

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

ISSN 1994-9952

**ВЕСТНИК**

ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

**2015**

Выпуск 4



**БИОЛОГИЯ**



Включен в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней ВАК РФ

Учредитель: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Пермский государственный национальный исследовательский университет»

ISSN 1994-9952

Включает как теоретические работы, так и статьи, содержащие результаты конкретных исследований по ботанике и физиологии растений, зоологии, ихтиологии и этологии, энтомологии и гидробиологии, генетике, биохимии, микробиологии, почвоведению, биотехнологии, медико-биологическим проблемам, экологии и охране природы, а также рецензии на некоторые публикации и персоналии. Все статьи прошли рецензирование.

### Редакционный совет

- В. С. Артамонова*, д-р биол. наук, доцент, ведущий н. сотр., Ин-т почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск  
*А. В. Балушкин*, д-р биол. наук, ст. н. сотр., зав. лабораторией, ЗИН РАН, г. С.-Петербург  
*О. Г. Баранова*, д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой, УдмГУ, г. Ижевск  
*В. Д. Богданов*, д-р биол. наук, чл.-корр. РАН, директор ИЭРиЖ УрО РАН, г. Екатеринбург  
*В. А. Демаков*, д-р мед. наук, профессор, чл.-корр. РАН, директор ИЭГМ УрО РАН, г. Пермь  
*Э. А. Коркотян*, Ph D, профессор, Лаборатория нейронной пластичности Научно-исследовательского института им. Вейцмана, Реховот, Израиль  
*Н. Кристофи*, профессор, Эдинбургский Нэпир университет, Шотландия, Великобритания  
*А. И. Литвиненко*, д-р биол. наук, профессор, директор Ин-та Госрыбцентр, г. Тюмень  
*Б. Ульссон*, Ph D, ассоциированный профессор, лектор университета г. Скковде, Швеция  
*В. А. Черешнев*, д-р мед. наук, профессор, академик РАН, директор ИИФ УрО РАН, г. Екатеринбург

### Редакционная коллегия

- С. В. Боронникова*, д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой, ПГНИУ, г. Пермь  
*О. З. Еремченко*, д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой, ПГНИУ, г. Пермь  
*С. Л. Есюнин*, д-р биол. наук, доцент, зав. кафедрой, ПГНИУ, г. Пермь  
*Е. Г. Ефимик* (секретарь редколлегии), канд. биол. наук, доцент, ПГНИУ, г. Пермь  
*Н. В. Зайцева*, д-р мед. наук, профессор, академик РАН, директор ФГУН «Федеральный научный центр медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения» Роспотребнадзора, г. Пермь  
*Е. А. Зиповьев*, д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой, ПГНИУ, г. Пермь  
*И. Б. Певшина*, д-р биол. наук, профессор, чл.-корр. РАН, зав. лабораторией ИЭГМ УрО РАН, г. Пермь  
*М. С. Куюкина*, д-р биол. наук, ст. н. сотр., ИЭГМ УрО РАН, г. Пермь  
*Н. И. Литвиненко* (гл. редактор), канд. биол. наук, профессор, декан, ПГНИУ, г. Пермь  
*С. А. Овеснов*, д-р биол. наук, профессор, ПГНИУ, г. Пермь  
*Н. Н. Паньков*, канд. биол. наук, доцент, профессор кафедры, ПГНИУ, г. Пермь  
*О. Ю. Устинова*, д-р мед. наук, зам. директора ФГУН «Федеральный научный центр медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения» Роспотребнадзора, г. Пермь  
*С. В. Ширшэв*, д-р мед. наук, профессор, зав. лабораторией ИЭГМ УрО РАН, г. Пермь

Ответственный редактор  
выпуска С. А. Овеснов

© Редакционная коллегия, 2015

Адрес учредителя и редакции:  
614990, г. Пермь, ул. Букирева, 15  
Подписной индекс в каталоге ОАО «Пресса России. Том 1.  
Газеты и журналы»: 41000  
Тел.: 8 (342)2396489  
Эл. почта: biodean@psu.ru, vestnik\_psu\_bio@mail.ru  
Сайт: <http://www.psu.ru/nauka/nauchnye-zhurnaly>

Журнал зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций. Свид. о регистрации средства масс. информации ПИ № ФС 77-58592 от 14 июля 2014 г.

Founder: Federal state budgetary educational institution of higher professional education "Perm state University"

ISSN 1994-9952

---

Includes both theoretical works and articles containing results of species researches on botany and physiology of plants, ichthyology and ethology, entomology and hydrobiology, microbiology, genetics, biochemistry, soil science, biotechnology, medico-biologic problems, ecology and nature conservation, as well as reviews of some publications.

