, 127-133]. Рост-стимулирующее действие было также недавно продемонстрировано в экспериментах на свиньях [64] и японских перепелах [63, 119]. Во многих примерах, однако, эти эффекты были не столь яркими, как это следует из зависимости прироста массы животных. Эти эффекты наблюдались в определенных фазах роста или только для одного пола животных, при этом также отсутствовала адекватная статистическая обработка результатов. Тем не менее, даже небольшие эффекты (прирост массы до 5 %) могли представлять экономический интерес для специалистов по питанию животных, но для этих оснований требуется использование большого количества животных, что с трудом возможно для крупных животных. Добавление экдизона в пищу овцам приводит к возрастанию скорости роста тела, а также шерсти [106]. К удивлению, эти результаты были получены с очень небольшими количествами экдизона (0.02 мкг/г ежедневно). Этот эффект был бы более очевидным, если бы животные питались на обедненной диете, что бы указывало на то, что экдизон улучшает усвоение пищи.

Можно предполагать, что в этом случае наблюдаемый эффект обусловлен токсичностью экдизона по отношению к микроорганизмам рубца у животных, однако для этого утверждения нет полных оснований. Фактически посредством стимуляции синтеза белка (и/или уменьшения катаболизма белка) экдистероиды могут увеличивать массу нежировой части тела. У свиней введение 20Е в дозах 0.2-0.4 мг/кг в день приводит к лучшему удерживанию азота и увеличению массы тела (112-116 % по отношению к контролю), в то время как употребление пищи было меньше на 11-17 % [64]. В других экспериментах использовались экдистероидсодержащие растения (например, *Rhapon-*

ticum carthamoides), в которых был показан такой же рост-стимулирующий эффект на свиньях после 30-дневного кормления животных [116]. У перепелов присутствие 20Е в диете стимулировало увеличение роста (115% по отношению к контролю), но этот эффект связывался с уменьшением индекса превращения пищи [119]. К сожалению, из всех представленных данных пока трудно сделать общие выводы.

4.2. Экдистероиды и физическая работоспособность

Установлено, что 20Е обладает тонизирующими свойствами [1]. Действительно это соединение стимулирует рост мышц при условии обеспечения адекватного количества белка. Этот анаболический эффект приводит к увеличению физической работоспособности в отсутствии тренировки [21]. Это было, например, показано при использовании теста на плавание в экспериментах с крысами: животные, которым давали экдистероиды в течение одной недели, были способны плавать значительно дольше [6]. Эти эффекты похожи на эффекты анаболических стероидов. 20Е также увеличивает содержание АТФ в мышцах крыс с Д-авитаминозом [56].

4.3. Экдистероиды: действие на клеточную пролиферацию и дифференциацию

Показано ранозаживляющее действие экдистероидов [24, 125]. 20Е (0.1 объемный процент в составе липосом) уменьшает время заживления кожи после поверхностного ранения, и 20Е (2×10^{-4} М) стимулирует дифференциацию кератиноцитов в условиях *in vitro* [27]. Этот эффект был оценен по активности трансглутаминазы (фермента, участвующего в связывании белка посредством образования изопептидной связи). Экдистероиды также показывают эффект ингибирования псориаза [48]. Эти результаты положены в основу многих патентов, касающихся использования экдистероидов в косметике [24, 79, 88-92, 154, 155].

20Е, введенный *per os* в дозе 5 мг/кг, ускоряет процесс заживления после экспериментального перелома костей [134]. Это же соединение (10-100 нг/мл) стимулирует пролиферацию остеобластов (клеток остеосаркомы UMR 106) крыс в условиях *in vitro* на 41 % [38]. Подобным образом 20Е стимулирует пролиферацию эндотелиальных клеток пупочной вены человека [80, 169], а некоторые экдистероиды могут стимулировать эритропоэз у крыс [137].

Данные о действии экдистероидов на пролиферацию опухолевых клеток в некоторой степени противоречивы. По данным Эль-Мофти с соавторами [33, 34] Е индуцирует опухолеобразование у жаб и мышей. Другие авторы показали ингибирующее действие экдистероидов на пролиферацию опухолевых клеток [12, 47, 117]. Наиболее вероятно, что результаты могут отличаться в зависимости от типов клеток, природы и концентрации использованных экдистероидов, и это требует более широких исследований. Получены данные о генопротекторных свойствах экдистероидов [18, 42, 76-78]: они могут предотвращать повреждение хроматина под действием различных химических агентов.

4.4. Экдистероиды и синтез белка

Стимуляция синтеза белка под действием Е была показана еще в ранних работах в 1963 г. [13]. Обнаружение высоких концентраций экдистероидов в расте-

ниях в 1966 г. сделало эти соединения доступными для фармакологических исследований. Вскоре после этого было показано, что экдистероиды стимулируют синтез белка в печени мышей [99, 102, 103]. Было доказано, что 20Е стимулирует внедрение меченого [14 C] лейцина в бесклеточной системе трансляции (полисомах печени крыс), т.е. 20Е увеличивает эффективность аппарата трансляции [127]. Этот вывод был подтвержден и расширен в опытах с другими тканями, особенно сердца и мышц [6, 54, 129].

4.5. Экдистероиды и углеводный обмен

В ранних работах было показано, что 20Е, введенный *per os* крысам, снимает гипергликемию, вызванную либо глюкозагом, либо аллоксаном [86, 158, 160, 177]. Показано, что 20Е стимулирует включение глюкозы в гликоген и белок в печени мышей [177] и более общее расходование глюкозы в тканях [124]. По-видимому, механизмом этого является повышение чувствительности тканей к инсулину [59], и таким образом препараты, содержащие фитоэкдистероиды, могут использоваться в качестве антидиабетических средств, применяемых *per os* [143, 174].

4.6. Экдистероиды и липидный обмен

Экдистероиды являются гипохолестеринемическими агентами [81, 93, 142]. Их действие заключается в уменьшении биосинтеза холестерина и увеличении его катаболизма [160]. 20Е (5 мг/кг *per os*) стимулирует превращение холестерина в желчные кислоты у крыс [136], и этот эффект похож на действие некоторых оксистероидов [114]. В связи с этими эффектами экдистероиды могут также иметь антиатеросклеротическое действие [87, 142]. Внутривентриальное введение 20Е (0.5 мг/кг) крысам приводит также к увеличению включения меченого [14 C] ацетата в триглицериды в печени и уменьшает активность триглицеридлипазы [13a].

4.7. Экдистероиды – «универсальное лекарство»?

Экдистероиды улучшают работу нервной системы: показано, что 20Е индуцируют глутаматдекарбоксилазу (фермент, участвующий в биосинтезе ГАВА) в мозге крыс [20] и что Е способен к индукции ацетилхолинэстеразы в мозге крыс [14]. Недавно было показано, что экдистероиды обладают нейропротекторными свойствами; они подавляют глутамат-индуцируемую смерть нейронов в кортексе плодов у крыс и благодаря этим свойствам экдистероиды предложено использовать в терапии психических и поведенческих расстройств [3]. К уже сказанному, они могут предохранять от амнезии, вызванной диазепамом или алкоголем [172].

Экдистероиды стимулируют работу печени: 20Е ускоряет восстановление после гепатита, вызванного введением гелиотрина [135]. 20Е и другие экдистероиды (туркестерон, циастерон) при введении (10 мг/кг) крысам с гепатитом, вызванным подкожной инъекцией четыреххлористого углерода, предотвращают его гепатотоксическое действие [123]. Более того, предварительный прием 20Е (5 мг/кг) в течение одной недели уменьшает последующее за этим введение гелиотрина [7].

Экдистероиды улучшают работу сердца и легких: 20Е был рекомендован для предотвращения ишемии

миокарда, аритмии и было показано под его действием увеличение экспрессии VEGF [166]. Антиаритмический эффект 20E был также описан другими авторами [67, 173]. Подобный эффект был показан и для экстракта *Leuca carthamoides* с высоким содержанием 20E [82]. У кроликов с экспериментально вызванным атеросклерозом (за счет диеты с высоким содержанием холестерина) введение 20E в течение 28 дней приема (10 мг/кг *per os* в день) привело к увеличению Na^+/K^+ АТФ-азы в миокарде [57]. Внутривенные инъекции 20E показали также терапевтический эффект после контузии легких [167, 168].

Экдистероиды улучшают работу почек: при введении крысам нефротоксической смеси (уранилацетат+глицерин) 20E (5 мг/кг) приводит к восстановлению нормальной скорости гломерулярной фильтрации и подавлению альбуминурии [109, 127].

Экдистероиды и иммунная система: показаны разнообразные иммуномодуляторные эффекты экдистероидов. Однократные внутрибрюшинные инъекции различных экдистероидов (20E, 2d20E, 2dE, polB, туркестерон – 1-5 мг/кг) приводят к увеличению антителообразующих клеток в селезенке мышей, иммунизированных клетками красной крови овец [111]. Низкие концентрации 20E (7.5×10^{-12} – 7.5×10^{-8} М) вызывают активацию лимфоцитов человека в тесте на Е-розеткообразование [151, 152]. Низкие концентрации 20E и других экдистероидов (10^{-12} – 10^{-5} М) стимулируют, в то время как высокие концентрации (10^{-4} М), в конечном счете, ингибируют синтез ДНК в конкавалин А-активированных лимфоцитах [23а, 36, 71]. 20E (10-20 мг/кг в сутки *per os*) обладает противовоспалительными свойствами аналогично ацетату кортизона у крыс и мышей [36, 68], а туркестерон усиливает защитный механизм легких у крыс с диабетом [96]. Было показано, что 20E ингибирует доза-зависимую секрецию гистамина из peritoneal mast клеток, индуцированных анти-IgE или конкавалином А [146]. Однако, в другой работе не было показано никаких противовоспалительных эффектов 20E, введенного крысам в течение 7 дней (5 мг/кг *per os* ежедневно) [147].

Экдистероиды обладают антиоксидантными свойствами: 20E обладает антиоксидантными и антирадикальными свойствами [101] и подавляет перекисное окисление липидов [69, 70]. В этих исследованиях было использовано несколько модельных систем, таких как хемилуминесценция индуцированной перекисью водорода сыворотки крови крыс, получавших диету с дефицитом витамина Д, но содержащую 0.1 мг 20E/кг ежедневно, или модель захвата кислорода мицеллами метиллинолеата в присутствии или отсутствии 20E.

Токсичны ли экдистероиды для микроорганизмов? Имеется небольшое количество сообщений об антимикробной активности экдистероидов. Сообщалось о фунгицидной и антибактериальной активности 20E при довольно высокой концентрации (в интервале 100-400 мкг/мл или $2-8 \times 10^{-4}$ М) [2]. Антимикробная активность 20E и его ацетатов также показана в работе [162]. Продемонстрирован токсический эффект на простейших: кролики, получавшие 20E *per os* (5 мг/кг ежедневно в течение 3 месяцев) проявили устойчивость к заражению по отношению к *Lambliа duodenalis* [138]. Улучшение продуктивности жвачных животных под действием Е было также интерпретировано токсично-

стью Е по отношению к простейшим, находящимся в рубце [106].

Экдистероиды не токсичны по отношению к позвоночным: экдистероиды обладают очень низкой токсичностью ($\text{LD}_{50} > 6$ г/кг), они не вызывают гипертензию и, несмотря на анаболическое действие, не обладают ни андрогенным, ни эстрогенным (либо антиэстрогенным) действием. Они не влияют на достижение половой зрелости, а также не индуцируют значительных изменений у кастрированных животных [105]. Суммируя сказанное, все перечисленные данные делают экдистероиды привлекательными соединениями для разнообразного применения в медицине. И конечно же, большой интерес представляет более точное понимание механизма(мов) их действия на млекопитающих.

5. ГЕНОМНОЕ И/ИЛИ НЕГЕНОМНОЕ ДЕЙСТВИЕ ЭКДИСТЕРОИДОВ

5.1. Обладают ли экдистероиды геномным действием на позвоночных?

У насекомых экдистероиды проявляют хорошо известные геномные эффекты, которые включают участие ядерных рецепторов. Если представить в пространстве строение молекул экдистероидов, то становится ясным, что они разительным образом отличаются от половых гормонов и гормонов надпочечников у позвоночных, а их полная боковая цепь, характерная для холестерина, в наибольшей вероятности предостерегает их какое бы то ни было связывание с рецепторами гормонов позвоночных. Однако недавно было показано, что некоторые орфановые ядерные рецепторы (например, LXR, PXR) связывают эндогенно образующиеся оксистерины [49, 114] или имеют широкую специфичность и могут связывать широкий ряд ксенобиотиков, включая некоторые стероиды [51]. Обладая этой широкой лигандной специфичностью, эти белки могут функционировать скорее как «экдокринные сенсоры», чем «истинные рецепторы» [35]. Поэтому до тех пор, пока экдистероиды не будут протестированы на связывание с такими рецепторами, остается вполне допустимым, что они могут вызывать эффекты транскрипции посредством связывания с некоторыми ядерными рецепторами: действительно в ранних исследованиях сообщалось о быстром включении меченой [^{14}C] оровой кислоты в РНК в печени мышей [159].

5.2. Существуют ли мембранные эффекты экдистероидов?

На сегодняшний день мембранные эффекты стероидов хорошо известны, и они реализуются посредством трех различных путей (рис. 6). Согласно Брэнну [10], эти эффекты могут включать: 1) растворение экдистероидов в мембранном бислое и изменять окружение некоторых мембранных белков (и, как следствие, их активности); 2) взаимодействие со специфическим мембранным рецептором, который будет активировать некоторый механизм трансдукции, либо 3) их связывание с модуляторным сайтом рецептора для другой молекулы. Эти различные эффекты взаимно не исключают друг друга.

Растворение экдистероидов в липидном слое мембраны. Для проверки первой гипотезы были проведены эксперименты с целью проанализировать растворение экдистероидов в мембранах эритроцитов чело-

века [157]. Эти исследователи не провели прямых экспериментов по измерению включения меченых эрдистероидов. В первом цикле экспериментов эритроциты были проинкубированы с различными стероидами (10^{-6} М), а затем с [3 H] холестерином, при этом и в случае 2d20E, и в случае 20E происходило уменьшение радиоактивности, связанной с мембранными фракциями. Во втором цикле экспериментов авторы сначала инкубировали эритроциты с 20E, взятом в различных концентрациях (10^{-14} – 10^{-10} М), затем либо с радиоактивно меченым холестерином, холекальциферолом или кальцитриолом. При этом 20E в основном уменьшал только внедрение кальцитриола. Этот эксперимент свидетельствует в пользу идеи о том, что эрдистероиды могут внедряться в мембранный бислой, однако это утверждение доказано не абсолютно. Делаются попытки получить корреляции между этими результатами и быстрым эффектом 20E на активность Na^+/K^+ АТФ-азы в клетках слюнных желез у дрозофилы [113].

Быстрые мембранные эффекты. Было показано быстрое увеличение уровня cGMP и уменьшение cAMP в плазме у мышей наряду с уменьшением активности протеинкиназы А в печени через 40 мин после внутривенной инъекции 10 мкг 20E [15-17]. Позднее было показано, что 20E вызывает быстрый (1-2 мин) и транзиторный эффект в мембранах [60-62]. 20E вызывает увеличение пула свободной арахидоновой кислоты и синтез лейкотриенов и простагландинов. Эти ответы наблюдались на различных типах клеток (гепатоциты, эритроциты, лимфоциты, макрофаги и т.д.). Во многих случаях эффекты 20E похожи на эффекты, вызываемые кальцитриолом ($1,25OH-D_3$). Это соединение часто используется исследователями, работающими в области фармакологии эрдистероидов, как вещество сравнения. Такие же эффекты вызывались 20E, связанным с магнитными наночастицами [94, 95], которые предотвращали диффузию 20E в клетки-мишени и, таким образом, ограничивали его возможное действие на мембранном уровне.

Мы должны подчеркнуть, что эрдистероиды узнаются мембранными рецепторами у членистоногих: эрдистероиды детектируются вкусовыми рецепторами ракообразных [150] и насекомых [26, 146]. Так же и у позвоночных стероиды могут работать в качестве феромонов (например, [121]). Иными словами, указанный механизм действия допустим.

Нейромодуляторное действие. Эти эффекты хорошо известны для нейростероидов позвоночных, которые могут модулировать ответ нейромедиаторных рецепторов по отношению к своим родственным лигандам. Связывание только стероида не дает очевидного эффекта. Таким образом, рецептор GABA_A обладает сайтом связывания стероидов, которые, следовательно, могут изменять ответ к GABA. Подобным образом, 20E показал нейромодуляторный эффект на GABA рецептор кортикальных

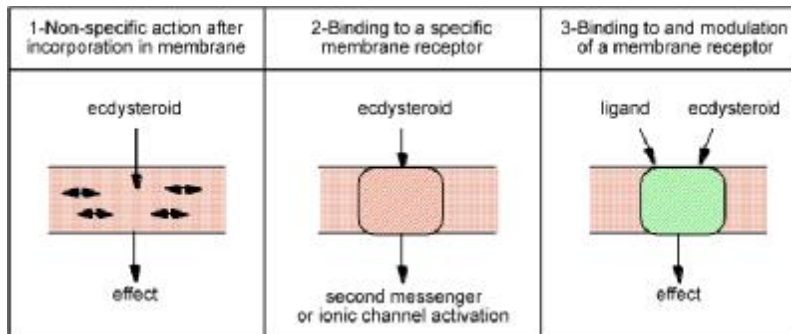


Рис. 6. Три возможных механизма мембранных эффектов эрдистероидов.

нейронов у крыс [112, 156], хотя этот эффект наблюдался при достаточно высоких концентрациях (10-100 мкмоль). В связи с этим же эффектом 20E показал антиэпилептическую активность у крыс [44]: при введении 20E *per os* (100-200 мг/кг) спонтанно эпилептическим крысам, наблюдалось ослабление конвульсий.

5.3. Некоторые современные данные

Константино с сотрудниками [23] случайно обнаружил очень важный факт. Они использовали эрдистероид-индуцибельную систему экспрессии для анализа механизма трансдукции интерлейкина-3 (IL-3) в клеточной линии проВ-лимфоцитов и показали, что в контрольных экспериментах муристерон А и понастерон А потенцируют IL-3-зависимую активацию PI 3-киназного/Akt пути в не трансформированных клетках. Имея в виду центральную роль Akt/PKB пути в клеточном метаболизме млекопитающих (см., например, [11, 164]), эти результаты дают интересную основу для объяснения единственного механизма для многих эффектов эрдистероидов у млекопитающих, в частности, их гипогликемического, антиапоптозного и анаболического действия (рис. 7). В настоящий мо-

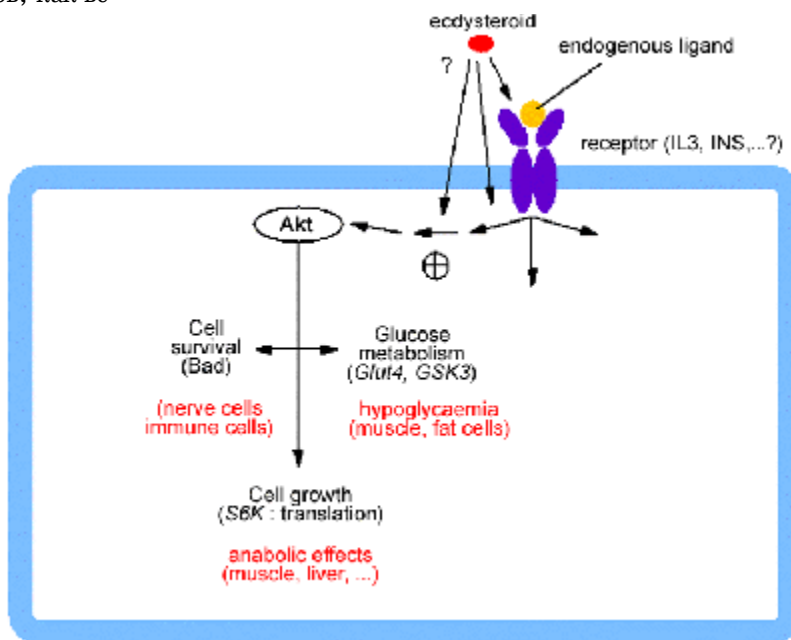


Рис. 7. Рабочие гипотезы относительно механизмов действия эрдистероидов на клетки млекопитающих: стимуляция Akt/PKB может объяснить широкий спектр наблюдаемых эффектов 20E на млекопитающих (см. текст).

Bad: проапоптотический фактор, который ингибируется при фосфорилировании Akt; Glut4: переносчик глюкозы типа 4; GSK3: гликоген-синтеза киназа-3; IL3: интерлейкин-3; INS: инсулин; S6K: рибосомальная протеин S6-киназа.

мент все же еще не является возможным решить, действуют экидистероиды на сами рецепторы или включаются на последующих стадиях.

6. ИСТОЧНИКИ 20-ГИДРОКСИЭКДИЗОНА

Экидистероиды обнаружены во многих видах растений, у которых они могут достигать концентраций свыше 1-2 % в расчете на сухую массу. Виды с высоким содержанием 20Е найдены среди папоротников и покрытосеменных растений, причем некоторые из этих видов являются или хорошо известными (папоротник *Polypodium vulgare*), или широко культивируются благодаря их лекарственным свойствам (*Leuzea*, *Pfaffia*, *Cyanotis*). Учитывая еще очень ограниченный рынок, на данный момент только несколько видов растений используются в качестве источника фитоэкидистероидов: 1) *Leuzea* (= *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) в странах Восточной Европы культивируется как лекарственное средство; 2) *Pfaffia* (фактически группа близких видов) = бразильский женьшень (= «Сума») – также растение, используемое в традиционной медицине и 3) *Cyanotis vaga* или *C. arachnoides* – однодольные растения, экстракты которых широко используются для синхронизации процессов получения шелка при культивировании личинок тутового шелкопряда [43, 19].

На рынке можно найти свыше 100 различных экидистероидсодержащих препаратов для внутреннего применения. Мы можем разделить их на несколько категорий: 1) препараты, содержащие неочищенные и слегка очищенные экстракты растений (растительные порошки или спиртовые экстракты – эликсиры) и 2) препараты, содержащие «чистый» 20Е или определенные смеси экидистероидов. Большинство из них рекомендованы для использования в бодибилдинге. Однако некоторые из них разработаны для более специфического использования (например, для игроков в гольф) или для животных (собаки, лошади). К тому же экидистероиды используются в некоторых косметических композициях (например, «Hydrastar» и «Phenomen A» фирмы Кристиан Диор).

7. ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Возможно, что экидистероиды являются наиболее распространенными в природе стероидами, поскольку они продуцируются не только членистоногими, но также и многими видами растений. По-видимому, они проявляют множество фармакологических эффектов на позвоночных, многие из которых являются полезными. Однако это требует доскональных клинических испытаний и валидации препаратов. Экидистероиды используются все большим количеством людей, а в ближайшем будущем они будут применяться и для домашних животных. Это является причиной разработки методов детекции и количественного определения экидистероидов, которые недавно предложены [75, 153]. Требуются и дальнейшие разработки в этой области. Вопрос, станут ли экидистероиды контролируемыми соединениями (например, в спорте или для домашних животных, например, беговых лошадей) еще до сих пор открыт.

ЛИТЕРАТУРА

1. Abubakirov NK, Sultanov MB, Syrov VN, Kurmukov AG, Baltaev U, Novosel'skaya IL, Mamatkhanov

AV, Gorovits MB, Shakirov TT, Shamsutdinov I, Yakubova MR, Genkinoy GL. 1988. Tonic preparation containing the phytoecdysteroid (ecdystene). Application SU 1312774 (*Chemical Abstracts* 110: 121377).

2. Ahmad VU, Khaliq-Uz-Zaman SM, Ali MS, Perveen S, Ahmed W. 1996. An antimicrobial ecdysone from *Asparagus dumosus*. *Fitoterapia* LXVII(1): 88-91.

3. Aikake A, Matsumoto T, Yamaguchi Y. 1996. Cerebral neuron protective agents containing ecdysteroids. Application JP 94-195279/19940819 (*Chemical Abstracts* 125: 1395).

4. Aizikov MI, Kurmukov AG, Syrov VN. 1978. Physiological activity and correlative changes in protein, carbohydrate, and fat metabolism under the effect of ecdysone and nerobol. *Farmakologiya Prirodnykh Veschestv* 107-125. (*Chemical Abstracts* 90 : 180683).

5. Albertsen MC, Brooke CD, Garnaat CW, Roth BA. 2000. Ecdysone receptors and methods for their use. *International Patent Application WO 00/15791*.

6. Azizov AP, Seifulla RD. 1998. The effect of elton, leveton, fitoton and adapton on the work capacity of experimental animals. *Ekspieriment'naya i Klinicheskaya Farmakologiya* 61: 61-63.

7. Badal'yants KL, Nabiev AN, Khushbaktova ZA, Syrov, VN. 1996. Mechanism of hepatoprotective action of ecdystene in acute heliotrine intoxication. *Doklady Akademii Nauk Respubliki Uzbekistana* (10) 46-48.

8. Bathory M, Toth I, Szendrei K, Reisch J. 1982. Ecdysteroids in *Spinacia oleracea* and *Chenopodium bonus-henricus*. *Phytochemistry* 21: 236-238.

9. Bohl D, Heard JM. 1998. Transcriptional modulation of foreign gene expression in engineered somatic tissues. *Cell Biology and Toxicology* 14: 83-94.

10. Brann DW, Hendry LB, Mahesh VB. 1995. Emerging diversities in the mechanism of action of steroid hormones. *Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology* 52: 113-133.

11. Brazil DP, Hemmings BA. 2001. Ten years of protein kinase B signalling: a hard Akt to follow. *Trends in Biochemical Sciences* 26: 657-664.

12. Burdette WJ. 1974. Invertebrate hormones and tumors. In: Burdette, WJ, editor. *Invertebrate Endocrinology and Hormonal Heterophyly*, 351-367, Springer-Verlag, Berlin.

13. Burdette WJ, Coda RL. 1963. Effect of ecdysone on the incorporation of ¹⁴C-Leucine into hepatic protein *in vitro*. *Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine* 112: 216-217.

13a. Catalán RE, Martínez AM, Aragonés MD, Miguel BG, Robles A, Godoy JE. 1985. Alterations in rat lipid metabolism following ecdysterone treatment. *Comparative Biochemistry and Physiology* 81B: 771-775.

14. Catalán RE, Aragonés MD, Godoy JE, Martínez AM. 1984. Ecdysterone induces acetylcholinesterase in mammalian brain. *Comparative Biochemistry and Physiology* 78c: 193-195.

15. Catalán RE, Aragonés MD, Martínez AM. 1979a. Effect of ecdysterone on cyclic AMP and cyclic GMP in mouse plasma. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 87: 1018-1023.

16. Catalán RE, Aragonés MD, Martínez AM. 1979b. Effect of ecdysterone on the cyclic AMP-protein kinase system in mouse liver. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 89: 44-49.

17. Catalán RE, Martínez AM, Aragonés MD. 1982. *In vitro* effect of ecdysterone on protein kinase activity. *Comparative Biochemistry and Physiology* 71B: 301-303.

18. Chabanny VN, Levitsky EL, Gubsky YuI, Kholodova YuD. 1994. Gene-protective effect of the preparation based on ecdysteroids under rat poisoning with tetrachloromethane and chlorphos. *Ukrainskii Biokhimicheskii Zhurnal* 66: 67-77.

19. Chandrakala MV, Maribashetty VG, Jyothi HK. 1998. Application of phytoecdysteroids in sericulture. *Current Science (India)* 74: 341-346.
20. Chaudhary KD, Lupien PJ, Hinse C. 1969. Effect of ecdysone on glutamic decarboxylase in rat brain. *Experientia* 25: 250-251.
21. Chermnykh NS, Shimanovsky NL, Shutko GV, Syrov VN. 1988. Effects of methandrostenolone and ecdysterone on physical endurance of animals and protein metabolism in the skeletal muscles. *Farmakologiya i Toksikologiya* 6: 57-62.
22. Christopherson KS, Mark MR, Bajaj V, Godowski PJ. 1992. Ecdysteroid-dependent regulation of genes in mammalian cells by a *Drosophila* ecdysone receptor and chimeric transactivators. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 89: 6314-6318.
23. Constantino S, Santo R, Gisselbrecht S, Gouilleux F. 2001. The ecdysteroid inducible gene expression system: unexpected effects of muristerone A and ponasterone A on cytokine signalling in mammalian cells. *European Cytokine Network* 12: 365-367.
- 23a. Chiang HC, Wang JJ, Wu RT. 1992. Immunomodulating effects of the hydrolysis products of formosamin C and b-ecdysone from *Paris formosana* Hayata. *Anticancer Research* 12: 1475-1478.
24. Darmograi VN, Potekhinskii SM, Ukhov YuI, Petrov VK, Potekhinskii SS, Darmograi SV. 1998. Vitaderm containing phytoecdysteroids for treatment of burns and wounds. Application RU 96-96104062 / 19960229 (*Chem. Abstr.* 133: 110028).
25. DeMayo FJ, Tsai, SY 2001. Targeted gene regulation and gene ablation. *Trends in Endocrinology & Metabolism* 12: 348-353.
26. Descoins Jr C, Marion-Poll F. 1999. Electrophysiological responses of gustatory sensilla of *Mamestra brassicae* (Lepidoptera, Noctuidae) larvae to three ecdysteroids: ecdysone, 20-hydroxyecdysone and ponasterone A. *Journal of Insect Physiology* 45: 871-876.
27. Detmar M, Dumas M, Bontã F, Meybeck A, Orfanos CE. 1994. Effects of ecdysterone on the differentiation of normal human keratinocytes *in vitro*. *European Journal of Dermatology* 4: 558-562.
28. Dhadialla TS, Carlson GR, Le DP. 1998. New insecticides with ecdysteroidal and juvenile hormone activity. *Annual Review of Entomology* 43: 545-569.
29. Dinan L. 2001. Phytoecdysteroids: biological aspects. *Phytochemistry* 57: 325-339.
30. Dinan L, Hormann RE, Fujimoto T. 1999a. An extensive ecdysteroid CoMFA. *Journal of Computer-aided Molecular Design* 13: 185-207.
31. Dinan L, Savchenko T, Whiting P, Sarker SD. 1999b. Plant natural products as insect steroid receptor agonists and antagonists. *Pesticide Science* 55: 331-335.
32. Dzukharova MKh, Sakhibov AD, Kasymov B, Syrov VN, Takanaev AA, Saatov Z. 1987. Pharmacokinetic experiments with ecdysterone. *Khimiko-Farmatsevticheskii Zhurnal* 21: 1163-1167.
33. El-Mofty M, Sadek I, Soliman A, Mohamed A, Sakre S. 1987. Ecdysone: a new bracken fern factor responsible for neoplasm induction in the Egyptian toad (*Bufo regularis*). *Nutrition and Cancer* 9: 103-107.
34. El-Mofty MM, Sakre SA, Rizk AM, Moussa EA. 1994. Induction of breast and lung neoplastic lesions in mice by alpha-ecdysone. *Oncology Reports* 1: 435-438.
35. Evans R. 2002. Nuclear receptors: lipid physiology and the exotics of xenobiotics. Communication presented at the XVth International Ecdysone Workshop, Kolymbari, Crete, Greece (June 30 - July 6, 2002).
36. Fomovska GN, Berdyshev AG, Kholodova YuD. 1992. Immunomodulatory effect of ecdysteroids. *Ukrainskii Biokhimiicheskii Zhurnal* 64: 56-61.
37. Fussenegger M. 2001. The impact of mammalian gene regulation concepts on functional genomic research, metabolic engineering, and advanced gene therapies. *Biotechnology Progress* 17: 1-51.
38. Gao Z, Wang D, Li F. 2000. Determination of ecdysterone in *Achyranthes bidentata* BL. and its activity promoting proliferation of osteoblast-like cells. *Acta Pharmaceutica Sinica* 35: 868-870.
39. Girault JP, Lafont R, Kerb U. 1988. Ecdysone catabolism in the white mouse. *Drug Metabolism and Disposition* 16: 716-720.
40. Graham LD. 2002. Ecdysone-controlled expression of transgenes. *Expert Opinion on Biological Therapy* 2: 525-535.
41. Grebenok RJ, Ripa PV, Adler JH. 1991. Occurrence and levels of ecdysteroids in spinach. *Lipids* 26 : 666-668.
42. Gubskii YuI, Levitskii EL, Kholodova YuD, Goriushko AG, Primak RG, Vistunova IE, Sachenko LG 1993. Mechanisms of genoprotective action of a phytoecdysteroid drug (BTK-8L) in chromatin damage by tetrachloromethane. *Ukrainskii Biokhimiicheskii Zhurnal* 65: 75-83.
43. Guo F. 1989. Ecdysteroids in vertebrates : pharmacological aspects. In Koolman J, editor. *Ecdysone - from chemistry to mode of action*, 442-446, Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
44. Hanaya R, Sasa M, Ishihara K, Akimitsu T, Iida K, Amano T, Serikawa T, Arita K, Kurisu K. 1997. Antiepileptic effects of 20-hydroxyecdysone on convulsive seizures in spontaneously epileptic rats. *Japanese Journal of Pharmacology* 74: 331-335
45. Hikino H, Ohizumi Y, Takemoto T. 1972a. Absorption, distribution, metabolism and excretion of insect-metamorphosing hormone ecdysterone in mice. I. *Yakugaku Zasshi* 92: 945-950.
46. Hikino H, Ohizumi Y, Takemoto T. 1972b. Absorption, distribution, metabolism and excretion of insect-metamorphosing hormone ecdysterone in mice. II. *Chemical Pharmaceutical Bulletin* 20: 2454-2458.
47. Hirono I, Sasaoka I, Shimizu M. 1969. Effect of insect-molting hormones, ecdysterone and inokosterone, on tumor cells. *Gann* 60: 341-342.
48. Inaoka, Y., Yamamoto M., Tsuji K. (1997) Psoriasis inhibitors containing ecdysteroid analogs. Jpn. Kokai Tokkyo Koho JP 09 02,955 [97 02,955]. (*Chemical Abstracts* 126: 166507r).
49. Janowski BA, Grogan MF, Jones SA, Wisely GB, Kliewer SA, Corey EJ, Mangelsdorf DJ. 1999. Structural requirements of ligands for the oxysterol liver X receptors LXRalpha and LXRbeta. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 69: 266-271
50. Jones G, Jones D. 2000. Considerations on the structural evidence of a ligand-binding function of ultraspiracle, an insect homolog of vertebrate RXR. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 30: 671-679.
51. Jones SA, Moore LB, Shenk JL, Wisely GB, Hamilton GA, McKee DD, Tomlinson ACO, LeCluyse EL, Lamberft MH, Wilson TM, Kliewer SA, Moore JT. 2000. The pregnane X receptor: a promiscuous xenobiotic receptor that has diverged during evolution. *Molecular Endocrinology* 14: 27-39.
52. Kapitskaya N, Wang S, Cress DE, Dhadialla TS, Rhaikel AS. 1996. The mosquito ultraspiracle homologue, a partner of ecdysteroid receptor heterodimer: cloning and characterization of isoforms expressed during vitellogenesis. *Molecular and Cellular Endocrinology* 12: 119-132.
53. Karns LR, Kisielewski A, Gulding KM, Seraj JM, Theodorescu D. 2001. Manipulation of gene expression by an ecdysone-inducible gene switch in tumor xenografts. *BioMed Central Biotechnology* 1, article 11 (pp. 12).

54. Khimiko IN, Mitrokin YuI, Efremova OI, Sidorenko LI. 2000. The influence of ecdysterone on the biosynthesis of proteins and nucleic acids in mouse organs. *Khimiko-Farmatsevticheskii Zhurnal* 34(9): 3-5.

55. Kholodova YuD. 2001. Phytoecdysteroids : biological effects, application in agriculture and complementary medicine. *Ukrainskii Biokhimicheskii Zhurnal* 73: 21-29.

56. Kholodova YuD, Tuga VA, Zimina VP. 1997. Effects of vitamin D3 and 20-hydroxyecdysone on the content of ATP, creatine phosphate, carnosine and Ca²⁺ in skeletal muscles. *Ukrainskii Biokhimicheskii Zhurnal* 69: 3-9.

57. Khushbatkova ZA, Azizova SS, Syrov VN, Umarova FT, Mirsalikhova NT. 1987. The effect of celanide and ecdysterone on the activity of sodium-potassium ATP-ase in the myocardium. *Medicinal'ni Zhurnal Uzbekistana* (5) 68-70.

58. Koelle MR, Talbot WS, Segreaves WA, Bender MT, Cherbas P, Hogness DS. 1991. The *Drosophila* EcR gene encodes an ecdysone receptor, a new member of the steroid receptor superfamily. *Cell* 67: 59-77.

59. Kosovsky MI, Syrov VN, Mirakhmedov MM, Katkova SP, Khushbatkova ZA. 1989. The effect of nerobol and ecdysterone on processes related to insulin regulatory function in normal and in experimental insulin resistance. *Problemy Endocrinology* 35: 77-81.

60. Kotsyuruba AV, Bukhanevich OM, Tuganova AV, Tarakanov SS, Berdishev AG. 1995a. Mechanisms of early action of biologically active oxysterines - calcitriol and ecdysterone. Modulation of systems which generate low-

molecular activators of guanylate cyclase. *Ukrainskii Biokhimicheskii Zhurnal* 67: 58-64.

61. Kotsyuruba AV, Bukhanevich OM, Tuganova AV, Tarakanov SS. 1995b. Mechanisms of early effect of biologically active oxysterones calcitriol and ecdysterone, modulation of intracellular pools of arachidonic acid and products of its oxidative metabolism. *Ukrainskii Biokhimicheskii Zhurnal* 67: 45-52.

62. Kotsyuruba AV, Tuganova AV, Bukhanevich OM, Tarakanov SS. 1995c. Mechanisms of early action of biologically active oxysterines - calcitriol and ecdysterone. Identification of sphingomyelin metabolism as the effector mechanism of early action. *Ukrainskii Biokhimicheskii Zhurnal* 67: 53-58.

63. Koudela K, Tenora J, Bajer J, Mathova A, Sláma K. 1995. Stimulation of growth and development in Japanese quails after oral administration of ecdysteroid-containing diet. *European Journal of Entomology* 92: 349-354.

64. Kratky F, Opletal L, Hejhalek J, Kucharova S. 1997. Effect of 20-hydroxyecdysone on the protein synthesis of pigs. *Zivocisna Vyroba* 42: 445-451.

65. Kumar MB, Fujimoto T, Potter DW, Deng Q, Palli SR. 2002. A single point mutation in ecdysone receptor leads to increased ligand specificity: implications for gene switch applications. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* (in press)

66. Kumar R, Thompson EB. 1999. The structure of the nuclear hormone receptors. *Steroids* 64: 310-319.

67. Kurmukov AG, Yermishina OA. 1991. Effect of ecdysterone on experimental arrhythmias, changes in

ЮБИЛЕЙ



Надежда Гавриловна Загорская в 1972 г. приехала в Сыктывкар из заполярной Воркуты. Приехала за Знанием. В тот год здесь открывался первый в республике Сыктывкарский государственный университет. С этого момента и началось их общее взросление.

В 1978 г. она окончила биологический факультет и в ноябре того же года была принята лаборантом в отдел радиобиологии Коми филиала АН. Объектом ее изучения стали мышевидные грызуны, обитающие на участках с повышенным фоном радиации. Под руководством К.И. Масловой она приступила к гистоморфологическому анализу печени полевки-экономки и получила новые

данные о возникающих у зверьков эффектах под действием хронического облучения малыми дозами. Эксперимент, проводимый ею с хроническим облучением бурундуков, обнаружил незаурядные способности Надежды Гавриловны к самостоятельному научному исследованию, принес интересные результаты. Так появилась ее первая самостоятельная публикация. Впоследствии сфера ее научных интересов несколько сместилась: все те же полевки, только другой подход, другой уровень исследования. Под руководством А.Г. Кудяшевой она занялась изучением биохимических механизмов радиационного поражения природных популяций мышевидных грызунов. В Институте химической физики им. Н.М. Эмануэля Надежда Гавриловна прошла хорошую стажировку. Научилась определять антиокислительную активность, фосфолипидный состав клеточных мембран, освоила методику тонкослойной хроматографии и внедрила все это в повседневную практику исследований биохимической группы отдела радиоэкологии. Упорный совместный труд небольшой группы завершился выходом в свет двух серьезных монографий, в которых были обобщены многолетние исследования по влиянию радиоактивных загрязнений на клеточные системы регуляции процессов перекисного окисления липидов в органах мышевидных грызунов, обитающих на территориях с повышенным уровнем естественной радиоактивности (Республика Коми) и в 30-километровой зоне аварии на Чернобыльской АЭС.

Сегодня, спустя более 25 лет со дня начала трудовой деятельности, Надежда Гавриловна находится в хорошей рабочей форме. Все те же собранность, аккуратность, интерес к работе. Чувство высокой ответственности за все, что делает. Ее повседневное участие в жизни отдела — залог надежности и надежды на будущее.

Поздравляем дорогую Надежду Гавриловну с золотым юбилеем!
Здоровья ей и новых творческих успехов!

Радиоэкологи

hemodynamics and contractility of the myocardium produced by a coronary artery occlusion. *Farmakologiya i Toksikologiya* 54: 27-29.

68. Kurmukov AG, Syrov VN. 1988. Anti-inflammatory properties of ecdysterone. *Medicinal'nii Zhurnal Uzbekistana* (10) 68-70.

69. Kuzmenko AI, Morozova RP, Nikolenko IA, Koniets GV, Kholodova YuD. 1997. Effects of vitamin D3 and ecdysterone on free-radical lipid peroxidation. *Biochemistry (Moscow)* 62: 609-612.

70. Kuzmenko AI, Niki E, Noguchi N. 2001. New functions of 20-hydroxyecdysone in lipid peroxidation. *Journal of Oleo Science* 50: 497-506.

71. Kuzmitsky BB, Golubeva MB, Konoplya NA, Kovganko NV, Achrem AA. 1990. New opportunities of search for immunomodulators among compounds with steroidal structure. *Farmakologiya i Toksikologiya* 53: 20-22.

72. Lafont R. 1998. Phytoecdysteroids in the World flora : diversity, distribution, biosynthesis and evolution. *Russian Journal of Plant Physiology* 45: 276-295.

73. Lafont R, Girault JP, Kerb U. 1988. Excretion and metabolism of injected ecdysone in the white mouse. *Biochemical Pharmacology* 37: 1174-1177.

74. Laudet V. 1997. Evolution of the nuclear receptor superfamily: early diversification from an ancestral orphan receptor. *Journal of Molecular Endocrinology* 19 : 207-226.

75. Le Bizec B, Antignac JP, Monteau F, Andre F. 2002. Ecdysteroids : one potential new anabolic family in breeding animals. *Analytica Chimica Acta* 473: 89-97.

76. Levitskii EL, Gubskii YuI, Primak RG, Goriushko AG, Kholodova YuD, Vistunova IE, Marchenko AN. 1996. Chromatin-protective action of the biological preparation BTK-8L in tetrachloromethane and chlorphos. *Ukrainskii Biokhimicheskii Zhurnal* 68: 76-84.

77. Levitskii EL, Kholodova YuD, Gubskii YuI, Goriushko AG, Primak RG, Vistunova IE, Sachenko LG.

1993a. Mechanism of the genoprotective action of a phytoecdysteroid drug (BTK-8L) in chromatin damage by chlorphos. *Ukrainskii Biokhimicheskii Zhurnal* 65: 84-91.

78. Levitsky EL, Kholodova YuD, Gubski I, Primak RG, Chabanny VN, Kindruk NL, Mozzhukina TG, Lenchevskaya LK, Mironova VN, Saad LM, Vitsunova IE, Shablii VI. 1993b. Biochemical characteristics of rat liver fractionated chromatin under experimental D-hypovitaminosis and after treatment by steroidal preparations. *Ukrainskii Biokhimicheskii Zhurnal* 65: 28-36.

79. Lin N, Lin W. 1989. β -Ecdysone containing skin-protecting cosmetics. Faming Zhuanli Shenqing Gonkai Shuomingshu. CN 86,106,791 (Cl. A61K7/48), 13 Apr. 1988, Appl. 30 Sept 1986, 3 pp. (*Chemical Abstracts* 111: 239323e).

80. Lin S, Yang Y, Feng S. 1997. Effects of ecdysone on proliferation of human umbilical vein endothelial cells. *Zhongguo Yaolixue Tongbao* 13: 176-179 (*Chemical Abstracts* 128 : 57260).

81. Lupien PJ, Hinse C, Chaudhary KD. 1969. Ecdysone as a hypocholesterolemic agent. *Archives Internationales de Physiologie et de Biochimie* 77: 206-212.

82. Maimeskulova LA, Maslov LN. 2000. Anti-arrhythmic effect of phytoadaptogens. *Ekspierimental'naya i Klinicheskaya Farmakologiya* 63: 29-31.

83. Martinez A, Sparks C, Hart CA, Thompson J, Jepson I. 1999a. Ecdysone agonist inducible transcription in transgenic tobacco plants. *Plant Journal* 19: 97-106.

84. Martinez A, Sparks C, Drayton P, Thompson J, Greenland A, Jepson I. 1999b. Creation of ecdysone receptor chimeras in plants for controlled regulation of gene expression. *Molecular and General Genetics* 261: 546-552.