### **Editorial Board**

- V. S. Artamonova*, Sc. D. in Biological Science, associate professor, leading researcher, Institute of Soil Science and Agrochemistry of the Siberian Branch of the RAS, Novosibirsk
- A. V. Balushkin*, Sc. D. in Biological Science, senior researcher, head of laboratory, Zoological Institute of the RAS, St. Petersburg
- O. G. Baranova*, Sc. D. in Biological Science, professor, head of department, Udmurt State University, Izhevsk
- V. D. Bogdanov*, Sc. D. in Biological Science, corresponding member of the RAS, head of IPAE Ural Branch of the RAS, Ekaterinburg
- V. A. Chereshev*, Sc. D. in Medical Science, professor, member of the RAS, head of IIP Ural Branch of the RAS, Ekaterinburg
- N. Christofi*, professor, Edinburgh Napier University, Scotland, Great Britain
- V. A. Demakov*, Sc. D. in Medical Science, professor, corresponding member of the RAS, head of IEGM Ural Branch of the RAS, Perm
- E. A. Korkotyan*, Ph D, professor, Laboratory of Neuronal Plasticity of Weizmann Institute of Science, Rehovot, Izrael
- A. I. Lütvinenko*, Sc. D. in Biological Science, professor, head of Institute of Gosrybcentre, Tyumen
- B. Olsson*, Ph D, associate professor, senior lector of the University of Scovde, Sweden

### **Editors**

- S. V. Boronnikova*, Sc. D. in Biological Science, professor, head of department, PSU, Perm
- E. G. Efimik* (secretary of the editorial board), Ph D in Biological Science, associate professor, PSU, Perm
- O. Z. Eremchenko*, Sc. D. in Biological Science, professor, head of department, PSU, Perm
- S. L. Esyunin*, Sc. D. in Biological Science, associate professor, head of department, PSU, Perm
- I. B. Ivshina*, Sc. D. in Biological Science, professor, corresponding member of the RAS, head of laboratory of IEGM Ural Branch of the RAS, Perm
- M. S. Kuyukina*, Sc. D. in Biological Science, senior researcher, IEGM Ural Branch of the RAS, Perm
- N. I. Lütvinenko* (editor in chief), PhD in Biological Science, professor, dean, PSU, Perm
- S. A. Ovesnov*, Sc. D. in Biological Science, professor, PSU, Perm
- N. N. Pankov*, Ph D in Biological Science, associate professor, professor of the department, PSU, Perm
- S. V. Shirshov*, Sc. D. in Medical Science, professor, head of laboratory of IEGM Ural Branch of the RAS, Perm
- O. Yu. Ustinova*, Sc. D. in Medical Science, deputy head of FBSI "Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies", Perm
- N. V. Zaiceva*, Sc. D. in Medical Science, professor, member of the RAS, head of FBSI "Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies", Perm
- E. A. Zinoviev*, Sc. D. in Biological Science, professor, head of department, PSU, Perm
- Contributed editor of the issue S. A. Ovesnov

Содержание

**Ботаника**

*Ефимик Е. Г., Овеснов С. А.* Флора охраняемого ландшафта «Сарашевские дубравы» (Пермский край) ..... 293

*Молганова Н. А., Овеснов С. А.* Деревья и кустарники скверов Дзержинского и Мотовилихинского районов г. Перми ..... 305

**Зоология**

*Паньков Н. Н., Овчанкова Н. Б., Шадрин Н. Ю.* Фауна прудовиков (Gastropoda: Lymnaeidae) востока Европейской России и Урала ..... 317

*Скорина А. В., Зиновьев Е. А.* К склеритометрической характеристике чешуи хариуса бассейна р. Печоры ..... 327

**Микробиология**

*Петерс М. А., Музыка Н. Г., Октябрьский О. Н., Смирнова Г. В.* Сравнение методов оценки жизнеспособности бактерий *Escherichia coli* при действии ципрофлоксацина ..... 333

*Тюленев А. В., Смирнова Г. В., Октябрьский О. Н.* Влияние доступности фосфата в среде на экспорт глутатиона из клеток *Escherichia coli* ..... 340

*Шаравин Д. Ю., Саралов А. И.* Предварительное описание нового вида галофильной метиловобактерии рода *Methylophaga* из фильтрата полигона захоронения твёрдых бытовых отходов ..... 346