85. Martinez A, Scanlon D, Gross B, Perara SC, Palli SR, Greenland AJ, Windass J, Pongs O, Broad P, Jepson I. 1999c. Transcriptional activation of the cloned *Heliothis virescens* (Lepidoptera) ecdysone receptor (HvEcR) by

ЮБИЛЕЙ

Юшкова Наталья Гелиевна — старший лаборант питомника экспериментальных животных — отмечает Юбилей. Она одна из тех немногих сотрудников, без которых нельзя представить наш Институт.

Работа в питомнике экспериментальных животных Института биологии, пожалуй, сложнее, чем в аналогичных подразделениях других исследовательских институтов. Изначально питомник был предназначен не только для разведения «традиционных» лабораторных животных, но и для проведения экспериментов на диких животных, отловленных в природе на опытных участках. Подопечными Натали Гелиевны были около двух десятков видов и линий животных, от лося с бобром до несчетного количества мышей и полевок. За время работы в питомнике она значительно расширила свои познания в биологии лабораторных животных, приобрела специальность зоотехника.

За значительное содействие научным исследованиям Наталья Гелиевна награждена почетными грамотами Института биологии и Уральского отделения Российской АН.

Коллеги, сотрудники Института ценят трудолюбие, требовательность и отзывчивость Натали Гелиевны. Войдешь в здание питомника — сразу поймешь, кто здесь Хозяйка. Ей до всего есть дело: правильно ли приготовлены корма, хорошо ли прибраны секции для животных, довольны ли сами хвостатые питомцы, добросовестно ли исполняет обязанности заведующий.

Дорогой и уважаемой Наталье Гелиевне в ее знаменательный юбилей

*Желаем здоровья, любви и тепла,
Чтоб жизнь интересной и долгой была,
Чтоб в доме уют был, любовь да совет,
Чтоб дом защищен был от горя и бед.*

Коллеги



muristerone A. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 29: 915-930.

86. Matsuda H, Kawaba T, Yamamoto Y. 1970. Pharmacological studies of insect metamorphosing steroids from *Achyranthis radix*. *Nippon Yakubutsugaku Zasshi (Folia Pharmacologica Japonica)* 66: 551-563.

87. Matsuda H, Kawaba T, Yamamoto Y, Ogawa S. 1974. Effect of ecdysterone on experimental atherosclerosis in rabbit. *Nippon Yakubutsugaku Zasshi (Folia Pharmacologica Japonica)* 70: 325-339.

88. Meybeck A. 1999a. Cosmetic emulsions containing hydrocarbons and phospholipids. Application FR 98-4542/19980410 (*Chemical Abstracts* 132: 26660).

89. Meybeck A. 1999b. Cosmetic or dermatological water-in-oil emulsions containing liquid esters of a fatty acid or fatty alcohol and phospholipids. Application FR 98-4544/19980410 (*Chemical Abstracts* 132: 26696).

90. Meybeck A, Bonté F. 1990. Ecdysteroid-containing liposomes for wound healing and skin regeneration. Demande FR 2,637,182. (*Chemical Abstracts* 114: 30138r).

91. Meybeck A, Bonté F. 1993. Solid particles comprising a biologically active substance for cosmetics and agrochemicals. PCT Int. Appl. WO 93 12, 761 (*Chemical Abstracts* 119: 188275r).

92. Meybeck A, Bonté F, Redziniak G. 1994. Use of a cosmetic in dermatological composition of keratinocyte culture medium. PCT Int. Appl. WO 94 04,132 (*Chemical Abstracts* 120: 253087y).

93. Mironova VN, Kholodova, YuD, Skatchkova TF. 1982. Hypocholesterolemic effects of phyto-ecdysones in experimental hypercholesterolemia in rat. *Voprosy Meditsinskoi Khimii* 3: 101-104.

94. Mykhaylyk OM, Kotsuruba AV, Buchanevich OM, Gula NM, Bakai EA. 1999. Cell surface receptor interactions of C27-steroid hormone ecdysterone immobilized on nanodispersed magnetite. *Journal of Magnetism and Magnetic Materials* 194: 113-119.

95. Mykhaylyk OM, Kotsuruba AV, Buchanevich OM, Korduban AM, Mengel EF, Gulaya NM. 2001. Signal transduction of erythrocytes after specific binding of ecdysterone and cholesterol immobilized on nanodispersed magnetite. *Journal of Magnetism and Magnetic Materials* 225: 226-234.

96. Najmutdinova DK, Saatov Z. 1999. Lung local defense in experimental diabetes mellitus and the effect of 11,20-dihydroxyecdysone in combination with manilil. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 41: 144-147.

97. No D, Yao TP, Evans RM. 1996. Ecdysone-inducible gene expression in mammalian cells and transgenic mice. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 93: 3346-3351.

98. Ogawa S, Nishimoto N, Matsuda H. 1974. Pharmacology of ecdysones in Vertebrates. In: Burdette, WJ, editor. *Invertebrate Endocrinology and Hormonal Heterophylly*, 341-344, Springer-Verlag, Berlin.

99. Okui S, Otaka T, Uchiyama M, Takemoto T, Hikino H, Ogawa S, Nishimoto N. 1968. Stimulation of protein synthesis in mouse liver by insect-moulting steroids. *Chemical and Pharmaceutical Bulletin* 16: 384-387.

100. Oro AE, McKeown M, Evans RM. 1990. Relationship between the product of the *Drosophila ultraspiracle* locus and the vertebrate retinoid X receptor. *Nature* 347: 298-301.

101. Osynska LF, Saad LM, Kholodova YuD. 1992. Antiradical properties and antioxidative activity of ecdysterone. *Ukrainskii Biokhimicheskii Zhurnal* 64: 114-117.

102. Otaka T, Okui S, Uchiyama M. 1969a. Stimulation of protein synthesis in mouse liver by ecdysterone. *Chemical and Pharmaceutical Bulletin* 17: 75-81.

103. Otaka T, Uchiyama M, Takemoto T, Hikino H. 1969b. Stimulatory effect of insect metamorphosing steroids from ferns on protein synthesis in mouse liver. *Chemical and Pharmaceutical Bulletin* 17: 1352-1355.

104. Plotnikov MB, Zibareva LN, Koltunov AA, Aliev OI, Yakimova TV, Maslov YuM. 1998. The hemorheologic properties of extracts from some ecdysteroids-containing plants. *Rastitel'niye Resursy* 34: 91-97.

105. Prabhu VKK, Nayar KK. 1974. Crustecdysone is without estrogenic or antiestrogenic activity in the rat. *Experientia* 30: 821.

106. Purser DB, Baker SK. 1994. Ecdysones used to improve productivity of ruminants. PCT Int. Appl. WO 94 18,984, AU Appl. 93/7,397 (*Chemical Abstracts* 121: 254587).

107. Ramazanov N, Saatov Z, Syrov VN. 1996. Study of ecdysterone metabolites isolated from rat urine. *Khimiia Prirodnykh Soedinenin* (4): 558-564.

108. Ravi M, Hopfinger AJ, Hormann RE, Dinan L. 2001. 4D-QSAR of a set of ecdysteroids and a comparison to CoMFA modeling. *Journal of Chemical Information and Computer Sciences* 41: 1587-1604.

109. Saatov Z, Agzamhodjaeva DA, Syrov VN. 1999. The prevalence of phytoecdysteroids in plants of Uzbekistan and the possibility of using the preparations created and their basis in nephrology to practice. *Khimiya Prirodnykh Soedinenii* (2): 209-215.

110. Saez E, No D, West A, Evans RM. 1997. Inducible gene expression in mammalian cells and transgenic mice. *Current Opinion in Biotechnology* 8: 608-616.

111. Sakhilov AD, Syrov VI, Usmanova AS, Abakumova OYu. 1989. Experimental analysis of the immunotropic action of phytoecdysteroids. *Doklady Akademii Nauk Uzbekoy SSR* (8) 55-57.

112. Sasa M, Tsujiyama S, Ishihara K, Hanaya R, Fujita M, Kurisu K, Yajin K, Serikawa T. 1996. Enhancement of GABA-induced current by 20-hydroxyecdysone in cultured cortical neurons. In GABA : Receptors, Transport and Metabolism (Tanaka C and Bowery NG Eds), pp 185-194, Birkhaeuser, Basel, Ch.

113. Schneider S, Wünsch S, Schwab A, Oberleithner H. 1996. Rapid activation of calcium-sensitive Na⁺/H⁺ exchange induced by 20-hydroxyecdysone in salivary gland cells of *Drosophila melanogaster*. *Molecular and Cellular Endocrinology* 116 : 73-79.

114. Schroepfer Jr GJ. 2000. Oxysterols: modulators of cholesterol metabolism and other processes. *Physiological Reviews* 80: 361-554.

115. Selepcova L, Jalc D, Javorsky P, Baran M. 1993a. Influence of *Rhaponticum carthamoides* Wild on the growth of ruminal bacteria *in vitro* and on fermentation in an artificial rumen (Rusitec). *Archives of Animal Nutrition* 43: 147-156.

116. Selepcova L, Magic D, Vajda V. 1993b. Use of *Rhaponticum carthamoides* Wild. in animals nutrition. *Cultivation, Harvesting and Processing of Herbs*, Meeting held in The High Tatras, Slovak Republic, June 15-17. Book of Abstracts, p. 76.

117. Shibatani J, Okada M, Inaoka Y, Tsuji K. 1996. Preparation of novel steroid and its use for cosmetics and anticancer agents. Application JP 94-271515/19941104 (*Chemical Abstracts* 125: 143132).

118. Simon P, Koolman J. 1989. Ecdysteroids in vertebrates : pharmacological aspects. In Koolman J., editor. *Ecdysone - from chemistry to mode of action*, 254-259, Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

119. Sláma K, Koudela K, Tenora J, Mathova A. 1996. Insect hormones in vertebrates : anabolic effects of 20-hydroxyecdysone in Japanese quails. *Experientia* 52: 702-706.

120. Sláma K, Lafont R. 1995. Insect hormones - ecdysteroids : their presence and actions in vertebrates. *European Journal of Entomology* 92: 355-377.

121. Sorensen PW, Hara TJ, Stacey NE, Dulka JG. 1990. Extreme olfactory specificity of male goldfish to the preovulatory steroidal pheromone 17 α ,20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one. *Journal of Comparative Physiology, Part A* 166: 373-383.
122. Stopka P, Stancl J, Sláma K. 1999. Effect of insect hormone, 20-hydroxyecdysone on growth and reproduction in mice. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 63: 367-378.
123. Syrov VN, Khushbaktova ZA, Nabiev AN. 1992. An experimental study of the hepatoprotective properties of phytoecdysteroids and nerobol in carbon tetrachloride – induced liver injury. *Ekspierimental'naya i Klinicheskaya Farmakologiya* 55: 61-65.
124. Syrov VN, Khushbaktova ZA, Tashmukhamedova MA. 1997a. Hypoglycemic action of phytoecdysteroids and some aspects of its mechanism of realization in experimental animals. *Doklady Akademii Nauk Respubliki Uzbekistana* (4) 46-49.
125. Syrov VN, Khushbaktova ZA. 1996. Wound-healing effects of ecdysteroids. *Doklady Akademii Nauk Respubliki Uzbekistana* (12) 47-50.
126. Syrov VN, Khushbaktova ZA. 2001. The pharmacokinetics of phytoecdysteroids and nerobol on animals with experimental toxic renal damage. *Ekspierimental'naya i Klinicheskaya Farmakologiya* 64: 56-58.
127. Syrov VN, Kurmukov AG, Sakhilov AD. 1978. Effect of turkesterone and nerobol on the activity of the protein synthesizing system in mice liver. *Voprosy Meditsinskoi Khimii* 24: 456-460.
128. Syrov VN, Kurmukov AG, Sultanov MB. 1981a. Evaluation of the anabolic effect of phytoecdysones and their 6-keto analogs in tests with female rats. *Doklady Akademii Nauk Uzbekoy SSR* (3) 31-33.
129. Syrov VN, Kurmukov AG. 1975a. On the anabolic effect of viticosterone E. *Doklady Akademii Nauk Uzbekoy SSR* (6) 31-32.
130. Syrov VN, Kurmukov AG. 1975b. Effect of viticosterone E on the weight of organs and their protein content in rats of different ages. *Doklady Akademii Nauk Uzbekoy SSR* (9) 40-41.
131. Syrov VN, Kurmukov AG. 1976a. Anabolic properties of the phytoecdysone turkesterone and turkesterone tetraacetate in experiments on male rats. *Problemy Endokrinologii* 22: 107-112.
132. Syrov VN, Kurmukov AG. 1976b. Biological activity of cyasterone in experiments on male rats. *Biologicheskii Nauki (Moscow)* 19: 72-74.
133. Syrov VN, Kurmukov AG. 1976c. Anabolic activity of phytoecdysone-ecdysterone isolated from *Rhaponticum carthamoides*. *Farmakologiya i Toksikologiya* 39: 690-693.
134. Syrov VN, Matveev SB, Kurmukov AG, Islambekov US. 1986a. Effect of ecdysterone and nerobol on the healing of experimental bone fractures. *Meditsinal'nyi Zhurnal Uzbekistana* (3) 67-69.
135. Syrov VN, Mel'nikova EV, Sultanov MB. 1981b. Effects of the phytoecdysteroid ecdysterone on the course of helioirine-induced toxic hepatitis in rats. *Doklady Akademii Nauk Uzbekoy SSR* (5) 36-38.
136. Syrov VN, Nabiev AN, Sultanov MB. 1986b. The effect of phytoecdysteroids on the bile secretion function of the liver in normal rats and in animals with experimental hepatitis. *Farmakologiya i Toksikologiya* 49: 100-103.
137. Syrov VN, Nasyrova SS, Khushbaktova ZA. 1997b. The results of experimental study of phytoecdysteroids as erythropoiesis stimulators in laboratory animals. *Ekspierimental'naya i Klinicheskaya Farmakologiya* 60: 41-44.
138. Syrov VN, Osipova S, Khushbaktova ZA. 1990. Influence of prolonged administration of ecdysterone on the spontaneous infection of rabbits with *Lambliia duodenalis*. *Bulletin de la Sociéte Française de Parasitologie* 8 (Suppl. 1): 466.
139. Syrov VN. 1984. Mechanism of the anabolic action of phytoecdysteroids in mammals. *Biologicheskii Nauki (Moscow)* (11) 16-20.
140. Syrov VN. 1994. Phytoecdysteroids: their biological effects in the body of higher animals and the outlook for their use in medicine. *Ekspierimental'naya i Klinicheskaya Farmakologiya* 57: 61-66.
141. Syrov VN. 2000. Comparative experimental investigations of the anabolic activity of ecdysteroids and steranebols. *Pharmaceutical and Chemical Journal* 34: 193-197.
142. Syrov, VN, Khushbaktova ZA, Abzalova MKh, Sultanov MB. 1983. On the hypolipidemic and antiatherosclerotic action of phytoecdysteroids. *Doklady Akademii Nauk Uzbekoy SSR* (9) 44-45.
143. Takahashi H, Nishimoto K. 1992. Antidiabetic agents containing ecdysterone or inokosterone. *Jpn Kokai Tokkyo Koho J.P.* 04,125,135 [92 124,135]. (Chem. Abstr. 117: 84874b).
144. Takei, M, Endo K, Nishimoto N, Shiobara Y, Inoue S, Matsuo S. 1991. Effect of ecdysterone on histamine release from rat peritoneal mast cells. *Journal of Pharmaceutical Sciences* 80: 309-310.
145. Talbot WS, Swyryd EA, Hogness DS. 1993. *Drosophila* tissues with different metamorphic responses to ecdysone express different ecdysone receptor isoforms. *Cell* 73: 1323-1337.
146. Tanaka Y, Asaoka K, Takeda S. 1994. Different feeding and gustatory responses to ecdysone and 20-hydroxyecdysone by larvae of the silkworm, *Bombyx mori*. *Journal of Chemical Ecology* 20: 125-133.
147. Taniguchi SF, Bersani-Amado CA, Sudo LS, Assel SMC, Oga S. 1997. Effect of *Pfaffia iriesinoides* on the experimental inflammatory process in rats. *Phytotherapy Research* 11: 568-571.
148. Thomas HE, Stunnenberg HG, Stewart AF. 1993. Heterodimerization of the *Drosophila* ecdysone receptor with retinoid X receptor and ultraspiracle. *Nature* 362: 471-475.
149. Todorov IN, Mitrokhin YuI, Efremova OI, Sidorenko LI. 2000. The influence of ecdysterone on the biosynthesis of proteins and nucleic acids in mouse organs. *Khimiko Farmatsevticheskii Zhurnal* 34: 3-5.
150. Tomaschko KH. 1999. Nongenomic effects of ecdysteroids. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 41: 89-98.
151. Trenin DS, Volodin VV, Beikin YaB, Shiykova AB. 1996. The influence of the ecdysteroid fraction from shoots of *Serratula coronata* on E-rosette formation and agar migration tests in vitro. *Ekspierimental'naya i Klinicheskaya Farmakologiya* 59: 55-57.
152. Trenin DS, Volodin VV. 1999. 20-Hydroxyecdysone as a human lymphocyte and neutrophil modulator: in vitro evaluation. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 41: 156-161.
153. Tsitsimpikou C, Tsamis GD, Siskos PA, Spyridaki MH, Georgakopoulos CG. 2001. Study of excretion of ecdysterone in human urine. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 15: 1796-1801.
154. Tsuji K, Hirose T, Okada M, Shibatani J, Hirai Y, Muramatsu N, Inaoka Y, Fukuda T, Yagi M. 1995a. Skin cosmetics or bath preparations containing steroid derivatives as skin metabolism-activating and anti-wrinkling agents. Application JP 94-109471/19940523 (*Chemical Abstracts* 124: 155687).
155. Tsuji K, Shibatani J, Okada M, Inaoka Y. 1995b. Blood flow improver and cosmetics. PCT International Application. Application JP 94-02075/19941209 (*Chemical Abstracts* 123: 265775).

156. Tsujiyama S, Ujihara H, Ishihara K, Sasa M. 1995. Potentiation of GABA-induced inhibition by 20-hydroxyecdysone, a neurosteroid, in cultured rat cortical neurons. *Japanese Journal of Pharmacology* 68: 133-136.
157. Tuganova AV, Kotsyuruba AV. 1996. The in vitro interaction of C27-steroids with the erythrocyte membranes depends on the sterol structure and concentration. *Cellular and Molecular Biology Letters* 1: 129-135.
158. Uchiyama M, Ogawa S. 1970. Hypoglycemic formulation containing insect hormones. Application JP 19690506 S. (*Chemical Abstracts* 74: 24985).
159. Uchiyama M, Otaka T. 1974. Phytoecdysones and protein metabolism in Mammalia. In Burdette WJ, editor. *Invertebrate Endocrinology and Hormonal Heterophyly*, 375-398, Springer-Verlag, Berlin.
160. Uchiyama M, Yoshida T. 1974. Effect of ecdysterone on carbohydrate and lipid metabolism. In Burdette WJ, editor. *Invertebrate Endocrinology and Hormonal Heterophyly*, 401-416, Springer-Verlag, Berlin.
161. Unger E, Cigan AM, Trimnell M, Xu R-J, Kendall T, Roth B, Albertsen M. 2002. A chimeric ecdysone receptor facilitates methoxyfenozide-dependent restoration of male fertility in *ms45* maize. *Transgenic Research* 11: 455-465.
162. Volodin VV, Shirshova TI, Burtseva SA, Melnik MV. 1999. Biological activity of 20-hydroxyecdysone and its acetates. *Rastitel'nye Resursy, Vyp. 2*: 76-81.
163. Wang SF, Ayer S, Segraves WA, Williams DR, Raikhel AS. 2000. Molecular determinants of differential ligand sensitivities of insect ecdysteroid receptors. *Molecular and Cellular Biology* 20: 3870-3879.
164. Whiteman EL, Cho H, Birnbaum MJ. 2002. Role of Akt/protein kinase B in metabolism. *Trends in Endocrinology and Metabolism* 13: 444-451.
165. Wing K.D. 1988. RH 5849, a nonsteroidal ecdysone agonist: effects on a *Drosophila* cell line. *Science* 241: 467-469.
166. Wu X. 2001. Use of ecdysteroids in preparing medicine for angiocardopathy. Application CN 2000-12119/200000731 (*Chemical Abstracts* 135: 147422).
167. Wu X, Jiang Y, Fan S. 1997. Effect of ecdysterone on lung contusion from impact. *Chinese Journal of Traumatology* 13: 295-296.
168. Wu X, Jiang Y, Fan S, Wang R, Xiang M, Niu H, Li T. 1998a. Effects of ecdysterone on rat lung reperfusion injury. *Zhongguo Yaolixue Tongbao (Chinese Pharmaceutical Bulletin)* 14: 256-258.
169. Wu X, Lin S, Yang Y, Feng S. 1998b. Effects of ecdysterone on human umbilical vein endothelial cells injured by tumor necrosis factor. *Chinese Journal of Pathophysiology* 14: 58-62.
170. Wurtz JM, Guillot B, Fagart J, Moras D, Tietjen K, Schindler M. 2000. A new model for 20-hydroxyecdysone and dibenzoylhydrazine binding: a homology modeling and docking approach. *Protein Science* 9: 1073-1084.
171. Xu N, Guo Y, Li X. 1997. Advances in pharmacological research on ecdysterone. *Shenyang Yaokexue Xuebao (Journal of Shenyang Pharmaceutical University)* 14: 300-302.
172. Xu N, Guo Y, Rui W, Li Z, Li X. 1999. Protective effect of ecdysterone on amnesia induced by diazepam and alcohol. *Zhongguo Yaolixue Yu Dilixue Zazhi* 13: 119-122.
173. Yang C, Xu J, Dong Y, Liu X. 1996. Studies on the isolation and identification of β -ecdysone from *Zebrina pendula* Schnizl. and its antiarrhythmic effect. *Tianran Chanwu Yanjiu Yu Kaifa* 8: 17-19.
174. Yang C, Zhang G, Liu X, Wang C. 2001. Oral antidiabetic compositions containing β -ecdysone from *Cyanothis arachnoides*. Appl. CN-2000-10637/20000612 (Chem. Abstr. 135: 127188).
175. Yao TP, Forman BM, Jiang Z, Cherbas L, Chen JD, McKeown M, Cherbas P, Evans RM. 1993. Functional ecdysone receptor is the product of *EcR* and *Ultraspiracle* genes. *Nature* 366: 476-479.
176. Yao TP, Segraves WA, Oro AE, McKeown M, Evans RM. 1992. *Drosophila* Ultraspiracle modulates ecdysone receptor function via heterodimer formation. *Cell* 71: 63-72.
177. Yoshida T, Otaka T, Uchiyama M, Ogawa S. 1971. Effect of ecdysterone on hyperglycemia in experimental animals. *Biochemical Pharmacology* 20: 3263-3268. ❖



СТАТЬИ



РАЗНООБРАЗИЕ ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ – ОБИТАТЕЛЕЙ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ ХВОЙНЫХ СООБЩЕСТВ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

к.б.н. **Е. Мелехина**
 н.с. лаборатории беспозвоночных животных
 E-mail: melekhina@ib.komisc.ru, тел. (8212) 43 19 69

Научные интересы: акарология, экология, биоиндикация

Лишайники часто упоминаются в качестве среды обитания микроартропод [19, 20, 24, 25]. В лишайниках, особенно эпифитных, складываются своеобразные условия обитания для населяющих их животных: здесь велики суточные и сезонные колебания температуры и влажности, высока инсоляция по сравнению с почвой. Поэтому представляет большой интерес изучение экологии, биоразнообразия микроартропод данной среды обитания. Одной из

многочисленных групп беспозвоночных животных, населяющих лишайники, являются панцирные клещи. Работы, посвященные подробному изучению закономерностей распределения орбитатид в лишайниках, проводились в Германии [23], Франции [26], Бельгии [13-16] и некоторых других европейских странах. В отечественной литературе имеются единичные публикации, посвященные этим проблемам [2, 11, 12]. На территории европейского севера России до недав-

него времени подобные исследования не проводились совсем. Мы поставили своей целью изучить особенности фауны и экологии, проанализировать некоторые аспекты биоразнообразия панцирных клещей – обитателей лишайников в условиях таежной зоны европейского северо-востока России [5-7]. В настоящей работе представлены результаты исследований населения эпифитных лишайников в хвойных растительных сообществах Республики Коми.

Материал собран в подзоне средней тайги Республики Коми – в окрестностях поселка Кажым Койгородского района в 1989-1991 гг. Пробы эпифитных лишайников* (*Hypogimnia physodes* (L.) Nyl. и *Bryoria sp.*) были отобраны в четырех растительных сообществах: сосняке лишайниково-зеленомошном, сосняке черничном, ельнике черничном и ельнике зеленомошном. Первый из названных лишайников относится к жизненной форме листоватых, второй – кустистых. Словеница *H. physodes* снимали со стволов сосен (сосняки), стволов и ветвей елей (ельник черничный); *Bryoria sp.* – со стволов и ветвей елей (ельник зеленомошный). В каждом биотопе образцы взяты с 30 деревьев. Кроме того, были обследованы напочвенные лишайники *Cladina stellaris*, *C. arbuscula*, *C. rangiferina* и *C. islandica*, а также почва в названных фитоценозах.

Выгонку животных из слоевищ лишайников осуществляли на термоэлектрорах Берлезе-Тулльгрена. Определение панцирных клещей проводили по [9, 21, 22] с помощью микроскопа БИОЛАМ Р 15 ЛОМО. Система орибатид приведена по J. Balogh и P. Balogh [17, 18]. Структуру населения панцирных клещей описывали методом сравнения относительного обилия видов. Долю вида в сложении группировки орибатид [10] выражали в процентах [1]. К доминирующим относили те виды, относительное обилие которых составляло более 10 % всех особей группировки, к субдоминирующим – от 5.0 до 9.9 %. Биотопическую приуроченность видов определяли с помощью показателя F [10]. Видовое разнообразие панцирных клещей характеризовали с помощью следующих показателей: видового богатства (S), обратных значений индексов Симпсона ($1/D_{sm}$) и Бергера-Паркера ($1/D_{B-P}$) [8]. Анализировали кривые рангового распределения видов по обилию, построенные с помощью компьютерной программы BioDiversity for Windows. Экологическое разнообразие описывали методом сравнения относительного обилия выделенных нами экологических групп панцирных клещей [6] и их жизненных форм [4]. Разнообразие местообитаний (β -разнообразие) сравнивали по видовому составу панцирных клещей с помощью индекса Чекановского-Серенсена [10]. В качестве местообитаний

орибатид рассматривали популяции эпифитных и напочвенных лишайников разных видов и почву.

Видовое разнообразие и структура населения. В популяции *H. physodes* сосняка лишайниково-зеленомошного обнаружено 15 видов панцирных клещей (табл. 1). Доминирующими были два из них: *Z. propinqua* (45 %) и *C. labyrinthicus* (32 %). Один вид – *D. humeralis* – был субдоминантом (6 %). Суммарное обилие доминантов и субдоминанта составляло 83.7 %. Для большинства видов было свойственно низкое обилие. Почти для всех видов, за исключением двух (*C. marginatus* и *S. laevigatus*), показана положительная биотопическая приуроченность к эпифиту ($F = 0.27-1.00$). Семь видов (*C. labyrinthicus*, *G. foveolata*, *S. acutidens*, *Z. propinqua*, *P. novus*, *Cultroribula sp.*, *D. humeralis*) не были обнаружены

ни в напочвенных лишайниках, ни в почве данного растительного сообщества. Из тех видов, которые присутствовали и в других местообитаниях биотопа, наиболее высокой степенью приуроченности к *H. physodes* характеризовались *P. nemoralis*, *C. borealis*, *T. trimaculatus*, *D. oblongus* ($F = 0.93-0.98$).

Группировку панцирных клещей из популяции *H. physodes* сосняка черничного составляли 10 видов. Здесь доминировали, как и в сосняке лишайниково-зеленомошном, два вида, а именно: *C. labyrinthicus* (55 %) и *P. nemoralis* (33 %). Один вид – *Z. propinqua* – был субдоминирующим (более 8 %). Суммарное обилие этих трех видов составляло 96.7 %. Остальные виды были представлены небольшим числом экземпляров. Четыре вида обнаружены в указанном биотопе только в эпифите, это: *C. dentata*, *O. no-*

Таблица 1
Видовой состав и относительное обилие (%) панцирных клещей в эпифитных лишайниках сосняков лишайниково-зеленомошного (А) и черничного (Б) и ельников черничного (В) и зеленомошного (Г)

Название вида	Эпифитный лишайник			
	<i>Hypogimnia physodes</i>			<i>Bryoria sp.</i>
	А	Б	В	
<i>Nothrus silvestris</i>	–	–	0.4	–
<i>Belbidae spp.</i>	–	0.9	–	–
<i>Cultroribula sp.</i>	1.2	–	–	–
<i>C. dentata</i>	–	0.4	–	–
<i>Ceratoppia quadridentata</i>	0.4	–	3.0	0.2
<i>Carabodes labyrinthicus</i>	32.1	55.1	2.0	0.1
<i>C. marginatus</i>	0.4	–	–	–
<i>C. subarcticus</i>	–	–	–	0.1
<i>Tectocephus velatus</i>	–	0.4	–	–
<i>Graptoppia foveolata</i>	0.9	–	–	–
<i>Oppiella nova</i>	–	0.4	–	–
<i>Suctobelbella acutidens</i>	0.4	–	–	–
<i>S. hammeri</i>	–	0.4	0.7	–
<i>S. subtrigona</i>	–	–	0.7	–
<i>Cymbaeremaeus cymba</i>	–	–	0.7	–
<i>Scapheremaeus palustris</i>	–	–	0.4	–
<i>Phauloppia nemoralis</i>	4.1	33.1	81.0	83.5
<i>Zygoribatula exilis</i>	–	0.4	3.0	0.8
<i>Z. propinqua</i>	45.5	8.5	1.1	1.1
<i>Protoribates novus</i>	1.2	–	–	–
<i>P. pannonicus</i>	–	–	2.0	–
<i>Schelorbates laevigatus</i>	1.6	0.4	–	0.3
<i>Diapterobates humeralis</i>	6.1	–	–	12.5
<i>D. oblongus</i>	1.6	–	0.4	–
<i>Trichoribates trimaculatus</i>	3.3	–	0.4	1.1
<i>Chamobates borealis</i>	0.8	–	3.4	–
<i>Mycobates tridactylus</i>	–	–	–	0.2
<i>Oribatella calcarata</i>	–	–	0.4	–
<i>Protokalumma aurantiaca</i>	–	–	0.4	–
<i>P. nervosa</i>	0.4	–	–	–
Число видов	15	10	16	11

ва, *P. nemoralis*, *Z. propinqua*. Высокое значение показателя биотопической приуроченности к эпифиту рассчитано для *C. labyrinthicus* ($F = 0.80$). Отрицательная биотопическая приуроченность определена для *T. velatus*, *S. laevigatus*, *S. hammeri*. В талломах *H. physodes* ельника черничного обнаружено 16 видов орибатид. В этой группировке наблюдалось абсолютное доминирование одного вида – *P. nemoralis* (81 %). Субдоминанты не выделялись. Более половины всех видов было представлено единичными экземплярами. Девять видов не обнаружены в других местообитаниях ельника черничного, это: *C. cymba*, *Z. exilis*, *Z. propinqua*, *N. silvestris*, *S. subtrigona*, *S. palustris*, *P. pannonicus*, *D. oblongus*, *O. calcarata*. Кроме названных видов, высокая биотопическая приуроченность к эпифиту определена для *C. labyrinthicus*, *C. quadridentata*, *P. nemoralis* ($F = 0.92-0.99$).

В эпифитном *Bryoria sp.* ельника зеленомошного присутствовали панцирные клещи 11 видов. Доминирующими были два: *P. nemoralis* и *D. humeralis*, причем первый из них значительно преобладал по обилию (83.5 %). На долю доминантов приходилось 96 % всех особей группировки. Все остальные виды были весьма малочисленными. Пять видов не найдены в других местообитаниях ельника зеленомошного, это: *G. foveolata*, *Z. exilis*, *Z. propinqua*, *D. humeralis*, *M. tridactylus*. Высокие значения показателя положительной биотопической приуроченности рассчитаны для *P. nemoralis* и

*Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund (Sweden), 1993. 240 p.

Примечание. Знак «–» – отсутствие вида.

T. trimaculatus ($F = 0.99$ и 0.51 соответственно). Отрицательную приуроченность к *Bryoria sp.* проявили *C. subarcticus*, *S. laevigatus*, *C. labyrinthicus*, *C. quadridentata*. Таким образом, в группировках панцирных клещей эпифитных лишайников в обследованных растительных сообществах доминирующими были один-два вида, в сосняках один вид был субдоминирующим, в ельниках субдоминанты не выделялись. На долю доминантов и субдоминантов приходилось от 81.0 до 96.7 % всех особей группировок. Остальные виды были представлены небольшим числом экземпляров.

Видовой состав ядра доминантов, характер структуры доминирования определялись типом растительного сообщества. Характерными доминантами в сосняках были *C. labyrinthicus*, *Z. propinqua*; в ельниках – *P. nemoralis*. Преобладание по обилию одного вида в ельниках определяло низкое разнообразие панцирных клещей в этих биотопах по сравнению с сосняками. Это показывают рассчитанные индексы разнообразия (табл. 2) и кривые рангового распределения обилий видов (рис. 1). Распределение видов по обилию соответствовало в сосняках лог-нормальной модели, в ельниках – лог-ряду. Сравнение населения панцирных клещей эпифитных лишайников с таковым из других местообитаний напочвенных лишайников и почвы в исследованных растительных сообществах показало меньшее разнообразие эпифитных группировок, которое было следствием весьма неравномерного распределения обилий видов (табл. 2).

Экологическое разнообразие.

На основе анализа экологической приуроченности видов мы выделили ксерофильные доминирующие, ксерофильно-немногочисленные, ксерофильно-гемиэдафические, гемиэдафические доминирующие и гемиэдафические немно-

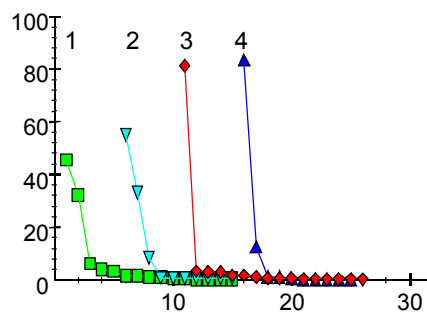


Рис. 1. Ранговое распределение обилия (% по вертикали) видов панцирных клещей в *Hypogimnia physodes* (L.) Nyl. в сосняках лишайниково-зеленомошном (1) и черничном (2) и ельнике черничном (3) и *Bryoria sp.* в ельнике зеленомошном (4). По горизонтали указана последовательность видов.

Таблица 2
Индексы разнообразия панцирных клещей в местообитаниях различных растительных сообществ таежной зоны Республики Коми

Местообитание	S	1/D _{Sm}	1/D _{B-P}
Сосняк лишайниково-зеленомошный			
Эпифитный лишайник <i>Hypogimnia physodes</i>	15	3.17	2.17
Напочвенный лишайник <i>Cladina stellaris</i>	17	3.24	2.04
<i>C. arbuscula</i>	13	2.27	2.0
<i>C. rangiferina</i>	11	3.40	2.27
<i>Cetraria islandica</i>	22	3.15	2.17
Почва	30	6.31	3.57
Сосняк черничный			
Эпифитный лишайник <i>Hypogimnia physodes</i> ,	10	2.39	1.82
Напочвенный лишайник <i>Cladina stellaris</i>	13	4.07	2.27
<i>C. arbuscula</i>	18	5.59	3.13
<i>C. rangiferina</i>	15	5.47	2.86
<i>Cetraria islandica</i>	11	2.34	1.59
Почва	28	5.13	2.70
Ельник черничный			
Эпифитный лишайник <i>Hypogimnia physodes</i>	16	1.50	1.23
Напочвенный лишайник <i>Cladina arbuscula</i>	10	2.79	1.75
<i>C. rangiferina</i>	20	5.30	2.86
<i>Cetraria islandica</i>	9	4.73	3.33
Почва	30	9.31	4.35
Ельник зеленомошный			
Эпифитный лишайник <i>Bryoria sp.</i>	11	1.40	1.20
Напочвенный лишайник <i>Cladina stellaris</i>	13	3.92	2.50
<i>C. rangiferina</i>	17	3.29	1.89
Почва	26	9.16	3.85

Примечание: S – видовое богатство, 1/D_{Sm} и 1/D_{B-P} – обратные значения соответственно индексов Симпсона и Бергера-Паркера [8].

гочисленные группы панцирных клещей, которые являются характерными обитателями лишайников в таежных лесах Республики Коми, а также эпиздафические и эуэдафические группы собственно почвенных обитателей [6, 7]. Население эпифитов составляли представители шести экологических групп.

Основу исследованных группировок образовывали ксерофильные доминирующие виды, на долю которых приходилось от 84 до 97 % всех особей. В эту группу входили *C. labyrinthicus*, *P. nemoralis*, *Z. propinqua*, *D. humeralis*. Эти виды были доминирующими в эпифитах, в напочвенных лишайниках изредка встречались в небольшом количестве. В почве не обнаружены. Они характеризовались высокой биотопической приуроченностью к эпифитам ($F = 0.68-1.00$). Несколько видов (*Cultroribula sp.*, *C. dentata*, *C. cymba*, *M. tridactylus*), найденные исключительно в эпифитах и представленные небольшим числом экземпляров, отнесены к группе ксерофильных немно-

гочисленных. Их суммарное обилие составляло 0.2-1.2 %.

Группу ксерофильно-гемиэдафических видов, которые обитали как в эпифитных, так и напочвенных лишайниках, представляли *C. quadridentata*, *G. foveolata*, *S. hammeri*, *Sc. palustris*, *Z. exilis*, *D. oblongus*, *T. trimaculatus*, *C. borealis*, *P. auranthiaca*, *P. nervosa*. Некоторые из них обитали и в почве. При этом лишь *C. borealis* входил в число доминантов или субдоминантов в почвенных группировках ельников, другие виды (*G. foveolata*, *S. hammeri*, *P. auranthiaca*, *P. nervosa*) в почве были немногочисленными. Эта группа была представлена неравномерно в исследованных местообитаниях. Сравнительно высокое суммарное обилие ксерофильно-гемиэдафических видов отмечено в популяциях *H. physodes* ельника черничного (11.7 %) и сосняка лишайниково-зеленомошного (7.4 %).

В трех группировках присутствовали в небольшом числе гемиэдафические доминирующие виды *C. marginatus*, *C. subarcticus*, *T. velatus*, *S. laevigatus*. Это те виды, которые были преобладающими по обилию в напочвенных лишайниках. Единичными были эуэдафические (*S. acutidens*, *S. subtrigona*, *O. nova*) и эпиздафические (*N. silvestris*, *Belbidae* spp.) виды – собственно почвенные обитатели. Один из них (*O. nova*) в почвенных группировках названных растительных сообществ входил в число доминантов. Эу- и эпиздафические виды, равно как и гемиэдафические доминирующие, по всей видимости, попадают в эпифитные лишайники в результате вертикальных миграций из почвы и напочвенных лишайников и не являются характерными для эпифитов. Для трех видов (*P. novus*, *P. pannonicus*, *O. calcarata*) принадлежность к какой-либо экологической группе не определена. Таким образом, население панцирных клещей эпифитных лишайников составляли представители шести экологических групп. Ведущая роль в сложении группировок принадлежала ксерофильным видам, специфичным для эпифитов.

Традиционный анализ структуры населения орибатид по относительному обилию их жизненных форм показал следующее. Зарегистрированные в эпифитах панцирные клещи отнесены к трем жизненным формам: обитателей поверхности почвы и верхних горизонтов подстилки; обитателей мелких почвенных скважин и эврибионтов. В сосняках подавляющее большинство особей довольно равномерно распределялось между двумя жизненными формами: обитателей поверхности почвы и верхних горизонтов подстилки и эврибионтов (рис. 2). В ельниках как в *H. physodes*,

Традиционный анализ структуры населения орибатид по относительному обилию их жизненных форм показал следующее. Зарегистрированные в эпифитах панцирные клещи отнесены к трем жизненным формам: обитателей поверхности почвы и верхних горизонтов подстилки; обитателей мелких почвенных скважин и эврибионтов. В сосняках подавляющее большинство особей довольно равномерно распределялось между двумя жизненными формами: обитателей поверхности почвы и верхних горизонтов подстилки и эврибионтов (рис. 2). В ельниках как в *H. physodes*,

так и в *Bryoria sp.* эврибионты преобладали по обилию. Доля скважников всегда была невелика. Характерно, что преобладающими по обилию эврибионтами были *Z. propinqua* – в эпифитах сосняков, *P. nemoralis* – в эпифитах ельников.

β-разнообразие. Эпифитные лишайники значительно отличались от других местообитаний исследованных растительных сообществ по видовому составу панцирных клещей. Значения индекса Чекановского-Серенсена при сравнении с напочвенными лишайниками составляли 0.16-0.40 в разных биотопах, тогда как между самими напочвенными лишайниками – 0.40-0.71. Еще более низкое сходство имели эпифиты с почвой. Доля видов, общих с почвенными группировками, составляла 10-26 %, в то время как в группировках из напочвенных лишайников и почвы от 36 до 60 % видов были общими. Более высокое сходство эпифитов с напочвенными лишайниками проявилось в сосняках ($I_{cs} = 0.23-0.40$) по сравнению с ельниками ($I_{cs} = 0.16-0.36$). При сравнении с почвенным населением более высокие значения I_{cs} рассчитаны также для сосняков лишайниково-зеленомошного и черничного (0.17 и 0.26 соответственно), более низкие – для ельников черничного и зеленомошного (0.10 и 0.13 соответственно). Самое низкое сходство с почвой показано для кустистого эпифита *Bryoria sp.* Таким образом, эпифитные лишайники, как местообитания панцирных клещей, в условиях таежной зоны Республики Коми существенно отличались по видовому составу орибатид от напочвенных лишайников и еще в большей степени – от почвы.

Итак, в эпифитных лишайниках двух видов хвойных лесов таежной зоны Республики Коми было обнаружено 30 видов панцирных клещей. Особенностью структуры населения орибатид было преобладание по обилию одного-двух видов и низкое обилие большинства видов. Выявлена специфичность видового состава панцирных клещей эпифитов: основу группировок составляли ксерофильные виды, характерные для данных местообитаний. Для населения орибатид эпифитов свойственно более низкое разнообразие по сравнению с таковым других местообитаний исследованных биотопов, а именно: напочвенных лишайников и почвы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беклемишев В.Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М., 1970. 502 с.
 2. Бязров Л.Г. Беспозвоночные животные в эпифитных лишайниках разных жизненных форм в лесах Подмосковья // Биология почв Северной Европы. М.: Наука, 1988. С. 149-154.
 3. Бязров Л.Г., Медведев Л.Н., Чернова Н.М. Лишайниковые консорции в широколиственно-хвойных лесах Подмосковья // Биогеоценологические ис-

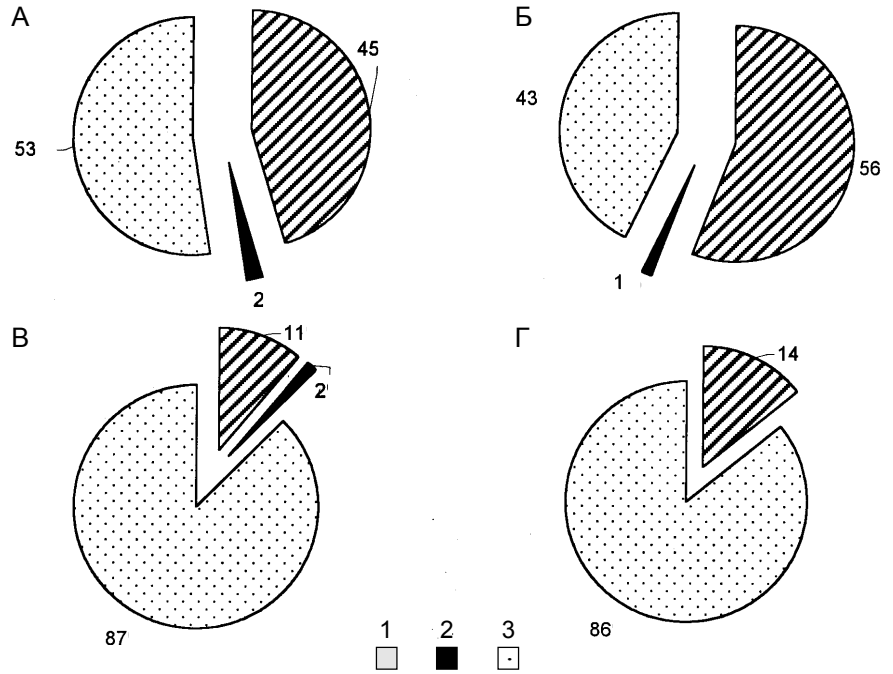


Рис 2. Относительное обилие (%) обитателей поверхности почвы и верхних горизонтов подстилки (1), мелких почвенных скважин (2) и эврибионтов (3) в *Hypogimnia physodes* (L.) Nyl. в сосняках лишайниково-зеленомошном (А) и черничном (Б) и в *Bryoria sp.* в ельнике зеленомошном (Г).