**Экология**

*Боталов В. С., Переведенцева Л. Г.* Мониторинг эктомикоризных грибов сосняка брусничного ... 352

*Григоренко А. В., Грибов А. И.* Морфометрические параметры хвои, элементный состав хвои и компонентный состав эфирного масла *Pinus sylvestris* L. Минусинского бора в условиях антропогенного загрязнения ..... 359

*Преснова Е. В., Хулапова А. В.* Структура и распределение зоопланктона в центральном районе Воткинского водохранилища. .... 366

**Медико-биологические науки**

*Заморина С. А., Раев М. Б.* Роль трофобластического  $\beta$ 1-гликопротеина человека в регуляции фенотипического созревания НК- и НКТ-клеток ..... 371

*Ширшев С. В., Орлова Е. Г., Сабанцева Ю. П.* Роль грелина в регуляции фагоцитарной и микробицидной активности нейтрофилов ..... 378

Правила оформления статей в Вестник Пермского университета. Серия Биология ..... 382

## Contents

## Botany

*Efimik E. G., Ovesnov S. A.* Flora of protected areas «Sarashevskie dubravi» (Perm region) . . . . . 293

*Molganova N. A., Ovesnov S. A.* Trees and shrubs of the squares Dzerzhinsky and Motovilikhinsky districts of Perm . . . . . 305

## Zoology

*Pan'kov N. N., Ovchankova N. B., Shadrin N. Yu.* The lymnaeid snails fauna (Gastropoda: Lymnaeidae) of the East of European Russia and Urals . . . . . 317

*Skorinova A. V., Zinoviev E. A.* To the scleritometric characteristics of grayling scale in the Pechora basin . . . . . 327

## Microbiology

*Peters M. A., Muzyka N. G., Oktyabrsky O. N., Smirnova G. V.* Comparison of the methods of viability determination in *Escherichia coli* cultures treated with ciprofloxacin . . . . . 333

*Tyulenev A. V., Smirnova G. V., Oktyabrsky O. N.* Influence of the phosphate availability on glutathione efflux from *Escherichia coli* . . . . . 340

*Sharavin D. Yu., Saralov A. I.* Preliminary description of a novel species of halophilic methylobacteria of *Methylophaga* genus from the landfill leachate . . . . . 346

## Ecology

*Botalov V. S., Perevedentseva L. G.* Monitoring of ectomycorrhizal fungi in the red whortleberry pine forest . . . . . 352

*Grigorenko A. V., Gribov A. I.* Morphometric parameters of needles, element structure of needles and component composition of *Pinus sylvestris* L. essential oil Minusinsk pine forest in the conditions of anthropogenous pollution . . . . . 359

*Presnova E. V., Khulapova A. V.* Structure and distribution of zooplankton in the central district of Votkinsk reservoir . . . . . 366

## Medical-biological sciences

*Zamorina S. A., Rayev M. B.* The role of human pregnancy specific  $\beta$ 1-glycoprotein in the phenotypic maturation of NK-, and NKT-cells . . . . . 371

*Shirshov S. V., Orlova E. G., Sabantseva Y. P.* Roles of the ghrelin in regulation of phagocytic and oxidative activity of neutrophils . . . . . 378

БОТАНИКА

УДК 581.93(470.53)

Е. Г. Ефимик, С. А. Овеснов

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

ФЛОРА ОХРАНЯЕМОГО ЛАНДШАФТА  
«САРАШЕВСКИЕ ДУБРАВЫ» (ПЕРМСКИЙ КРАЙ)

Объект изучения – флора ООПТ регионального значения «Сарашевские дубравы» (Бардымский район Пермского края). Сарашевские дубравы – охраняемый природный ландшафт, расположенный в полосе широколиственно-хвойных лесов таежной зоны. На основании анализа литературных источников, гербарных коллекций и собственных материалов составлен список видов сосудистых растений, произрастающих на данной ООПТ. Во флоре ООПТ выявлено 449 видов сосудистых растений, относящихся к 257 родам и 79 семействам. На долю покрытосеменных приходится 96.4% общего количества видов, голосеменных – 0.9%, папоротниковидные составляют 1.6%, хвощевидные – 0.9% и плауновидные – 0.2%. Среди покрытосеменных растений преобладают двудольные. Десять наиболее крупных по числу видов семейств включают 229 видов, что составляет 51% всех видов флоры. Наиболее многочисленны во флоре одно- и двувидовые семейства. Таких семейств насчитывается 44. Флора ООПТ «Сарашевские дубравы» достаточно богата, разнообразна и может быть охарактеризована как широколиственно-лесная. Здесь отмечено 12 видов, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде и 6 видов, подлежащих особой охране и мониторингу как включенные в Красные книги РФ (*Cypripedium calceolus*, *Cephalanthera rubra*) и Пермского края (*Sanicula uralensis*, *Geranium sanguineum*, *Adenophora lilifolia*, *Neottia nidus-avis*). Все это свидетельствует о целесообразности сохранения данной территории в качестве ООПТ.