следования в широколиственно-еловых лесах. М., 1971. С. 252-270.
 4. Криволицкий Д.А. Морфо-экологические типы панцирных клещей (*Acariformes, Oribatei*) // Зоол. журн., 1965. Т. 44, вып. 8. С. 1176-1189.
 5. Мелехина Е.Н. Биоразнообразие панцирных клещей – обитателей эпифитных лишайников таежной зоны Республики Коми // Фауна и экология беспозвоночных животных европейского северо-востока России. Сыктывкар, 2001. С. 111-120. – (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 166).
 6. Мелехина Е.Н. Разнообразие панцирных клещей лишайниковых группировок таежной зоны Республики Коми // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии: Матер. междунар. конф. (Москва, 21-23 апреля 1999 г.) / Под ред. Д.С. Павлова, М.И. Шатуновского. М., 2000. С. 184-191.
 7. Мелехина Е.Н. Экология, разнообразие и использование в биоиндикации панцирных клещей – обитателей лишайников: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 1999. 21 с.
 8. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
 9. Определитель обитающих в почве клещей: *Sarcoptiformes* / Под ред. М.С. Гилярова, Д.А. Криволицкого. М.: Наука, 1975. 491 с.
 10. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 287 с.
 11. Тарба З.М. Микроартроподы скальных и эпифитных лишайников Абхазии // Вестн. зоол., 1992. № 2. С. 10-14.
 12. Тарба З.М. Фауна панцирных клещей (*Oribatida*) Рица-Ауадхарского заповедника // Фауна и экология беспозвоночных животных. М., 1976. Ч. I. С. 20-24.
 13. Andre H. Associations between corticolous microarthropod communities

and epiphytic cover on bark // Holarctic Ecology, 1985. Vol. 8, № 2. P. 113-119.
 14. Andre H. Notes on the ecology of corticolous epiphytic dwellers. 1. The mite fauna of fruticose lichens // Recent advances in acarology, 1979. Vol. 1. P. 551-557.
 15. Andre H. Notes on the ecology of corticolous epiphytic dwellers. 3. Oribatida // Acarologia, 1984. Vol. 25, № 4. P. 385-395.
 16. Andre H. Observations on Belgian corticolous mites // Found Univ. Luxemb. Ser. Notes Rech., 1975. Vol. 4. P. 1-31.
 17. Balogh J., Balogh P. The oribatid mites genera of the world. Budapest, 1992a. Vol. 1. 262 p.
 18. Balogh J., Balogh P. The oribatid mites genera of the world. Budapest, 1992b. Vol. 2. 371 p.
 19. Gerson U. Lichen-Arthropod associations // Lichenologist, 1973. № 5. P. 434-443.
 20. Gerson U., Seaward M.R.D. Lichen-invertebrate associations // Lichen ecology. London, 1977. P. 69-119.
 21. Mahunka S., Mahunka-Papp. The Oribatid species described by Berlese (*Acar*). Budapest, 1995. 325 p.
 22. Perez-Inigo C. Fauna Iberica. Acari. Oribatei, Poronota. Madrid, 1993. 320 p.
 23. Pschorn-Walcher H., Gunhold P. Zur Kenntnis der Tiergemeinschaft in Moos- und Flechtenrasen an Park- und Waldbäumen // Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere, 1957. Bd 46. H. 3. S. 343-354.
 24. Seyd E.L., Seaward M.R.D. The association of oribatid mites with lichens // Zool. J. Linnean Soc., 1984. Vol. 80, № 4. P. 369-420.
 25. Sowter J.A. Mites (*Acar*) and lichens // Lichenologist, 1971. Vol. 5, № 2. P. 176.
 26. Trave J. Ecologie et biologie des Oribates (*Acar*) saxicoles et arboricoles // Vie et Milieu (Suppl.), 1963. Vol. 14. 267 p. ❖



СОЗДАНИЕ КАРТЫ «РЕКОНСТРУКЦИЯ ТИПОВ МЕСТОПРОИЗРАСТАНИЙ КОРЕННЫХ СОСНЯКОВ И ЕЛЬНИКОВ НА ТЕРРИТОРИИ ПРИЛУЗСКОГО ЛЕСХОЗА»

к.б.н. С. Ильчуков

с.н.с. отдела лесобиологических проблем Севера
E-mail: ilchukov@ib.komisc.ru, тел. (8212) 24 50 03

Научные интересы: *лесная экология, моделирование, ландшафты*

Для камерального выделения ландшафтов на конкретной территории необходимо наличие разнообразных тематических карт по данному участку. Основой для создания макета ландшафтной карты являются геологическая и геоморфологическая карты, которые раскрывают историю формирования различных форм рельефа на данной территории и распространение различных генетических типов четвертичных отложений [2]. Проводя наложение на карту основу различных тематических карт (слоев) и на основе анализа большой совокупности картографического материала ландшафтоведы выделяют по тем или иным критериям контуры природно-территориальных комплексов (ПТК) разного уровня: 1) ландшафты (100-100000 км²); 2) местности (10-100 км²); 3) урочища (0.1-1.0 км²) (10-100 га); 4) фации (0.01-10 га) [4]. Критериями выделения контуров ПТК служат границы между участками, имеющие различные: 1) геологический генезис; 2) формы рельефа; 3) четвертичные отложения; 4) типы почв; 5) типы коренной растительности; 6) степень оторфованности; 7) степень дренированности [1]. Выделение границ между ПТК разного уровня является в ландшафтоведении наиболее сложным и спорным вопросом, т.к. в природе такие переходы редко бывают резкими и четкими, а чаще всего постепенными и диффузными [3].

Согласно А.Г. Исаченко [4], растительный покров является хорошим индикатором физико-географических условий, поэтому одним из способов выделения фаций, урочищ и географических местностей является очерчивание их границ по участкам местопроизрастания главных лесобразующих пород, развитие и жизненный цикл которых в ходе длительной эволюции тесно связаны с конкретными элементами ландшафта (рельефом, подстилающими породами, увлажнением почвы и т.д.). На территории Республики Коми коренными лесами, которые развивались в течение длительного времени (существенно превышающего нормальную естественную продолжительность жизни основных древесных пород) через естественную смену поколений деревьев и имеющих площадь, достаточную для функционирования естественных механизмов такой смены, можно считать сосняки и ельники [9]. Однако вследствие длительного лесопользования почти половина лесной территории республики оказалась к настоящему времени пройдена различными видами рубок, которые привели к сильным нарушениям растительности естественных ландшафтов. Поэтому для камерального дистанционного выделения исходных контуров коренных хвойных лесов в антропогенно нарушенных ландшафтах автором была разработана оригинальная методика реконструкции типов местопроизрастания хвойных лесов, которая была апробирована на территории Прилузского лесхоза. Данный лесхоз был выбран по двум причинам: 1) наличие в архивных материалах планов лесонасаждений 1968 г.; 2) наличие оцифрованных в ГИС-программе ArcView всех выделов лесной территории согласно данным лесоустройства 1992 г.

Основой для определения участков местопроизрастания коренных сосняков и ельников послужили кар-

ты-планы лесонасаждений (лесоустройство 1968 и 1992 гг.) и таксационные описания более 40 тысяч выделов (лесоустройство 1992 г.). Если, согласно материалам лесоустройства, в конкретном хвойном массиве ранее не были проведены рубки и здесь преобладают спелые или перестойные сосняки, то эту территорию относили к участкам местопроизрастания коренных сосновых лесов. При доминировании старовозрастных еловых лесов эти участки относили к типу местопроизрастания коренных ельников.

Если коренные леса были пройдены рубками главного пользования, то на месте массива формируется мозаика производных лиственных и лиственно-хвойных насаждений и определение границ типов местопроизрастаний хвойных лесов затрудняется, поэтому при восстановлении их естественных контуров учитывали комплекс критериев.

1. По таксационному описанию данного выдела оценивали состав производного насаждения. Если доля сосны в его составе достигает 10-20 %, то можно считать, что до проведения рубки здесь произрастал сосновый древостой [7], и участок относили к типу местопроизрастания сосняков.

2. По таксационному описанию производного насаждения определяли тип леса. Для типов местопроизрастаний сосняков характерны лишайниковые, брусничные и кустарничково-сфагновые типы леса [5]. Зеленомошные типы леса встречаются на участках местопроизрастаний как сосняков, так и ельников. Кисличные и долгомошные типы леса характерны для типов местопроизрастаний ельников [9].

3. На топографической карте масштаба 1:200000 рассматривали расположение квартала и конкретного выдела для оценки его местоположения в рельефе. На вершинах и склонах мезоповышений и приречных равнинах преобладают участки местопроизрастаний сосновых лесов, на водораздельных равнинах и приречных мезопонижениях – участки местопроизрастаний еловых лесов [8].

4. На карте подстилающих пород четвертичного периода определяли расположение конкретного производного насаждения. Песчаные породы и песчаные породы, подстилаемые моренными суглинками, характерны для типов местопроизрастаний сосновых лесов [5]. Для типов местопроизрастаний еловых лесов типичны суглинистые моренные породы, суглинистые пылеватые породы, подстилаемые моренными суглинками и супеси, подстилаемые моренными суглинками [9].

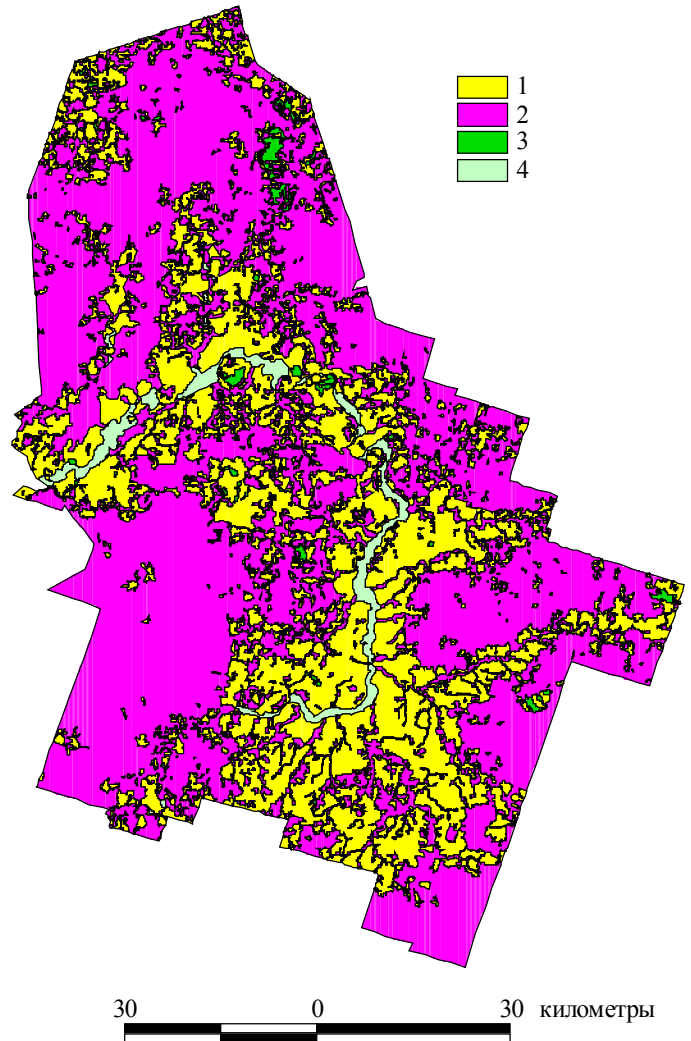
5. Достоверность выделения участков местопроизрастания коренных сосняков по расположению выделов на почвенной карте не очень высокая, т.к. они могут произрастать почти на всех типах почв, представленных в Прилузье. С большей точностью можно считать, что типы местопроизрастаний сосновых лесов доминируют на подзолах железистых и торфяно-и торфянисто-подзолисто-глееватых иллювиально-гумусовых почвах [6].

При учете полного комплекса предложенных критериев можно с высокой достоверностью реконструировать типы местопроизрастаний коренных сосняков и ельников на конкретном участке лесной территории.

Определив согласно данной методике типы местопроизрастаний во всех 40 тысячах выделов Прилузского лесхоза на повыведельной карте оконтурили массивы коренных сосновых и еловых местопроизрастаний, а также безлесных болотных участков и поймы р. Луза с преобладанием луговой растительности. Для создания карты в электронном виде растровый формат карты был отсканирован и с помощью программных продуктов GeoDraw/Geograph «посажен» в географические координаты и оцифрован, потом слой был сконвертирован в shp-файл (см. рисунок). В дальнейшем этот слой типов местопроизрастаний коренных лесов был использован для уточнения границ между географическими местностями при создании ландшафтной карты Прилузского лесхоза.

Для практической проверки соответствия камерально выделенных границ типов местопроизрастаний были проведены натурные исследования непосредственно на территории Прилузского лесхоза. В период с 1 по 30 июня 2004 г. на 7 маршрутных ходах в различных ландшафтах было сделано 48 описаний типов растительности и определен тип местопроизрастания для этих лесных участков. Совпадение полевых описаний и камеральных показателей по карте реконструкции типов местопроизрастаний составило 96 %. Только на двух участках, расположенных на границах ландшафтов, типы местопроизрастаний не совпали с камеральными данными. Такая погрешность связана с недостаточной точностью географического выделения границ выделов при проведении лесоустроительных работ и ее надо учитывать при составлении ландшафтных карт.

Ретроспективный анализ распределения типов местопроизрастаний коренных хвойных лесов на территории Прилузского лесхоза показал, что до начала хозяйственного освоения здесь на площади 503 тыс. га произрастали ельники (61.6 % от общей площади лесхоза), на 288 тыс. га – сосняки (35.3 %), на 7 тыс. га (0.9 %) были распространены болота и 18 тыс. га (2.2 %) занимали пойменные земли с преобладанием луговой растительности. Однако длительная 300-летняя лесоэксплуатация привела здесь к широкомасштабной смене коренных хвойных типов леса производными березовыми и осиновыми насаждениями. Так, согласно материалам лесоустройства 1992 г., ельники произрастали на площади только 272 тыс. га (33.3 % от площади лесхоза) и сосняки – на 149 тыс. га (18.3 %), зато 251 тыс. га (30.8 %) занимают в настоящее время березняки и 94 тыс. га (11.5 %) – осинники. Еще 25 тыс. га бывших лесных земель занято населенными пунктами, полями, пастбищами, сенокосами, дорогами и линиями электропередач. Это привело к резкому ухудшению товарно-сортиментной структуры древостоев, поэтому для восстановления оптимальной структуры лесов будущего требуется пересмотр принципов организации лесного хозяйства и разработка методов анализа альтернативных вариантов хозяйственного воздействия на леса. Одним из вариантов экосистемного подхода к управлению лесным комплексом является ведение лесного хозяйства и лесопользование на ландшафтной основе, которая делает возможной территориальную дифференциацию лесного покрова по широкому спектру признаков, имеющих ключевое значение для системы многоцелевого лесопользования. Это позволит осуществить ландшафтно-экологическое планирование территории по природным границам, остающимся неизменными на протяжении многих столетий.



Карта реконструкции типов местопроизрастаний коренных сосновых и еловых лесов на территории Прилузского лесхоза.

- 1 – тип местопроизрастания коренных сосняков;
- 2 – тип местопроизрастания коренных ельников;
- 3 – болота; 4 – пойменные луга.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арманд Д.Л. Наука о ландшафте. М.: Мысль, 1975. 287 с.
2. Волков А.Д. Современные исследования географических ландшафтов в Карельской АССР: Препринт докл. Петрозаводск, 1986. 38 с.
3. Исаченко А.Г. Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. М., 1965. 327 с.
4. Исаченко А.Г. Прикладное ландшафтоведение. Л.: Наука, 1976. Ч. 1. 151 с.
5. Лащенкова А.Н. Сосновые леса // Производительные силы Коми АССР. М.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. III. Ч. I. С. 126-156.
6. Лесорастительное районирование Республики Коми // Леса Республики Коми. М., 1999. С. 257-288.
7. Львов П.Н., Ипатов Л.Ф., Плохов А.А. Лесообразовательные процессы и их регулирование на Европейском Севере. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 113 с.
8. Мартыненко В.А. Светлохвойные леса. Темнохвойные леса // Леса Республики Коми. М., 1999. С. 106-185.
9. Юдин Ю.П. Темнохвойные леса // Производительные силы Коми АССР. М.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. III. Ч. I. С. 42-125. ❖



ДЕКОРАТИВНЫЕ ВИДЫ РОДА SPIRAEA L. – РЕЗЕРВ ДЛЯ ОБОГАЩЕНИЯ КУЛЬТУРНОЙ И ПРИРОДНОЙ ФЛОРЫ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

к.б.н. Л. Скупченко
с.н.с. отдела Ботанический сад
тел. (8212) 24 54 56

Научные интересы: биоразнообразие и интродукция растений

Для создания эффектных ландшафтных композиций, скверов, бульваров, парков в городах Республики Коми необходимо пополнение видового состава новыми декоративными видами, формами древесных растений. Имеющиеся озеленительные посадки бедны таксономическим разнообразием. В ботаническом саду Института биологии Коми научного центра УрО РАН планомерно в течение более 50 лет ведется вовлечение в культуру природного генофонда из других флористических районов, а также видов, форм из ботанических садов и интродукционных центров России, СНГ и дальнего зарубежья. Проводится изучение интродуцентов в новых условиях, выделение наиболее декоративных видов древесных растений, адаптировавшихся к новым условиям, разрабатывается агротехника их выращивания, рекомендации по их размножению и использованию в озеленении [2, 6, 8, 12]. За длительный период интродукционных исследований в среднетаежной подзоне Республики Коми испытаны многочисленные аутохтонные виды и экзоты из 34 семейств и 78 родов. Дендрокolleкция ботанического сада в настоящее время насчитывает 550 видов, культиваров, сортов, форм. Более двухсот таксонов рекомендованы для широкого внедрения в декоративное садоводство республики, дачные и коттеджные участки любителей. К ним отнесены клен Гиннала, к. остролистный, к. моно, ясень пенсильванский, миндаль низкий, княжик сибирский, около 20 видов барбариса, береза желтая, виды дерна и множество других декоративных растений.

В статье рассматриваются некоторые представители рода таволга (спирея) (*Spiraea* L.) из семейства Розоцветные (*Rosaceae* Juss.). Быстрорастущие кустарники ценятся за неприхотливость и обильное цветение. Растения видов этого рода с прямостоячими, раскидистыми, стелющимися или поднимающимися ветвями, 0.15-2.5 м высотой. Цветки белые, светло-розовые, темно-розовые, красные до пурпурных. Род *Spiraea* в мировой флоре представлен 90 видами, распространенными в лесостепной, степной, полупустынной зонах и в субальпийском поясе гор северного полушария [1]. На территории бывшего СССР в естественных условиях произрастает 22 вида, интродуцировано около 37 видов и много гибридных форм, возникших естественно и с помощью селекции. В нашей республике произрастает один вид таволги – *S. media* Franz Schmidt.

Бореальный евроазиатский вид. Широко распространен в долинах рек и ручьев, встречается группами на лесных опушках, реже растет в подлеске пойменных и надпойменных смешанных лиственных, еловых и сосновых травянистых лесов [11].

Спиреи – листопадные красивоцветущие кустарники. Использованием в зеленом строительстве, декоративном садоводстве, ландшафтном дизайне бело- и розово-сиреневых видов спирей можно достичь высокого художественного эффекта за счет большого разнообразия форм и размеров кустов, окраски цветков и типа соцветий, весьма разнообразной формы листьев. Учитывая, что кустарники рода спирея не требовательны к почвенным условиям, растут быстро и образуют изящные густо-облиственные растения, светолюбивы, засухоустойчивы, зимостойки, рано зацветают (на второй-третий год), хорошо формируются, переносят загазованность городского воздуха, их можно широко использовать для озеленения городов. Все перечисленные достоинства видов спирей дают основание для широкого использования их при озеленении. Трудно переоценить значение спирей в зеленом строительстве городов и населенных пунктов на Севере. Эти декоративные кустарники украшают ботанический сад, часто выступая доминантой в композициях.

Дендрокolleкция ботанического сада Института биологии создана методом родовых комплексов Ф.Н. Русанова [7]. Коллекция рода *Spiraea* L. состоит из 34 таксонов, из которых 24 вида, семь культиваров и форм, четыре гибрида. На основании многолетних исследований видов спирей оценена зимостойкость, которая является одним из главных признаков адаптации и влияет на полное прохождение сезонного ритма развития, жизненное состояние интродуцентов [4]. Род спирея – видоёмкий, все виды по морфологическим признакам разделены на три секции [1]. К секции *Chamaedryon* Ser. относятся виды, отличающиеся наибольшим разнообразием и декоративностью; на одном кусте формируются щитковидные, простые и сложные соцветия. Из этой секции в республику интродуцировано 10 видов. На основании интегральной оценки интродукционной устойчивости [5, 9] выявлены перспективные виды спирей для зоны исследования.

Спирея дубровколистная (*S. chamaedrifolia* L.) – высокий кустарник до 2 м, вид из Западной и Восточной Сибири. В

новых почвенно-климатических условиях – раскидистый высокий кустарник до 1.6 м. Он несколько ниже, чем в местах распространения. Разрастается куст до больших размеров, и тогда диаметр кроны (1.8 м) может быть больше высоты. Цветение обильное, происходит в июне, цветки белые, собраны в полушаровидные щетки 3-5 см в диаметре, в них развивается до 14 цветков. Генеративные органы формируются на одревесневших побегах и располагаются в основном на их верхних частях. На одном побеге развивается 12 соцветий. Под тяжестью цветков ветви красивогибают к земле. Наблюдается обильное плодоношение. Спирея дубровколистная – один из неприхотливых видов. Обильное цветение и высокая зимостойкость делают ее ценным, перспективным видом для озеленения не только средних и южных районов Республики Коми, но также и севера европейской части России, для создания живых изгородей и использования в групповых посадках.

Спирея зверобоелистная (*Spiraea hypericifolia* L.) – невысокий кустарник, имеющий значительное распространение во многих флористических районах. Широкий ареал вида предопределяет его биологические особенности, выражающиеся в высокой пластичности растений и способности успешно адаптироваться при изменении почвенно-климатических условий. В дендрарий интродуцирован из Белоруссии и из белоцветковых видов цветет раньше других, за что особо ценится. Диаметр соцветия 3.7 см, в сидячих зонтиках формируется больше цветков (12 шт.), чем в природных условиях, на одревесневших побегах развивается до 21 соцветия. Растение к четвертому году вегетации имеет 90 см высоты и красивые, нежные обратно-яйцевидно-округлые мелкие листья 1-3 см в длину 1.0-1.5 см в ширину.

Спирея трехлопастная (*S. trilobata* L.) – декоративный кустарник, в местах естественного распространения в Западной и Восточной Сибири, Средней Азии, Северном Китае, Корею имеет 1.0-1.5 м высоты. Взрослое растение спирей трехлопастной в новых почвенно-климатических условиях не превышает 1 м. Вегетация начинается в мае, заканчивается в конце сентября. В середине июля прекращается рост побегов, что обеспечивает растениям благоприятные условия подготовки к зиме и высокую зимостойкость, соответствующую I-II баллам по 7-балльной шкале П.И. Лапина [3].