**Ключевые слова:** флора; сосудистые растения; особо охраняемая природная территория; редкие и исчезающие виды растений; ООПТ «Сарашевские дубравы».

E. G. Efimik, S. A. Ovesnov

Perm State University, Perm, Russian Federation

FLORA OF PROTECTED AREAS  
«SARASHEVSKIE DUBRAVI» (PERM REGION)

The object of study is the flora of protected areas of regional significance "Sarashevsky oak" (bardym district, Perm region). Sarashevsky oak forests of the protected natural landscape located in the strip of mixed deciduous-coniferous forests of the taiga zone. Based on the analysis of literature sources, herbarium collections and their own materials drawn up a list of vascular plant species growing in this protected area. In the flora of the protected areas identified 449 species of vascular plants belonging to 257 genera and 79 families. These figures indicate a high level of floristic richness of the study area. Angiosperms – the largest division, its share represented was 96.4% of the total number of species, gymnosperms – 0.9%, with fern represent 1.6% and homevideo – 0.9% and lycopsids – 0.2%. The basis of the flora are in cricoerinae plants, which are dominated by dicotyledons. The largest ten-tion in number of species families include 229 species, representing 51% of all species. The most numerous in the flora of one - and duvidovy family. Such families had account 44. Flora of protected areas "Sarashevsky oak" sufficiently rich, diverse and can be characterized as broad-leaved forest. Here there are 12 species, needs-giving special attention to their status in the environment and 6 species subject to special protection and monitoring as included in the Red book of the Russian Federation (*Cypripedium calceolus*, *Cephalanthera rubra*) and the Perm region (*Sanicula uralensis*, *Geranium sanguineum*, *Adenophora lilifolia*, *Neottia nidus-avis*). All this testifies to the expediency of retain-tion of the territory as protected areas.

**Key words:** flora; vascular plants; specially protected natural territory; rare and endangered plant species; protected areas «Sarashevskie dubravi».

Сарашевские дубравы – охраняемый природный ландшафт, расположенный в полосе широколиственно-хвойных лесов таежной зоны в грани-

цах Бардымского муниципального района. Это самый северный форпост дубрав в Пермском крае, предложенный к охране еще в 1960 г. [Жерженцев.

Аникина, 1960]. Режим охраны установлен указом Губернатора Пермской области «Об особо охраняемых природных территориях» в 2004 г.

Территория охраняемого ландшафта входит в район Тулвинской возвышенности. В рельефе господствуют многочисленные холмы, отделяющиеся друг от друга оврагообразными понижениями [Особо охраняемые..., 2002]. Площадь ООПТ составляет 2146,0 га.

Начало изучения Сарашевских дубрав положено М.М. Даниловой [1955, 1962]. К сожалению, ее гербарные сборы практически не сохранились, и в Гербарии ПГНИУ имеются лишь единичные гербарные образцы этого периода. Подробные инвентаризационные исследования этой территории были начаты в 1968 г. под руководством профессора А.М. Овеснова. В 1976–1977 гг. на этой территории продолжалось инвентаризационное изучение флоры С.А. Овесновым. По материалам этих исследований опубликован ряд работ [Овеснов, 1983а, 1983б]. С 2006 г. на данной территории ежегодно проводится мониторинг видов растений Красной книги Пермского края авторами настоящего сообщения.

Несмотря на хорошую изученность данной территории во флористическом отношении, до настоящего времени нет опубликованного списка сосудистых растений ООПТ «Сарашевские дубравы». Необходимость в таких флористических списках имеется постоянно, особенно в связи с вопросами охраны растительного мира. Поэтому, настоящая работа представляется достаточно актуальной.

### Материал и методы

В основу настоящего конспекта положены гербарные коллекции Пермского государственного национального исследовательского университета (PERM). При написании конспекта сосудистых растений ООПТ «Сарашевские дубравы» мы использовали гербарные сборы следующих коллекторов: А.М. Овеснов, Ф. Подвинцева, Л. Шаркова, С.А. Овеснов, Н. Арсланова, Т. Полякова, Н. Быстрых, Е.Г. Ефимик.

Кроме того, использованы данные литературных источников и многолетних наблюдений авторов статьи на исследуемой территории.

При идентификации авторами были использованы различные «Флоры» и «Определители» [Цвелев, 1976; Флора европейской ..., 1974–1989; Флора Восточной ..., 1996–2004; Егорова, 1999; Иллюстрированный определитель ..., 2007 и др.].

### Конспект флоры ООПТ «Сарашевские дубравы»

Ниже помещен список видов ООПТ «Сарашевские дубравы». Названия таксонов приведены по «Иллюстрированному определителю...» [2007]. Таксоны (семейства, роды и виды) расположены в

порядке латинского алфавита. Практически все виды подтверждены гербарными сборами, хранящимися в Гербарии ПГНИУ (PERM).

Для каждого вида, кроме латинского названия, указаны местообитания, в которых он был обнаружен.

К сожалению, посещение изучаемой территории авторами статьи и другими коллекторами приходилось исключительно на летний период. По этой причине, по-видимому, в конспекте отсутствует ряд видов-эфемероидов, несомненно, встречающихся на описываемой территории; кроме того, оказалась не охвачена исследованиями группа весенних видов рода *Ranunculus*. Тем не менее, приведенный ниже конспект можно считать достаточно полным.

#### Сем. *Aceraceae*

*Acer platanoides* L. – В широколиственных и хвойно-широколиственных лесах.

#### Сем. *Adoxaceae*

*Adoxa moschatellina* L. – Ольшаники, влажные леса.

#### Сем. *Alismataceae*

*Alisma plantago-aquatica* L. – Галечная отмель в русле р. Тулвы.

*Sagittaria sagittifolia* L. – Р. Тулва, старица.

#### Сем. *Amaranthaceae*

*Amaranthus retroflexus* L. – На обочинах дорог и сорных местах.

#### Сем. *Apiaceae*

*Legopodium podagraria* L. – В лесах разных типов, на опушках.

*Angelica sylvestris* L. – Березово-еловые леса; широколиственные леса.

*Antriscus sylvestris* (L.) Hoffm. – На вырубках; на сырых лугах.

*Bupleurum aureum* Fisch. ex Hoffm. – Сосняки, хвойно-широколиственные леса.

*Carum carvi* L. – На лугах; на склонах увалов.

*Chaerophyllum prescottii* DC. – Овсяное поле.

*Conioselinum tataricum* Hoffm. – Березово-еловые леса.

*Conium maculatum* L. – Клеверное поле.

*Heracleum sibiricum* L. – На лугах, опушках.

*Libanotis montana* Crantz – Сосновые леса; хвойно-широколиственные леса.

*Oenanthe aquatica* (L.) Poir. – Болото в пойме р. Тулвы.

*Pastinaca sylvestris* Mill. – В посевах, на лугах; по обочинам дорог.

*Pimpinella saxifraga* L. – Злаково-разнотравные луга; поляны; опушки.

*Sanicula uralensis* Kloop. ex Kam., Chubarov et Schmakov – Хвойно-широколиственный лес за р. Тулвой.

#### Сем. *Aristolochiaceae*

*Asarum europaeum* L. – В лесах разных типов. Обыкновенно.

#### Сем. *Asclepiadaceae*

*Vincetoxicum hirsutinaria* Medik. – Смешанный лес с липой; сосняк на песке.