Спирея средняя – *S. media* Franz Schmidt.



Спирея дубровколистная – *S. chamaedrifolia* L.



Спирея трехлопастная – *S. trilobata* L.

Особой декоративностью отличается бело-цветковая спирея трехлопастная в период массового цветения, которое наступает в третьей декаде июня, позже цветения других бело-цветковых видов. Соцветие представлено многоцветковыми выпуклыми зонтиками. Диаметр зонтика составляет 3.6 см в отличие от 2-3 см в природе. Выпуклый зонтик состоит из 28-35 мелких цветков 0.7-0.8 см в диаметре, как и в условиях распространения вида. Генеративные органы формируются на однолетних зеленых побегах и распределены на их верхних частях. На побеге насчитывается в среднем 22 соцветия. В дендрарии наблюдается обильное цветение этого вида, при котором куст сплошь покрывается словно пеной из чисто белых цветков. Цветение продолжается 14-15 дней. Семена созревают в конце августа. Этот красивейший, обильно цветущий кустарник должен шире использоваться в парках и скверах при озеленении территории Республики Коми южнее Ухты. Виды спиреи из первой секции *Chamaedrifolia* – высокие кустарники, в ареале достигают высоты 0.5-2.0 м. В новых почвенно-климатических условиях Республики Коми они ниже по высоте, но это не снижает их декоративных качеств.

Из второй секции *Calospiraea* С. Koch в дендрарии испытываются шесть видов, два гибрида, четыре культивара. Представители секции имеют соцветия – сложные щитки или щитковидные метелки.

Спирея березолистная (*S. betulifolia* Pall.) распространена в Приморье и Приамурье, на Сахалине, Камчатке, Курилах, в Восточной Сибири, Японии, Северном

Китае, где имеет 50-70 см, редко 1 м высоты. В условиях интродукции куст достигает 1 м высоты и 0.5-0.8 м в диаметре. Вегетировать начинает в начале мая, заканчивает – в конце сентября. Массовое цветение наступает в начале-середине июня, имеет плотное щитковидное соцветие, несколько меньшее, чем в природных условиях, но с большим количеством цветков в нем, цветки белые с желтоватым оттенком. На Дальнем Востоке встречаются экземпляры с розовой окраской [10]. Продолжительность цветения 14-16 дней. Генеративные органы закладываются и формируются на однолетних зеленых побегах и располагаются в основном на их концах. На одном побеге в среднем закладывается семь соцветий. В начале августа формируются фертильные семена. Зимостойкость высокая. Видимо, комплекс природных условий Севера (длинный световой день, отсутствие перегрева, достаточное количество осадков за вегетационный период) создает благоприятные условия для спиреи березолистной, в результате которых габитус интродуцентов превышает таковой у растений из природной зоны. Они формируют больше цветков в соцветии и цветут более продолжительное время. Спирею березолистную при озеленении рекомендуется использовать для создания бордюров, окаймления композиций, небольших групп на газонах на территории республики южнее г. Инта.

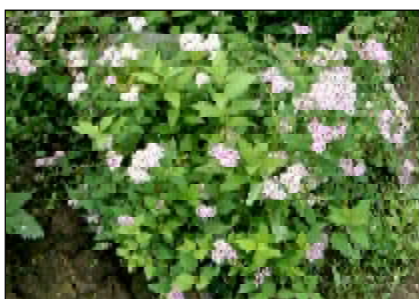
Спирея японская (*S. japonica* L.) – красивый кустарник до 1.0-1.5 м высоты, распространен в Японии, Китае. В дендрарии вид испытывается с 1999 г., семена получены из Архангельска. В

пятилетнем возрасте в условиях интродукции высота его составляла 107 см. Листья продолговато-яйцевидной формы, к осени приобретают окраску разных тонов, цветки розовые, темно-розовые, белые в сложных щитковидных соцветиях. Цветение продолжается с конца июня до начала августа. Наблюдаются до 30-40 % подмерзания побегов. Рекомендуется для южных районов республики.

Коллекция рода *Spiraea* в 2002 г. пополнилась красивейшим культиваром спиреи японской (*S. japonica* cv. *Macrophylla*). Двухлетние саженцы привезены из Новосибирска. Рано начинает вегетировать. Почки раскрываются в начале мая (08.05), листья разворачиваются к 22 мая, бутонизация начинается в конце июня (25.06), цветение в начале июля. Соцветия одиночные, мелкие. Кустарник быстрорастущий, высокий. После разворачивания листьев в 2003 г. имел высоту 51 см, через месяц – 97 см и к концу августа – 107 см. Большой декоративной ценностью отличаются его крупные, 10-12 см в длину и 6-7 см в ширину, вздутые морщинистые, ярко-светло-зеленые листья. С началом бутонизации в верхней



Спирея японская кл. «Крупнолистная» – *S. japonica* L. cv. *Macrophylla*.



Спирея японская кл. «Альпина» – *S. japonica* cv. *Alpina*.



Спирея низкая – *S. humilis* Pojark.

части куста листья начинают краснеть, а к середине августа он весь покрывается ярко-красными листьями. Декоративно кустарник выглядит в течение всего вегетационного сезона, особенно осенью, поэтому может иметь широкое использование при озеленении средней и южной зон РК: бордюры, композиции, групповые посадки, солитеры.

Спирея японская кл. «Альпина» (*S. japonica* cv. *Alpina*) – невысокий кустарник. В четырехлетнем возрасте достигает 30-40 см. В дендрарии испытывается с 2002 г. За время выращивания в дендрарии не обнаружено подмерзания однолетних побегов. Вегетировать начинает рано весной, к 22 мая продолговатояйцевидные с заостренной вершиной листья полностью раскрываются. В генеративный период растения переходят на третий год жизни. Массовое цветение культивара наступает 20 июля. Цветение обильное. Бледно-розовые мелкие цветки собраны в небольшие соцветия – сложные щитки. Для среднетажежной подзоны Республики Коми – перспективный культивар и должен найти широкое применение в городских озеленительных посадках при создании скверов, композиций, бордюров.

К третьей секции рода *Spiraea* относятся виды, имеющие метельчатые соцветия. Спирея Биллиарда (*S. x billiardii* Dirp.) – гибрид, полученный скрещиванием спиреи Дугласа со спиреей иволистной. Он американского происхождения, интродуцирован на территории бывшего СССР в 1954 г. и довольно широко распространен в культуре. В дендрарии ботанического сада испытывается около 20 лет и по шкале, разработанной Н.В. Трулевич [9], относится к интродукционно устойчивым растениям. В настоящее время гибрид размножен в большом количестве. Из него создана рядовая посадка на участке травянистых декоративных растений, он входит в композиции, созданные в дендрарии, им обсажена территория тепличного комплекса.

Взрослые растения спиреи Биллиарда в условиях среднетажежной подзоны имеют высоту 1.8 м. Установлено, что для спиреи Биллиарда в новых почвенно-климатических условиях характерно два пика цветения. Первый – в конце

июня. В этом случае цветение наблюдается на зеленых побегах, развившихся на прошлогодних одревесневших ветках. Более мощное цветение – второе, которое наблюдается на прикорневых побегах текущего года во второй половине лета; на них формируются более крупные соцветия – узкие густые пирамидальные метелки диаметром 4.0 и средней длиной 12.9 см. В них насчитывается до 160 ярко-розовых цветков. Растения этого вида неприхотливы к почвенным условиям, легко размножаются делением кустов, отводками, зелеными и одревесневшими черенками. Спирея Биллиарда зимостойкая, перспективная для озеленения территории Республики Коми южнее г. Печора. Она образует прекрасные живые изгороди. Эффектно выглядят композиции из этого гибрида с культиварами спиреи японской.

Спирея низкая (*S. humilis* Pojark) – один из наиболее низких кустарников рода *Spiraea* L. В естественных условиях распространения достигает высоты 0.3-0.5 м. Встречается в Восточной Сибири (Якутия) и на Дальнем Востоке (Хабаровский и Приморский края, Сахалин). Многолетними испытаниями вида установлены его линейные размеры, составляющие 85-90 см, значительно превосходящие по высоте природный вид. Растения теневыносливые. В экспозициях дендрария растут под пологом ели колючей, но это не отражается на их развитии. Массовое цветение отмечается в начале июля. Соцветия спиреи низкой – широкояйцевидные или пирамидальнояйцевидные, компактные конечные метелки длиной 9.2 и шириной 4.0 см, что несколько больше, чем в естественных условиях произрастания. В соцветии насчитывается 250-260 цветков ярко-розового цвета. Соцветия формируются на верхушках однолетних зеленых побегов. Массовое созревание семян наблюдается в начале сентября. Для условий Республики Коми очень перспективный вид и особенно хорош для низких бордюров в аллеях и вдоль дорожек, создания в парках и на газонах небольших куртин.

Численность видов в дендрокolleкции рода *Spiraea* L. ботанического сада составляет около третьей части от произрастающих на Земном шаре. Интро-

дуцированные виды из различных эколого-географических зон: европейская часть России, Западная и Восточная Сибирь, Дальний Восток, Северная Америка. Все изученные виды спиреи успешно прошли адаптацию, имеют высокую зимостойкость, законченный генеративный цикл и являются резервом для обогащения культурной и природной флоры северного региона. Они рекомендуются к использованию в декоративном садоводстве и озеленении для создания ландшафтов непрерывного цветения.

ЛИТЕРАТУРА

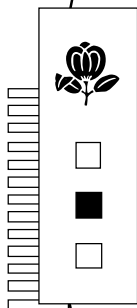
1. Деревья и кустарники СССР / Под ред. С.Я. Соколова. М.-Л., 1954. С. 269-332.
2. Интродукция полезных растений в подзоне средней тайги Республики Коми (Итоги работы Ботанического сада за 50 лет; Т. III.) / Л.А. Скупченко, В.П. Мишулов, Г.А. Волкова и др. СПб.: Наука, 2003. 214 с.
3. Лапин П.И. Сезонный ритм развития древесных растений и его значение для интродукции // Бюл. ГБС, 1967. Вып. 65. С. 13-18.
4. Лапин П.И., Калуцкий К.К., Калуцкая О.Н. Интродукция лесных пород. М., 1979. 224 с.
5. Лапин П.И., Сиднева С.В. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. М. 1973. С. 7-67.
6. Мартынов Л.Г. Рост и развитие древесных интродуцентов в Коми АССР // Интродукция новых видов растений на Севере. Сыктывкар, 1984. С. 134-143.
7. Русанов Ф.Н. Метод родовых комплексов в интродукции растений и его дальнейшее развитие // Бюл. ГБС, 1971. Вып. 81. С. 15-20.
8. Скупченко Л.А. Перспективный план развития дендрария ботанического сада. Сыктывкар, 1998. 48 с.
9. Трулевич Н.В. Эколого-фитоценологические основы интродукции растений. М.: Наука, 1991. 214 с.
10. Усенко Н.В. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока: справочная книга. Хабаровск, 1984. 272 с.
11. Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1976. Т. III. 296 с.
12. Чарочкин М.М. Экзоты на Севере // Бюл. ГБС, 1960. Вып. 36. С. 26-37.



ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ КОМИ НЦ УРО РАН

награжден Бронзовой медалью

V Московского международного салона инноваций и инвестиций за разработку высококонкурентных экологически сбалансированных удобрений системного действия из многотоннажных отходов и местных агроруд.





ЗООПЛАНКТОН р. МЕДЯНКА В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ ПРОМЫШЛЕННЫХ СТОКОВ БУМАЖНОГО КОМБИНАТА

О. Кононова
 м.н.с. лаборатории экологии водных организмов
 E-mail: kon@ib.komisc.ru, тел. (8212) 43 63 84

Научные интересы: фауна и экология зоопланктона, биоиндикация

Большую часть речной сети Кировской области составляют малые реки, которые интенсивно используются в хозяйственной деятельности человека. До 70 % сточных вод относятся к категории загрязненных, т.е. вызывающих сверхнормативное загрязнение водных объектов [1]. В результате этого происходит изменение в их гидрохимическом и гидробиологическом режимах. В свою очередь, малые реки, являясь притоками более крупных водоемов, оказывают влияние и на качество их вод.

Целью нашей работы было рассмотрение воздействия стоков бумажной фабрики «Красный курсант» на р. Медянка с использованием показателей зоопланктона для диагностики состояния водотока. Работа выполнена в рамках проекта «Государственная поддержка интеграции высшего образования и фундаментальной науки» по теме «Разработка системы биоиндикаторов для целей мониторинга экосистем южной тайги в условиях специфических воздействий».

Исследования проводились в июле 2002 и 2003 гг. на р. Медянка, в 500 м выше и ниже впадения стоков бумажной фабрики и р. Вятка выше и ниже устья р. Медянка. Пробы зоопланктона отобраны в прибрежной части водотоков зачерпыванием ведром 100 л воды с последующим процеживанием через сеть Апштейна (газ № 64). Пробы фиксировались 4 %-ным формалином. Камеральная обработка проб проведена по стандартной методике [3]. В работе использовали индексы Мяэметса [4], Пантле-Бука в модификации Сладечека [6], показатель N_{Clad}/N_{Cop} [2].

В рассмотренных нами водотоках установлено 42 вида и форм планктонных ветвистоусых и веслоногих ракообразных (Cladocera, Serepoda) и восемь видов коловраток (Rotatoria). Выявлены различия в составе зоопланктона на исследованных нами участках.

Река Медянка испытывает влияние сточных вод бумажной фабрики, которая ежегодно сбрасывает в водоток (в двух километрах выше ее впадения в р. Вятка) около 99.7 т взвешенных веществ (волокон целлюлозы), кроме того ионов Al^{3+} – 2.9, SO_4^{2-} – 596, Cl^- – 50.2 тонн [5].

На участке реки ниже впадения стоков – песчано-илистый грунт, вода мутная, температура воды 24.5 °С, в толще воды много органической взвеси. На участке водотока выше впадения стоков бумажного комбината каменисто-песчаный грунт, температура воды 21.0 °С.

Характер зоопланктонного сообщества выше и ниже впадения стоков неоднороден по составу. В первом пункте обнаружено 35 видов и форм зоопланктонных организмов. По численности преобладали Rotatoria (53.4 %), обилие зоопланктона составило 31.4 тыс. экз./м³. Наиболее разнообразно представлены Cladocera – 14 видов, в то время как Serepoda и Rotatoria – пятью видами и формами. Структурообразующими видами являются *Euchlanis sp.*, *Eucyclops macrurus*, *Mesocyclops leuckartii*, *Thermocyclops sp.* (рис. 1, А).

Во втором пункте отмечено 33 вида и форм зоопланктонных организмов, из которых 19 видов Cladocera, шесть видов и форм Serepoda и шесть видов Rotatoria. По численности преобладали Cladocera (54.2 %), среди которых доминировали представители сем. *Chydoridae*. Общая численность зоопланктона – 26.1 тыс. экз./м³. Доминантный вид – *Chydorus sphaericus* (рис. 1, Б).

Индекс сапробности вод реки варьирует от 1.45 выше сброса (олигосапробные-β-мезосапробные воды) до 1.6 ниже впадения стоков (β-мезосапробные воды). В результате влияния стоков фабрики происходит увеличение трофности вод. Коэффициент трофии Мяэметса возрастает с 1.3 – мезотрофные воды до 1.9 – эвтрофные воды, соответственно выше и ниже сброса стоков бумажной фабрики. Аналогично изменяется показатель N_{Clad}/N_{Cop} (рис. 2) в водах реки.

Сходные изменения происходят в р. Вятка, куда впадает рассматриваемый нами водоток. На участке реки выше устья Медянки песчано-каменистый грунт, вода мутная, температура воды – 24 °С. Ниже устья – песчаный грунт с легким наилом, вода мутная, температура воды – 24 °С. В составе зоопланктона рассматривали только рачковый комплекс. На обеих станциях отмечено девять видов Cladocera и два вида Serepoda, однако видовая структура зоопланктона

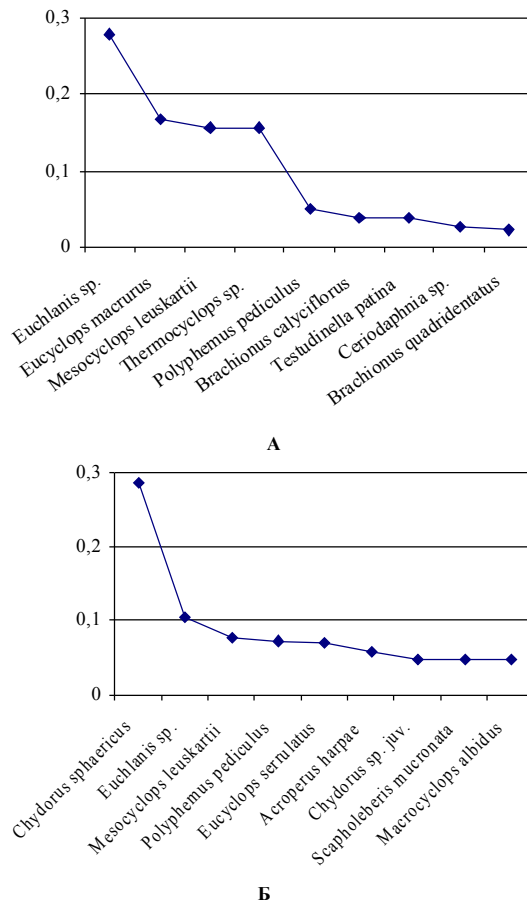


Рис. 1. Ранговое распределение численности видов зоопланктона в р. Медянка в 500 м выше (А) и ниже (Б) стоков бумажной фабрики. По вертикали – N_i/N (соотношение численности *i*-го вида и общей численности видов).

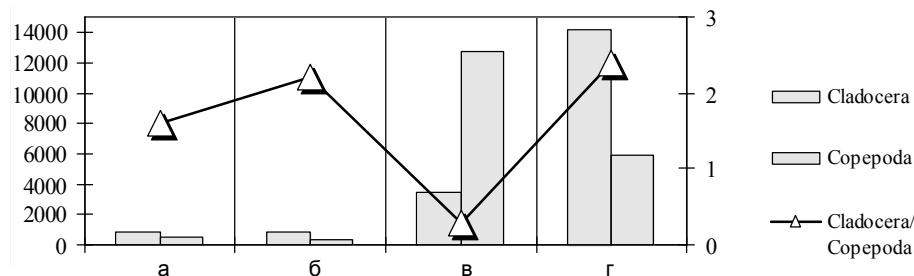


Рис. 2. Соотношение численности Cladocera и Copepoda в р. Вятка выше (а) и ниже (б) устья р. Медянка и в р. Медянка в 500 м выше (в) и ниже (г) стоков бумажной фабрики. По вертикали слева – численность, экз./м³, справа – их соотношение.

неоднородна. В первом пункте чаще всего встречались *Bosmina longirostris*, *Paracyclops fimbriatus*, *Thermocyclops sp.*, *Bosmina obtusirostris* и *Daphnia cristata*, во втором – *Alona rectangulara*, *Thermocyclops crassus*, *Thermocyclops sp.*, *Macrothrix hirsuticornis*, *B. longirostris*, *Bosminopsis deitersi* (рис. 3).

Таким образом, показано негативное влияние стоков бумажной фабрики на р. Медянка. Эвтрофирование вод реки затрудняет ее самоочищение, что приводит к медленному и постоянному отравлению ее вод. Кроме того, в исследуемый водоток со сточными водами попадает большое количество органической взвеси, которая отрицательно влияет на зоопланктеров-фильтраторов. Происходит изменение структуры планктонных сообществ, начинают доминировать устойчивые к антропогенному влиянию и эврибионтные виды

зоопланктона. Но следует отметить, что несмотря на антропогенное влияние, исследованный водоток еще справляется с процессами биологического самоочищения. Значения индекса сапробности характеризуют его как умеренно загрязненный.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бурков Н.А. Факторы антропогенного воздействия // Окружающая природная среда Кировской области: Материалы научных исследований. Киров, 1996. С. 20-33.
2. Иванова М.Б. Экспресс- метод определения степени загрязнения равнинных рек по составу планктонных ракообразных // Биология внутренних вод, 1997. № 3. С. 51-56.
3. Киселев И.А. Изучение планктона водоемов. М.-Л., 1950. 40 с.
4. Мямлетс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л., 1980. С. 54-56.
5. Тиманюк В.М. Целлюлозно-бумажная промышленность // Экология родного края. Киров, 1996. С. 47-48.
6. Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. 3. Методы биологического анализа вод. Индикаторы сапробности. М., 1977. 91 с.

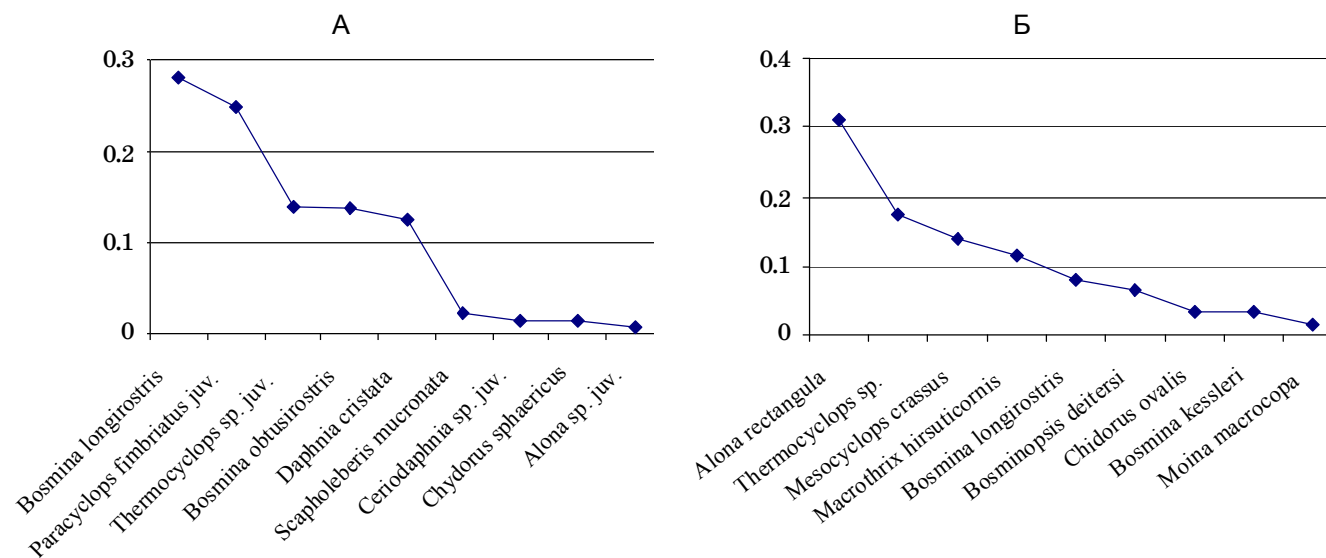




Рис. 3 Ранговое распределение численности видов зоопланктона в р. Вятка выше (А) и ниже (Б) устья р. Медянка. По вертикали – π_i/N (соотношение численности i -го вида и общей численности видов).