Сем. *Asteraceae*

- Achillea millefolium* L. – На лугах, опушках, полянах, у дорог.
- Anthemis tinctoria* L. – В сосняках, на залежах, у дорог, на лугах.
- Arctium minus* (Hill) Bernh. – Надпойменная терраса, на земляном валу.
- A. tomentosum* Mill. – Обыкновенно на сорных местах, у дорог.
- Artemisia absinthium* L. – На лугах, залежах, у дорог.
- A. campestris* L. – Песчаная осыпь в сосняке, материковый склон южной экспозиции.
- A. commutata* Bess. – Сосново-дубовый редкий лес, материковый склон Тулвы.
- A. marschalliana* Spreng. – Сосново-широколиственный лес.
- Aster amellus* L. – Сосняк на песке.
- Bidens tripartita* L. – Заболоченный участок луга.
- Cacalia hastata* L. – Березово-еловый лес.
- Carduus crispus* L. – Ольшаник по берегу Тулвы.
- Carlina biebersteinii* Bernh. ex Hornem. – Сосновый лес на вершине материкового склона.
- Centaurea cyanus* L. – Обочины дорог, поля.
- C. phrygia* L. – Луга, залежи.
- C. scabiosa* L. – На лугах, пастбищах, у дорог.
- Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd – Опушка смешанного леса.
- Cirsium arvense* (L.) Scop. – На полях, залежах, у дорог.
- C. heterophyllum* (L.) Hill – Разнотравный луг в дубовом редколесье.
- C. oleraceum* (L.) Scop. – Опушка лиственного леса.
- C. vulgare* (Savi) Ten. – Ольшаник на галечной отмели.
- Conyza canadensis* (L.) Cronq. – На полях, лугах, опушках, у дорог.
- Crepis sibirica* L. – В лесах разных типов.
- C. tectorum* L. – Залежи, обочины дорог.
- Erigeron acris* L. – На суходольных лугах, на опушках.
- Gnaphalium uliginosum* L. – Обочины дорог.
- G. sylvaticum* L. – Обочины дорог.
- Hieracium caespitosum* Dumort. – На лугах, опушках, в разреженных лесах.
- H. cymosum* L. – На лугах, опушках, полянах.
- H. pilosella* L. – На суходольных лугах, в редколесьях.
- H. umbellatum* L. – В сосновых и лиственных лесах, на опушках, полянах.
- Inula britannica* L. – Луг на берегу Тулвы, у дорог.
- I. salicina* L. – Опушки смешанных лесов; материковые склоны Тулвы с дубовым лесом.
- Lactuca serriola* L. – Обочины дорог.
- L. tatarica* (L.) С.А.Мей. – На полях, у дорог.
- Lapsana communis* L. – В ольшаниках, в смешанных лесах, на лугах, опушках.
- Leontodon autumnalis* L. – Луга, опушки, поляны, редкостойные леса.
- Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt. – Обочины дорог, залежи, поля.
- Petasites radiatus* (J.F.Gmel.) Tompa – Берега рек.
- Picris hieracioides* L. – На лугах, опушках, лесных полянах.
- Senecio fluviatilis* Wallr. – Лесные дороги.
- S. jacobaea* L. – Луга, березовые колки, опушки, поляны.
- S. nemorensis* L. – В лесах разных типов, на лесных полянах.
- S. viscosus* L. – В сосняке.
- Serratula coronata* L. – В сосняке, на склоне коренного берега Тулвы.
- Sonchus arvensis* L. – Овсяное поле.
- S. asper* (L.) Hill – На полях.
- Tanacetum vulgare* L. – Обочины дорог, луга, опушки, берега рек.
- Taraxacum officinale* Wigg. – Луга, поля, опушки, обочины дорог, залежи.
- Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch.Bip. – Обочины дорог, залежи.
- Trommsdorffia maculata* (L.) Bernh. – В смешанных лесах, на полянах.
- Tussilago farfara* L. – Берега рек, днища логов, обочины дорог, залежи.

Сем. *Athyriaceae*

*Athyrium filix-femina* (L.) Roth – Лиственный лес; смешанный лес.

*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. – Елово-березовый лес; березово-пихтовый лес.

Сем. *Balsaminaceae*

*Impatiens noli-tangere* L. – Ольшаник на берегу р. Тулвы.

Сем. *Betulaceae*

*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. – Ольшаник в пойме реки.

*A. incana* (L.) Moench – Ольшаник.

*Betula alba* L. = *B. pubescens* Ehrh. – Около дороги.

*B. pendula* Roth – На склонах увалов; в составе смешанных лесов.

Сем. *Boraginaceae*

*Lappula consanguinea* (Fisch. & Mey.) Guerke – Полюнно-злаковое пастбище.

*L. squarrosa* (Retz.) Dumort. – На лугах; залежах; у дорог.

*Lithospermum arvense* L. – В картофельном поле.

*L. officinale* L. – Склон увала южной экспозиции к Тулве; возле проселочной дороги.

*Lycopsis arvensis* L. – В посевах.

*Myosotis arvensis* (L.) Hill – На лугах, залежах, опушках, у дорог.

*M. caespitosa* K.F. Schultz – На сырых лугах, по днищам болот.

*M. palustris* (L.) L. – В ольшаниках; по берега рек и ручьев.

*M. sparsiflora* Pohl – На лугах; у дорог; по сорным местам.

*M. sylvatica* Ehrh. ex Hoffm. – На низинных лугах; в смешанных лесах, на опушках и полянах.

*Omphalodes scorpioides* (Haenke) Schrank – Сырой лог с осиновым редколесьем.



*Pulmonaria obscura* Dumort. – В смешанных и лиственных лесах, по опушкам, полянам.

*P. mollis* Wulf. ex Hornem. – В смешанных и лиственных лесах.

#### Сем. *Brassicaceae*

*Arabis borealis* Andrz. – Сосняк, вершина правого материкового склона; сосново-дубовый лес.

*A. pendula* L. – В ольховнике; приручевая пойма, по редкому ольховнику.

*Barbarea arcuata* (Oriz ex J. & C. Presl) Reichenb. – Поле в низком месте, залежь.

*B. vulgaris* R.Br. – Обыкновенно по обочинам дорог, на залежах, на лугах.

*Berteroa incana* (L.) DC. – Полынно-злаковое пастбище.

*Bunias orientalis* L. – По обочинам дорог, на лугах, полях.

*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. – Луг по берегу р. Тулвы.

*Cardamine amara* L. – По берегу ручья на кочкарном лугу; илистый берег ручья.

*C. impatiens* L. – Облесенный склон у дороги, в ольшанике.

*Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl – на сорных местах, по обочинам дорог.

*Draba nemorosa* L. – По берегам рек, на лугах.

*Erysimum hieracifolium* L. – Злаково-разнотравно-бобовый луг.

*Lepidium ruderale* L. – Луг около Тулвы.

*Neslia paniculata* (L.) Desv. – Пшеничное поле на вершине материкового склона.

*Raphanus raphanistrum* L. – В посевах.

*Rorippa palustris* (L.) Bess. – По берегам реки, на сырых местах удорог.

*Sinapis arvensis* L. – Залежь.

*Thlaspi arvense* L. – Подсолнечниковое поле.

*Turritis glabra* L. – Луг на берегу Тулвы; лиственный лес.

#### Сем. *Callitrichaceae*

*Callitriche palustris* L. – На мелководьях.

#### Сем. *Campanulaceae*

*Adenophora liliifolia* (L.) A. DC. – Лиственный лес; дубово-сосновый лес.

*Campanula cervicaria* L. – Клеверное поле.

*C. glomerata* L. – Склоны логова, обочины дорог, пастбища.

*C. latifolia* L. – Широколиственные леса и их опушки.

*C. patula* L. – На лугах, у дорог.

*C. persicifolia* L. – В редкостойных лесах, на дугах, по опушкам.

*C. sibirica* L. – В сосновых лесах.

*C. trachelium* L. – На лугах, опушках, полянах.

#### Сем. *Caprifoliaceae*

*Linnaea borealis* L. – Елово-березовый, слегка заболоченный лес.

*Lonicera xylosteum* L. – В разных типах лесов.

*Sambucus sibirica* Nakai – В смешанных и широколиственных лесах; на опушках.

#### Сем. *Caryophyllaceae*

*Arenaria serpyllifolia* L. – Берег реки; луг.

*Cerastium davuricum* Fisch. ex Spreng. – У зарослей ивы и ольхи в долине реки; в ольшанике по берегу р. Тулвы.

*C. holosteoides* Fries – Залежь.

*Coronaria flos-cuculi* (L.) A.Br. – Залежь.

*Dianthus deltoides* L. – На лугах, в разреженных сосняках.

*Gypsophila muralis* L. – Залежь; клеверное поле; берег Тулвы.

*Melandrium album* (Mill.) Garcke – На южном крутом склоне, в сосняке; около дороги.

*Sagina procumbens* L. – Надпойменная терраса Тулвы, на лугу.

*Scleranthus annuus* L. – Осыпающийся берег р. Тулвы; на лугу; проселочная дорога.

*Silene nutans* L. – Материковый склон Тулвы, сосновый лес; луг на склоне южной экспозиции.

*S. vulgaris* (Moench) Garcke – Заброшенное клеверное поле по обочине дороги, обочина дороги.

*Spergula arvensis* L. – Залежь.

*S. sativa* Boenn. – Расчистка из-под леса; на клеверном поле.

*Spergularia rubra* (L.) J. & C.Presl – Залежь.

*Stellaria bungeana* Fenzl – Пойма Тулвы, у зарослей ольховника.

*S. graminea* L. – Склон западной экспозиции, луг на берегу р. Тулвы.

*S. holostea* L. – Обыкновенна в лесах разных типов, на полянах.

*S. media* (L.) Vill. – На сорных местах.

*S. palustris* Retz. – Залежь

*Viscaria vulgaris* Bernh. – На склоне южной экспозиции.

#### Сем. *Chenopodiaceae*

*Atriplex patula* L. – Галечная отмель в пойме р. Тулвы; обочина дороги.

*Chenopodium album* L. – Луга; поля; обочины дорог.

*Ch. glaucum* L. – Притеррасное болото в пойме Тулвы, пастбище; луг.