НАШИ ПОЗДРАВЛЕНИЯ

к.б.н. **Юлии Васильевне Лешко** с присвоением почетного звания «Заслуженный работник Республики Коми» за заслуги перед республикой.

Указ Главы Республики Коми № 29 от 1 марта 2005 г.



СЕМИНАР

ПОЧВЕННЫЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ КАК ВОЗМОЖНЫЕ ИНДИКАТОРЫ ИЗМЕНЕНИЙ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ



к.б.н. **А. Колесникова**
н.с. лаборатории
беспозвоночных животных
E-mail: kolesnikova@ib.komisc.ru,
тел. (8212) 43 19 69

Научные интересы:
экология стафилинид



А. Таскаева
аспирантка этой же лаборатории
E-mail: taskaeva@online.ru

Научные интересы:
фауна и экология коллембол

Популяции и комплексы видов почвенных животных отличаются стабильностью и устойчивостью даже при очень неблагоприятных изменениях в экосистеме, поэтому на землях, интенсивно используемых человеком, почвенные животные остаются последней группой, по которой можно оценить степень воздействия человека на природу. Биоиндикация состояния почв с использованием живущего в нем населения может проводиться на двух уровнях – популяционном и ценоотическом. К каждому из этих уровней предъявляются свои критерии. Если индикация проводится на видовом уровне, то к организмам предъявляются следующие требования [3, 4]:

- вид должен обладать четкими признаками, исключающими ошибки в его определении;
- вид на протяжении своего ареала не должен быть представлен рядом форм, таксономический статус которых не установлен;
- вид должен занимать обширный ареал, что позволит вести наблюдения за его популяциями в широком диапазоне климатических и ландшафтных условий;
- вид должен встречаться как в естественных, так и в антропогенных системах; популяции вида должны быть «соседними»;
- вид не должен быть синантропным;
- для вида должны быть разработаны стандартные методы количественного учета;
- жизненный цикл вида должен быть многолетним;
- численность вида должна быть высокой в течение сезона и ряда лет, но размах колебаний не должен превышать 100 % от среднего уровня;
- экологические и морфологические особенности вида должны быть хорошо изучены;
- вид должен быть достаточно зврибионтным.

Для биоиндикации почв на ценоотическом уровне необходимо рассматри-

вать изменения, происходящие в структуре сообществ почвенных беспозвоночных животных: таксономический состав, обилие всех таксонов, соотношение возрастных, трофических групп и жизненных форм. Для мониторинга на популяционном уровне наиболее удобны представители следующих групп: дождевые черви, щелкуны и их личинки, крупные хищные жуки. В качестве косвенных биоиндикаторов, т.е. объектов, применяемых для мониторинга на ценоотическом уровне, можно использовать микроартропод (орибатид, ногохвосток) и представителей основных таксономических групп мезофауны, встречающихся в различных типах почв в регионе (дождевые черви, щелкуны и их личинки, жуки, жуки, стафилиниды).

Возможные индикаторы изменений почвенной среды

Коллемболы (ногохвостки). Структура их комплекса хорошо отражает особенности почвенно-экологических и климатических факторов. Многие виды коллембол (рис. 1) приурочены к определенным биотопам или микростациям, поэтому ногохвостки могут использоваться как индикаторы сукцессионных стадий при изучении разложения органических остатков, развития почвенного покрова и растительности, а также воздействия на почву различных лесохозяйственных и сельскохозяйственных мероприятий,

таких как внесение удобрений, обработка почвы, применение пестицидов и гербицидов. Для биоиндикации индустриальных загрязнений коллемболы до 90-х годов прошлого века мало использовались, а имеющиеся данные касались, главным образом, воздействия этих загрязнений на общую численность коллембол [6]. Однако под влиянием промышленных выбросов происходит сокращение плотности популяций лесных видов, а также перестройка структуры населения коллембол, то есть группа почвенных видов заменяется на группу полупочвенных форм. Индикационное значение могут иметь как характерные определенному биоценозу виды, резко сокращающиеся в обилии или исчезающие под влиянием эмиссии, так и редкие виды, численность которых резко возрастает, или же новопришельцы. Наибольшее индикационное значение могут иметь широко распространенные виды, для которых фактор эмиссии оказывается непосредственно влияющим и лимитирующим.

Коллемболы в целом малочувствительны к промышленному загрязнению, а численность некоторых видов коллембол увеличивается в загрязненной почве [6]. Есть две причины устойчивости ногохвосток к тяжелым металлам: способность ограничивать потребление загрязненной ими пищи (грибов, водорослей) и изоляция соединений металлов в интестинальных клетках кишечника, обновляющихся при каждой линьке. Эти факты позволили говорить о реадaptированности коллембол к загрязнению тяжелыми металлами. На длительно загрязняемых участках формируются генетически более устойчивые популяции коллембол, отличающиеся ускоренными темпами размножения и индивидуального роста, а также повышенной экскрецией тяжелых металлов. Морфологические, поведенческие, популяционные и ценоотические адаптации ногохвосток к тяжелым металлам позволяют предположить, что в загрязненных ими почвах населе-

Рис. 1. Ногохвостки – возможные индикаторы изменений окружающей среды.

ние коллембол не просто деградирует, но формирует новые устойчивые сообщества [8].

Влияние на коллембол разных форм пестицидов – малоизученная проблема. Выявлено, что отдельные виды по-разному реагируют на обработку почвы ядохимикатами. Например, род *Nurogastura* оказался довольно устойчив к гексахлорциклогексану (ГХЦГ), тогда как многие *Onychiurus*, *Tullbergia*, *Isotoma*, *Folsomia* крайне чувствительны к нему. По реакции ногохвосток на диазонин их можно использовать для индикации даже следов этого ядохимиката в почве [2]. Многие инсектициды в умеренных дозах вызывают лишь кратковременное снижение численности коллембол, вслед за которым часто отмечают их усиленное размножение. Предполагаемый механизм этого явления – гибель естественных врагов ногохвосток, снимающая ограничения с популяционного роста. Ряд видов коллембол способен концентрировать из пищи ДДТ и переводить его в другие соединения [11]. Возможно, коллемболы играют значительную роль в биологическом очищении почвы от не-

которых видов пестицидов, но этот вопрос практически не изучен.

При загрязнении нефтью резко ухудшаются агрофизические и агрохимические свойства почвы, эти изменения влияют на все биологические процессы, протекающие в почве, в том числе и на животное население. Нефтяное загрязнение оказывает резко отрицательное воздействие на население коллембол. Массовая элиминация происходит уже в первые дни, даже при относительно небольшом уровне загрязнения, что является, по-видимому, результатом прямого токсического действия нефти [7]. Восстановление комплекса коллембол на загрязненных участках происходит очень медленно, заселение их идет с соседних участков за счет поверхностных эврибионтных видов, но даже через 7-8 лет после загрязнения численность коллембол остается значительно ниже контрольной. Таким образом, комплекс коллембол довольно чутко реагирует на загрязнение почвы нефтью и может быть использован как индикатор не только интенсивности и длительности загрязнения почвы нефтью, но и начальных этапов восстановительных сукцессий.

Рекреационное воздействие на природу очень важно учитывать в современных условиях, оно вызывает глубокие изменения сообщества. Коллемболы являются индикаторной группой для оценки степени нарушения почв при рекреации.

Стафилиниды (коротконадкрылые жуки) – одна из перспективных групп для использования в ряде экологических исследований, необходимость в которых с каждым годом возрастает в связи с увеличением антропогенной нагрузки. Практически любые антропогенные изменения ландшафтов отрицательно сказываются на структуре населения стафилинид. Стафилиниды принадлежат к самым многочисленным по количеству видов представителям почвенной фауны. Методы их учета достаточно хорошо разработаны. В естественных биоценозах показатели видового разнообразия, численности, биомассы и активности стафилинид, как правило, выше, чем в искусственных. Кроме этого, среди стафилинид имеются виды, хорошо аккумулирующие различные химические элементы. Содержание элементов в теле жуков

НАШИ ПОЗДРАВЛЕНИЯ



В конце января 2005 г. исполнилось 25 лет научной и научно-организационной деятельности **Василия Ивановича Пономарева** в Институте биологии. Со студенческих лет участвуя в научных экспедициях на горные уральские реки, а затем и поступив на работу в лабораторию экологии и генетики животных, Василий Иванович на долгие годы связал свою жизнь с любимой наукой – ихтиологией. После окончания университета и службы в армии он активно включился в исследования лаборатории, ежегодно принимая участие в

полевых выездах и проводя многочисленные эксперименты в лаборатории. Итогом работы по изучению пищеварительных ферментов рыб северных широт стала успешно защищенная кандидатская диссертация и целый ряд статей в центральных журналах. В 1999 г. В.И. Пономарев начинает исполнять обязанности ученого секретаря института, в это время в полной мере раскрываются его организаторские способности и редакторский талант. Включившись в выполнение разделов нескольких международных проектов, он вскоре занял лидирующее положение в их реализации. С 2000 г. В.И. Пономарев избран заместителем директора Института биологии по научным вопросам. При его непосредственном участии продолжается и расширяется включение Института в международные исследовательские программы и проекты. На конкурсной основе получены крупные международные гранты, ведется постоянная работа по подготовке новых проектов, поддерживаются контакты с зарубежными институтами и другими учреждениями. За всем этим стоит напряженная ежедневная работа, отнимающая много времени и сил. В последние годы под редакцией В.И. Пономарева вышли из печати несколько прекрасно изданных книг, богато оформленных многочисленными фотографиями, сделанными им во время экспедиций. Под его непосредственным руководством на базе Института проведено несколько крупных международных конференций и рабочих совещаний, идет подготовка к следующим. Очень трудно перечислить всю многостороннюю деятельность, которую ведет Василий Иванович на посту заместителя директора, проявляя при этом уникальную работоспособность, требовательность к себе и коллегам, высокие деловые качества и профессионализм.

Дорогой Василий Иванович! Друзья и коллеги, все сотрудники Института биологии от всей души поздравляют Вас с 25-летием трудовой деятельности и желают хорошего здоровья, счастья и дальнейших творческих успехов!

изменяется в зависимости от времени, места сборов жуков и их трофической специализации. Анализ структуры сообществ стафилинд по численному обилию показал, что спектры размерных групп населения стафилинд в разных биоценозах сильно варьируют, в нарушенных биоценозах повышается количество крупных по размеру видов. Показано также, что увеличение степени влияния человека повышает обилие эврибионтных видов в сообществах, видов с повышенным термопреферентумом, широко распространенных видов. Одновременно снижается обилие стенобионтных видов и видов с ограниченным распространением, разнообразие жизненных форм [10].

Почвенная фауна в зоне воздействия лесопромышленного комплекса

Изучение почвенной фауны еловых лесов является одним из этапов комплексной оценки воздействия лесной промышленности, оказывающей химическое воздействие на экосистемы. Результаты уже проведенных исследований показывают, что численность крупных беспозвоночных животных в изучаемых лесных биоценозах колеблется в пределах от 90 до 340 экз./м². Крупные хищные беспозвоночные на всех участках представлены семействами Lithobiidae, Carabidae и Staphylinidae. Два вида многоножек-костянок (*Monotarsobius curtipes* и *M. crassipes*) встречаются во всех биотопах и их численность достоверно не изменяется. Видовой состав стафилинд является наиболее разнообразным и представлен жуками *Staphylinus caesareus*, *Platydracus fulvipes*, *Quedius fuliginosus*, *Atheta bolleticola*, *Liogluta micans*, *Bolitochara pulchra*, *Zyras humeralis*, *A. brevipennis*, *Drusilla canaliculata*. Ядро комплекса жужелиц на всех исследуемых участках составляют *Pterostichus oblongopunctatus*, *P. melanarius*, *Calathus micropterus*, *Amara brunnea* – виды, наи-

более типичные для хвойных лесов подзоны средней тайги. Крупные почвенные сапрофаги (Lumbricidae, личинки Elateridae) практически отсутствуют на участках, подверженных наибольшему химическому воздействию. Уменьшение численности сапрофагов при уменьшении проективного покрытия напочвенного покрова является общей закономерностью, поэтому изменение трофической структуры в виде увеличения доли хищников сложно одно-

значно оценить как влияние химического загрязнения. Тем не менее, доля хищников в общей численности мезофауны на фоновых участках почти в два раза выше, чем на аналогичном контрольном участке. Таким образом, при многолетнем воздействии химического загрязнения наблюдаются изменения в структуре сообществ почвенной мезофауны. Ногохостки на этих же участках представлены 37 видами из 10 семейств. Наибольшее число видов обнаружено в семействах Isotomidae (10) и Onychiuridae (6). Однако контрольный участок (в окрестностях Ляльского стационара Института биологии Коми НЦ УрО РАН) характеризуется преобладанием верхнеподстилочной группы жизненных форм. Сообщество ногохвосток этого участка включает 13 видов, общая численность составила 31280 экз./м² с преобладанием лесных видов. Многочисленными видами оказались *Folsomia quadrioculata* и *Isotomiella minor*, плотность которых составила 5820 экз./м² и 5120 экз./м² соответственно. На фоновых (наиболее загрязненных) участках преобладает гемиедафическая (полупочвенная) группа жизненных форм (рис. 2). Снижение доли верхнеподстилочных ногохвосток связано, по-видимому, с сокращением здесь слоя подстилки. Тем не менее участок, испытывающий наибольшее воздействие антропогенной нагрузки, характеризуется высоким видовым богатством (26 видов), общая численность ногохвосток на этом участке также наиболее высока (49720 экз./м²). Формирование данных группировок соответствует закону Тинемана: чем экстремальнее условия биотопа, тем выше может быть численность каждого отдельного вида. По мнению Г. Андре и Ф. Лебрена [9], пики разнообразия по градиенту загрязнения соответствуют зонам нестабильности сообщества. Здесь типично лесной вид *Isotomiella minor* сокращает свою численность в 3 раза по сравнению с контролем, а абсолютно доминирует эврибионтный вид

Folsomia quadrioculata. В условиях сильного загрязнения обнаруживается новый тип населения коллембол, отличающийся от исходного по видовой и экологической структуре [5].

На фоновых участках со средним уровнем загрязнения количество видов примерно одинаково (19 и 22 соответственно). В целом такое разнообразие сообществ ногохвосток при среднем уровне загрязнения среды подтверждает гипотезу «промежуточного нарушения», по которой наблюдается высокое разнообразие при средней интенсивности воздействия нарушающих факторов [1]. При слабом загрязнении население коллембол, несмотря на некоторые отклонения от контрольного состояния, отличается от него незначительно. По жизненным формам преобладает верхнеподстилочная, как и на контрольном участке.

Почвенная фауна в зоне воздействия нефтяных предприятий

В условиях воздействия нефтеперерабатывающих предприятий биоценозы становятся менее подходящими для обитания в них многих видов беспозвоночных. Уменьшение числа видов в промышленной зоне по сравнению с импактной, буферной и условно фоновой зонами в конечном итоге приводит к упрощению видового состава в сообществах беспозвоночных животных. Соответственно регулирующая роль в этих сообществах распределяется между меньшим числом видов. Изменение структуры доминирования заключается в снижении количества доминантов. Смена их происходит не всегда, что связано с сохранением типа биоценоза. Вместе с тем наблюдается подавление популяций многих видов. Среди мезофауны почв, испытывающих на себе данный тип воздействия, можно выделить несколько видов беспозвоночных животных, которые в той или иной степени отвечают критериям биоиндикаторов (рис. 3А).

Вид *Lumbricus rubellus* обычен в подстилке растительных сообществ таежной зоны. Это сапрофаг, который, как и другие дождевые черви, участвует в переработке опада и растительных остатков. Этот вид одним из первых испытывает влияние нефтепродуктов и тяжелых металлов, так как особи его популяций способны аккумулировать эти соединения в своем теле. Как правило, этот вид отмечается в зоне сильного воздействия, буферной

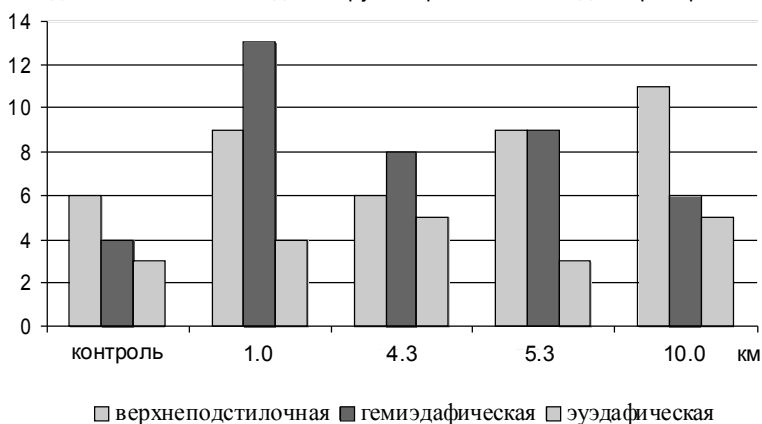


Рис. 2. Жизненные формы ногохвосток в ельниках черничных в зоне воздействия (км; по горизонтали) лесопромышленного комплекса и на территории Ляльского стационара (контроль), расположенного в 81 км от него. По вертикали – число видов.

и условно фоновой зонах на территории нефтяных предприятий.

В промышленной же зоне доминируют виды *M. curtipes* и *M. crassipes*, многочисленные во всех растительных сообществах подзоны северной тайги. Продолжительность жизни этих многоножек, в отличие от большинства обитателей почвы, составляет 3-6 лет. По этой причине, а также благодаря своей активности, эти виды первыми заселяют нарушенные или вновь формирующиеся сообщества. Значительная роль в восстанавливающихся сообществах почвенных беспозвоночных животных отводится стафилинидам (*X. tricolor*, *L. micans*, *Q. semiaeneus* и *Ol. rotundicollis*). Щелкун *L. affinis*, включенный в группу фитофагов, встречается в личиночной и имагинальной стадиях в импактной и условно фоновой зонах. То есть в промышленной зоне, как правило, группа сапрофитофагов выпадает из состава доминантов в сообществах почвенных беспозвоночных животных. Низкий уровень общей численности коллембол в промышленной зоне связан, по-видимому, не только с наибольшим загрязнением нефтепродуктами, но и с сокращением толщины подстилочного слоя – основного яруса обитания почвенных микростапрофагов. Структурные перестройки населения коллембол также обусловлены, по меньшей мере, двумя причинами: кислотностью почвы и повышенным содержанием тяжелых металлов в почве. Три вида ногохвосток *I. notabilis*, *I. minor* и *P. boedvarssoni* отмечены на всех пробных площадках и потому могут являться индикаторами нефтехимических загрязнений (рис. 3Б). Если в условно фоновой и буферной зоне преобладает вид *I. minor*, в промышленной зоне – *I. notabilis*, то в зоне сильного воздействия все эти три вида отмечены в равном соотношении. Индикационное значение этих видов определяется и их биологией. К примеру, вид *I. notabilis* встречается круглогодично и может быть идентифицирован на ранних стадиях развития. Уменьшение численности *I. minor* на загрязненных участках может быть обусловлено питанием грибами, которые исчезают при повышении концентрации тяжелых металлов в почве. В результате воздействия нефтя-

ной промышленности также снижается выравненность сообществ беспозвоночных животных, увеличивается степень доминирования, нарушается распределение количества особей по видам.

Почвенная фауна в зоне проведения

подземного ядерного взрыва

Результаты исследования вокруг подземного ядерного взрыва, проведенного 30 лет назад в Пермской области, показали, что численность коллембол на контрольном участке составила 17400 экз./м², а на фоновых участках она была примерно в 1.5-2.0 раза ниже – 12294 и 10400 экз./м². Наибольшее число видов ногохвосток (20) было зарегистрировано на контрольном участке, меньше видов (11 и 17) отмечено на фоновых участках. Видовой состав населения коллембол контрольного участка практически не отличается от такового на фоновых участках. Во всех изученных сообществах доминируют виды *Isotomiella minor* и *Folsomia quadrioculata*, а также *Protaphorura boedvarssoni* – на загрязненных участках.

Вид *Isotomiella minor*, типичный доминант населения коллембол ненарушенных лесов, преобладает на контрольном участке, на загрязненных участках его обилие уменьшается. Наряду с этим вид *Protaphorura boedvarssoni* достигает на загрязненных участках более высокого обилия. Максимальная выравненность обилий видов отмечена для группировок ногохвосток фоновых участков, что наглядно показывают индексы разнообразия ($1/D_{sm}[I] = 4.93$, $H[I] = 1.92$; $1/D_{sm}[II] = 3.14$, $H[II] = 1.41$). Для контрольного участка отмечено повышение степени доминирования в сообществе ногохвосток ($1/D_{sm}[III] = 2.78$, $H[III] = 1.38$). Картина, отражающая видовую насыщенность и обилие жизненных форм микрофауны, была очень сходной во всех биотопах. Более половины видов в группировках коллембол (50-70 %) относилось к эуэдафической жизненной форме. На втором месте по числу видов оказались гемизадафические обитатели, и наименьшее число видов представлено поверхностной жизненной формой (рис. 4). В результате проведенного исследования

было выявлено, что комплекс микроартропод рассмотренных биоценозов реагирует на рост радиационного воздействия на среду снижением таких важных структурных показателей, как общая численность и видовое богатство. Роль в сообществах большинства массовых видов, плотность их популяций также варьируют на разных участках.

На обследованных участках зарегистрировано по 11-14 видов крупных почвенных беспозвоночных животных. Для всех группировок характерна достаточно высокая общая численность беспозвоночных. На контрольном участке средняя плотность мезофауны составила 64.0 экз./м² за период исследования, а на фоновых участках этот показатель оказался несколько сниженным и составил соответственно 57.6 и 43.2 экз./м². На всех участках отмечены представители основных таксономических групп мезофауны, населяющих почвы лесных биоценозов Евразии. Численность крупных сапрофагов – дождевых червей – на обследованных участках невысокая (0.8-3.2 экз./м²). Отмечены только взрослые формы и отсутствуют ювенильные.

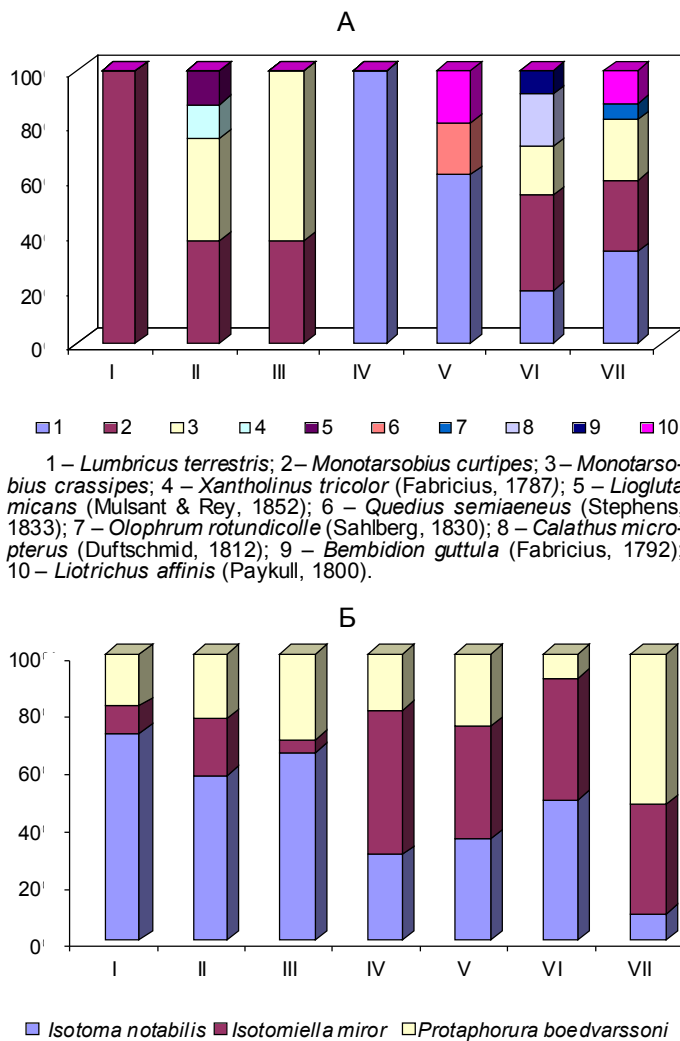


Рис. 3. Соотношение (%) видов-индикаторов – крупных (А) и мелких (Б) почвенных беспозвоночных на пробных площадках в промышленной зоне (I-III) и зоне сильного воздействия (IV-V) нефтяного предприятия, буферной (VI) и условно-фоновой (VII) зонах.

Любмириды на фоновых участках представлены одним видом *Eisenia nordenskioldi*, а на контрольном участке – двумя эвритопными видами *Eisenia nordenskioldi* и *Lumbricus rubellus*. Самой многочисленной группой среди хищных беспозвоночных животных, обитающих в подстилке, оказались многоножки-костянки, представленные во всех исследуемых биоценозах двумя повсеместно встречающимися видами *Lithobius forficatus* и *Monotarsobius curtipes*. Относительно высоким видовым богатством среди жесткокрылых во всех сообществах характеризовались стафилиниды. На контрольном участке среди жуков зарегистрированы также сапрофитные виды *Hypnoidus rivularius* (Elateridae) и *Apion cruentatum* (Curculionidae). Эти жуки отсутствуют на фоновых участках. В группировках крупных почвенных беспозвоночных животных рассмотренных участков не отмечены виды, характеризующиеся высоким относительным обилием. Доминантным видом на всех участках оказалась костянка *Lithobius forficatus*, другая многоножка *Monotarsobius curtipes* и жуки рода *Atheta* стали субдо-

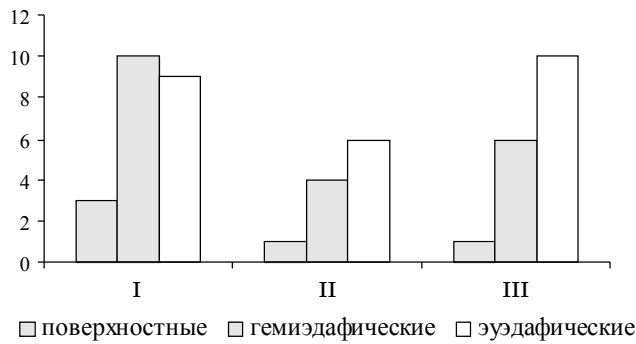


Рис. 4. Жизненные формы (число видов; по вертикали) ногохвосток на исследуемых участках (I-III) вблизи эпицентра подземного ядерного взрыва на Северном Урале.

минантами в сообществах крупных беспозвоночных животных. Остальные виды характеризовались довольно низким относительным обилием. Поэтому и рассчитанные обратные индексы Симпсона для мезофауны всех участков оказались достаточно высокими ($1/D_{sm}[I] = 7.38$, $1/D_{sm}[II] = 3.96$, $1/D_{sm}[III] = 4.25$). Группировки крупных почвенных беспозвоночных животных, также как и сообщества микроартропод, проявили высокую степень сходства по индексу Жаккара – примерно 50 %. Наиболее выровненным сообществом оказалось сообщество контрольного участка. При этом сходство сообществ выражено не только в нали-

чии или отсутствии видов, но и в соотношении трофических групп. Количество зоофагов в 5-7 раз в зависимости от участка превышало численность фито- и сапрофагов, при этом на контрольном участке это превышение было минимальным. Соотношение личиночных и взрослых стадий также было наиболее оптимальным на контроле. Несомненно, большим видовым разнообразием характеризовалась почвенная мезофауна контрольного участка. В этом сообществе представлены все основные группы почвенных беспозвоночных животных (дождевые черви, многоножки, стафилиниды, жукилици, долгоносики, щелкуны, личинки насекомых), которые и формируют широкий спектр трофических групп. Это позволяет оценить группировку беспозвоночных животных контрольного участка как устойчивое сообщество.

Заключение

Очевидно, что разные группы почвенных беспозвоночных животных реагируют на различные виды антропогенных воздействий неодинаково. Такие

ВКЛАД ВЕТЕРАНА

Вячеславу Александровичу Попову 28 марта 2005 г. исполнилось бы 90 лет. Он ушел из жизни в 1997 г.

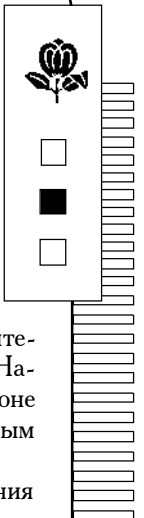
Вячеслав Александрович родился в 1915 г. в г. Усть-Сысольск (Сыктывкар) в семье крестьянина. В 1938 г. окончил естественный факультет Коми государственного педагогического института и был направлен на работу в с. Усть-Уса. В усть-усинской средней школе преподавал биологию и химию вплоть до начала Великой Отечественной войны. В октябре 1941 г. был мобилизован в действующую армию. На посту командира стрелкового отделения воевал на Калининском и Сталинградском фронтах. В качестве гвардии младшего лейтенанта был командиром взвода химической защиты Невельской дивизии Прибалтийского фронта. Награжден орденом «Красной звезды» и боевыми медалями. Демобилизован в апреле 1946 г. В июне 1946 г. был принят на работу в Коми Базу АН СССР в сектор почвоведения младшим научным сотрудником.

Вячеслав Александрович был в числе первых почвоведов, которые заложили фундамент составления почвенной карты Республики Коми. С первых дней работы Вячеслав Александрович включился в экспедиционные почвенные исследования. Им пройдены многие сотни километров пеших маршрутов во всех уголках Коми края, выполнены первые картосоставительские работы, он был бессменным руководителем экспедиционных почвенных отрядов. Вячеславом Александровичем вложен огромный вклад в изучение почвенного покрова родного края. Результаты его труда вошли в опубликованные листы Государственной почвенной карты масштаба 1:1000000, которые сейчас широко используются при решении проблем землепользования, охраны природы, экологии. Работал в Институте биологии до 1975 г.

Вячеслав Александрович прекрасный семьянин, они с Любовью Александровной Верхоланцевой вырастили замечательных сыновей – Сашу и Алешу.

Ветеран Великой Отечественной войны, Ветеран Института биологии – Вячеслав Александрович остался в нашей памяти как пример беззаветного служения Науке, Отечеству.

Коллектив отдела почвоведения



показатели, как общая численность, количество видов, их набор и соотношение, структура доминирования группировок почвенных беспозвоночных животных обнаруживают четкую реакцию на различные виды антропогенного воздействия. В отдельных случаях хорошую индикаторную ценность показывают такие структурные параметры населения почвенных животных, как соотношение жизненных форм, трофических и возрастных групп в сообществах. Не всегда достаточно точно работает индекс Шеннона, определяющий выровненность, а соответственно и высокое разнообразие сообществ, так как некоторые группы почвенных беспозвоночных животных проявляют адекватную реакцию на нарушения, вызванные тем или иным воздействием, в виде повышения видового разнообразия.

Из всего вышесказанного следует, что программа биоиндикационных исследований почв в регионе должна иметь комплексный характер; использование только какого-либо одного критерия для оценки состояния почвенных сообществ невозможно. Важными аспектами биоиндикационных исследований и мониторинговых наблюдений являются разработанные стандартные методики, которые следует применять, и так называемый «человеческий фактор», т.е. наличие таксономистов, способных определять видовую принадлежность жи-

вотного. Без этих знаний изменения в структуре сообществ почвенной биоты объяснить невозможно. К сожалению, не решены методические проблемы, препятствующие пока внедрению показателей почвенной биоты в качестве экспертной экологической системы контроля состояния окружающей среды как в России, так и в Европе. Но разработка таких стандартов ведется, а поэтому все проблемы преодолимы [3].

ЛИТЕРАТУРА

1. Бигон М., Харпер Дж., Таундсен К. Экология. Особи, популяції и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 2. 447 с.
2. Зинченко В.А., Вяткина Н.И. Определение остаточных количеств диазона в почве биологическим методом // Пове́дение, превращение и анализ пестицидов и их метаболитов в почве. Пуццино, 1973. С. 144-147.
3. Криволицкий Д.А. Почвенная фауна в экологическом контроле. М.: Наука, 1994. 272 с.
4. Кузнецова Л.В., Криволицкий Д.А. Беспозвоночные животные как биоиндикатор состояния окружающей среды в Москве // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосковья. М.: Наука, 1982. С. 54-57.
5. Кузнецова Н.А., Потапов М.Б. Изменение структуры сообществ почвообитающих коллембол (Hexapoda, Collembola) при промышленном загрязне-

нии южнотаежных сосняков-черничников // Экология, 1997. Вып. 6. С. 435-441.

6. Мелецис В.П. Биоиндикационное значение коллембол (Collembola) при загрязнении почвы березняка-кисличника индустриальной кальцийсодержащей пылью // Загрязнение природной среды кальцийсодержащей пылью. Рига, 1985. С. 149-209.

7. Утробина Н.М., Орлов О.Н., Артемьева Т.И. Влияние загрязнения почвы нефтью на коллембол // Фауна и экология ногохвосток. М.: Наука, 1984. С. 172-178.

8. Чернова Н.М., Кузнецова Н.А. Принципы организации сообществ почвообитающих коллембол (Hexapoda, Collembola) и их значение для биомониторинга почвы // Научные труды экологического факультета. М., 1999. 28 с. – (Сер. Экология; Вып. 1).

9. Andre H.M., Lebrun P. Effects of air pollution on corticolous microarthropods in the urban district of Charleroi (Belgium) // Urban ecology. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1982. P. 191-200.

10. Bohac J. Staphylinid beetles as bioindicators // Agriculture, ecosystems and environment, 1999. № 74. P. 357-372.

11. Butcher J.W., Snider R.M., Aucamp J.L. Investigations on biology of selected microarthropods and their role in DDT degradation // Organisms du sol et production primaire: IV Colloquium pedobiology. Paris, 1971. P. 197-206.



СОВЕЩАНИЕ



ПОЧВЕННЫЙ УГЛЕРОД В КРИОСФЕРЕ

(рабочее совещание в университете Стокгольма, Швеция, март 2005 г.)

к.б.н. Г. Мажитова
с.н.с. отдела почвоведения
E-mail: galina_m@ib.komisc.ru

Международная ассоциация мерзлотоведов (International Permafrost Association – IPA) выступила с инициативой разработки и осуществления крупномасштабного международного проекта «Почвенный углерод в криосфере». Одним из стимулов послужило то, что 2007/2008 год объявлен Международным Полярным годом. Для планирования проекта в университете Стокгольма было проведено совещание инициативной группы из семи человек. Это председатель IPA Джерри Браун (США), основной разработчик первого приближения проекта Питер Кюхри (Швеция), Ева-Мария Пфайфер (Германия), Сергей Горячкин (Россия), Патрик Крилл (Швеция), Галина Мажитова (Россия) и Чарльз Тарнокай (Канада).

Известно, что наземные экосистемы высоких широт – огромное хранилище почвенного органического вещества. В их детрите содержится 835 Пг углерода (1 Пеграмм = 10¹⁵ г), что составляет около 45% уг-

лерода, содержащегося в детрите всех наземных экосистем планеты (Schlesinger, 1977; Post et al., 1982; Gorham, 1991; Botch et al., 1995). Детрит понимается в широком смысле, включая гумус. Однако, есть большая неопределенность в оценке запасов углерода в высоких широтах, в распределении этого запаса между почвами тайги и тундры, торфяниками и минеральными почвами, деятельным слоем и многолетней мерзлотой, донными отложениями озер и грунтовым льдом, содержащим газовые гидраты. Различия опубликованных оценок достигают двух крат, изредка даже больше. Значительная, но до сих пор точно не оцененная часть углерода высоких широт сосредоточена в ландшафтах с вечной мерзлотой. В этих регионах особенно слабо изучен состав почвенного органического вещества, его зависимость от климатических и мерзлотных условий и способность разлагаться. За исключением Аляски, практически отсутствуют данные по качеству органического вещества, содержащегося в

верхних слоях мерзлоты. Большая часть данных по составу органического вещества, имеющаяся в России, недоступна мировому сообществу в силу специфики российских аналитических методов и ничтожно малого числа публикаций на английском – международном языке науки.

Приоритетным направлением высокоширотных исследований последних лет является оценка возможной роли этого огромного запаса углерода в глобальных климатических изменениях. Современные глобальные модели климата, управляемые сценариями изменения состава атмосферы (Cubash et al., 2001; Johns et al., 2001), показывают значительное потепление в высоких широтах: суммарное возрастание среднегодовой температуры на величину до 10 °C к концу 21 века, сопровождаемое (вероятно) небольшим увеличением количества осадков. Изменения в запасах почвенного углерода в северных ландшафтах из-за потепления климата, таяния мерзлоты и увеличения частоты пожаров вызовут очень сильные обратные связи, т.е. будут в свою очередь влиять на климат Земли в серьезном масштабе.

Цели предлагаемого проекта «Углерод в мерзлотных регионах» (Carbon in Permafrost Regions или IPA-CPR) сформулированы следующим образом:

1) Пополнение существующей базы данных по углероду в криосолях и других высокоширотных/высокогорных почвах.

2) Пространственный анализ запасов и лабильности органического вещества высокоширотных почв и торфяников вдоль градиентов температуры, осадков и эдафических условий (10-12 трансект в циркумполярном регионе, пересекающих площадки CALM, и с ключевыми участками в виде небольших речных бассейнов).

3) Временной анализ аккумуляции и разложения органического вещества в высокоширотных почвах и торфяниках в связи с голоценовыми и недавними климатическими и ландшафтными изменениями.

4) Оценка лабильности почвенного органического вещества с использованием иерархического набора возрастающих по сложности геохимических методов (полевая респирометрия, расчет отношения C:N, отношение жирных n-алканов к лигнину, ЯМР-C¹³, датирование по C¹⁴ отдельных n-алканов и мономеров лигнина).

5) Пространственное моделирование и качественная/полуколичественная оценка физических характеристик ландшафтов и процессов, связанных с динамикой многолетней мерзлоты (смены напочвенных покровов, осадка поверхности, речная и термокарстово-озерная эрозия, оползни, самоосушение озер, пожары, антропогенные воздействия и т.д.).

6) Экстраполяция точечных данных по запасам углерода в почвах на основе ландшафтного анализа, а также имеющихся региональных карт функциональных типов земель и почвенных карт.

7) Автоматическая привязка почвенной базы данных к картам растительности и другим картам, полученным путем обработки материалов дистанционного зондирования, которые используются в глобальных и региональных моделях климата, биомов и экосистем.

8) Оценка судьбы почвенного органического вещества в условиях глобального потепления и таяния мерзлоты с использованием географических и палеоаналогов, а также моделирования.

9) Оценка обратных связей в системе высокоширотные почвы/торфяники–глобальное потепление/таяние мерзлоты, основанных на физических (осадка поверхности, изменения дренажа, термокарст, эрозия, пожары и т.д.) и биогеохимических (скорости разложения, выщелачивания и т.д.) изменениях.

Таким образом, первым шагом будет расширение уже имеющейся циркумполярной базы данных по углероду в криосолях. Она создана Международной рабочей группой по мерзлотным почвам на базе Центра по изучению биологических и земельных ресурсов Ми-

нистерства сельского хозяйства Канады, работу с ней координирует Чарльз Тарнокай. Для севера России в ней сейчас всего около 200 разрезов (включены только опубликованные). Пополнение будет производиться уже имеющимися данными (например, у меня много данных по Кольме, Чукотке и Магадану, причем только часть опубликована), а также вновь получаемыми – все зависит от объема финансирования, которое удастся получить. В базу заносится материалы по конкретным педонам/разрезам с точной географической привязкой.

Занесение картографических данных также планируется, но менее приоритетно. Причина в том, что существующие карты отражают только один из возможных вариантов экстраполяции точечных данных, цель же в том, чтобы база данных существовала в формате, допускающем разные способы экстраполяции, прежде всего самые современные, основанные на использовании материалов дистанционного зондирования с высоким пространственным разрешением и ГИС-технологий. Данные по почвенному углероду можно экстраполировать не только по почвенным картам, но и по картам растительности и ландшафтным. Мы сравнивали разные методы экстраполяции для бассейна р. Усы, результаты получились интересные (Kuhry et al., 2002): коэффициенты вариации запасов углерода существенно меньше в пределах классов почв, чем классов растительности, однако при экстраполяции на площадь это преимущество теряется из-за несравнимо меньшего разрешения почвенной карты по сравнению с картой растительности, полученной дешифрированием космических снимков; итоговые оценки для всего бассейна оказались близкими при экстраполяции по картам почв и растительности.

Предварительный состав координационного комитета проекта: Питер Кюхри (Швеция) и Ева-Мария Пфейфер (Германия) – соруководители, Джеймс Бок-



Участники совещания в кампусе Стокгольмского университета. Слева направо: Е.-М. Пфейфер, П. Крилл, Ч. Тарнокай, П. Кюхри, Г. Мажитова, Д. Бран, С. Горячкин.

хейм (США), Дмитрий Замолодчиков (Россия), Галина Мажитова (Россия). Чарльз Тарнокай (Канада), Николай Шикломанов (США). Позиция Джерри Брауна, руководителя IPA, при определении состава комитета была неожиданно жесткой. Отклонив несколько кандидатур, он сказал: «Только люди реально, сейчас работающие в поле; даже моделировщики должны быть полевыми».

Статус проекта должен быть утвержден руководством IPA на Европейской конференции по мерзлотоведению в Потсдаме (Германия) в июне 2005 г. Проект рассчитан на пять лет с возможным последующим продолжением еще на пять лет. Программы-партнеры – GCP, CiC, IGBP, CALM, C-FATE, ITEX. Финансирование планируется получить в виде проекта-«зонтика» через гранты INCO-COPERNICUS, EU или NSF, дополненного по возможности грантами INTAS, национальных и частных фондов для осуществления региональных исследований. Финансирование совещаний – через ESF, IASC, CiC. Надеюсь, участвующим в международном сотрудничестве знакомы эти аббревиатуры. Запланировано, кто будет представлять проект на ближайший научных конференциях/симпозиумах:

Париж (Д. Браун), Пекин (Г. Мажитова), Пущино (Г. Мажитова), Потсдам (П. Кюхри), Архангельск (Е.-М. Пфейфер), Филадельфия (Ч. Тарнокай).

Проект выглядит амбициозным, и пока под него не получено финансирование, может быть не стоило бы его обсуждать. Однако, зная, как велики возможности нашего Института в связи с этим проектом, я решила ознакомить с ним коллег уже на этапе планирования. Наша российско-финская база данных по почвенному углероду в бассейне р. Уса практически единственная на севере России, охватывающая целый бассейн с достаточно высокой плотностью исходных данных. У нас относительно много данных по качеству органического вещества, есть специалисты-химики, владеющие самыми современными методами анализа этого вещества. Мы наконец первые, кто всерьез занялся сопоставлением российских и западных методик химанализа применительно к мерзлотным и близким к ним почвам. Так что призываю всех заинтересованных проявлять активность – отслеживать информацию (после Потсдама появится веб-сайт проекта), подавать заявки на соответствующие гранты и вообще повернуться лицом к мерзлотным почвам.



ТВОРЧЕСТВО



Е. Сердитова*

*Оттаивает дом. Уже не мерзнут пальцы.
Из холода в тепло, из темени на свет
Переезжаю я, пускаю постояльцев
И грею чай на весь живущий здесь квинтет.*

*А кто-то за плечом подрагивает зябко
И жметя, и уже я чувствую его,
Как чувствует рука согревшую перчатку
И не желает кроме перчатки ничего,
Промерзшая насквозь, боясь пошевелиться,
Рассыпаться боясь в оледенелый прах.
И не перчатку ощущает – птицу
Душа усталая в тоскующих руках.*

*Вот эта птица оживляет память,
Вот сердце греет, кровь озолотя, –
И понимаю сердцем и руками
Согретыми: я – малое дитя,
Птенец без голоса, крыла, движенья,
Без памяти, с одним лишь баловством.*

*Переезжаю к свету, и на том
Эпиграф кончен для стихотворенья.*

*Здесь заметило. Кажется – или я,
Глядя наверх, вижу: за облаками
Дремлет, натешась, за лето устав, Илья,
Игрушечную колесницу обняв десятью руками.
Или это десять колес, а руки малы обнять,*

*Или это не он – а я засыпаю в беге?
Что это там, за метелью, нельзя понять:
Создано все из снега, и скрыто снегом.*

*Не снег идет, а свет идет над нами.
Вот он передо мной во всю строку.
Мы замираем светлыми сердцами,
Как два жука, уснувшие в стогу.*

*И греем наше ветхое жилище,
Наш уютный дом из высушенных трав.
И оставляем, перезимовав,
И новый ищем,*

*Любой – в аренду: кто бездомность приютит
За плату нищенскую памяти, навечно?
И свет идет вдоль нашего пути,
И время в нас. Как пульс. Или увечье.*

*Во временном жилье прочней всего
Укореняемся, и в дате отправления.
Не верим каждый раз переселенью,
Но ждем его.*

*И будет дом, по всем приметам судя,
Последний. Наконец поговорим.
И чья-нибудь рука тогда разбудит
Жуков в стогу. И стог подарит им.*

2005 г.

* Сердитова Екатерина Николаевна, студентка V курса филологического факультета Сыктывкарского государственного университета. Постоянный автор «Вестника».