*Ch. polyspermum* L. – Овсяное поле.

#### Сем. *Convolvulaceae*

*Convolvulus arvensis* L. – Поля, залежи, повсеместно.

*Calystegia sepium* (L.) R.Br. – Заросли ольховника по р. Тулве.

#### Сем. *Crassulaceae*

*Sedum acre* L. – Луг на берегу р. Тулвы, на мурaveйнике.

*S. purpureum* (L.) Schult. – Обочина дороги.

#### Сем. *Cupressaceae*

*Juniperus communis* L. – На склонах увалов, по опушкам.

#### Сем. *Cuscutaceae*

*Cuscuta europaea* L. – В ольшаниках.

**Сем. Cyperaceae**

- Carex arnellii* Christ – Широколиственный лес на вершине увала; поляна в смешанном лесу.  
*C. caespitosa* L. – Заболоченный ольшаник.  
*C. caryophyllea* Latoung. – Склон южной экспозиции, в редком травяном сосняке.  
*C. contigua* Норре – Около дороги; на лугу.  
*C. digitata* L. – В смешанном лесу; на склоне южной экспозиции, в сосняке.  
*C. echinata* Muhl. – Осоковое болото на берегу р. Тулвы.  
*C. ericetorum* Poll. – В травяном сосняке.  
*C. hirta* L. – Пойма р. Тулвы, луг (песчаная почва).  
*C. lasiocarpa* Ehrh. – Осоковое болото на берегу р. Тулвы.  
*C. leporina* L. – Около дороги.  
*C. loliacea* L. – Елово-березовый заболоченный лес.  
*C. macroura* Meinsh. – Поляна в смешанном лесу; редкий березняк на склоне.  
*C. muricata* L. – Дубовый лес на склоне; вершина материкового склона р. Тулвы, дубрава.  
*C. nigra* (L.) Reichard – Рочкарный заболоченный луг на опушке леса.  
*C. pallescens* L. – Опушка смешанного леса, на лугу.  
*C. pediformis* С.А. Mey. – Склон южной экспозиции, по правому берегу р. Тулвы; на склоне западной экспозиции, в смешанном лесу.  
*C. pseudocyperus* L. – Галечник на берегу Тулвы.  
*C. rhizina* Blytt ex Lindbl. – На склоне увала, сосново-дубовый лес.  
*C. rhynchophyssa* С.А. Mey. – Заболоченный березово-еловый лес; берег реки.  
*C. riparia* Curt. – Кочкарный заболоченный луг на опушке леса.  
*C. rostrata* Stokes – Островок в старице р. Тулвы, осоковое болото в долине р. Тулвы.  
*C. vesicaria* L. – Правый берег р. Тулвы, осоковое болото.  
*Cyperus fuscus* L. – Берег р. Тулвы.  
*Eleocharis austriaca* Hayek – Галечная отмель в русле р. Тулвы.  
*E. palustris* (L.) Roem. & Schult. – Берег затона р. Тулвы; на илистом берегу старицы р. Тулвы; притеррасное болотце в пойме р. Тулвы; пастбище; 1-я надпойменная терраса р. Тулвы, на лугу.  
*Scirpus lacustris* L. – Старица р. Тулвы, на мелководье.  
*S. sylvaticus* L. – Заболоченный берег р. Тулвы.

**Сем. Dipsacaceae**

- Knautia arvensis* (L.) Coult. – На лугах, у дорог.  
*K. tatarica* (L.) Szabo – Смешанный лес.  
*Succisa pratensis* Moench – Надпойменная терраса; опушка смешанного леса.

**Сем. Dryopteridaceae**

- Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs – Ольшаник; елово-березовый заболоченный лес.

- D. filix-mas* (L.) Schott – Заболоченный редкий ельник; опушка широколиственно-хвойного леса; липово-осиновый лес; сосново-широколиственный лес; смешанный лес на увале.

**Сем. Equisetaceae**

- Equisetum arvense* L. – Пшеничное поле; заболоченный берег р. Тулвы.  
*E. hyemale* L. – Основание склона южной экспозиции, по берегу р. Тулвы; в ольшанике.  
*E. palustre* L. – Около дороги между клеверными полями.  
*E. sylvaticum* L. – Пшеничное поле на вершине материкового склона; поляна в смешанном лесу.

**Сем. Euphorbiaceae**

- Euphorbia microcarpa* Prokh. – Сосново-дубовый лес на склоне к р. Тулве.  
*E. virgata* Waldst. & Kit. – Луга, обочины дорог.

**Сем. Fabaceae**

- Astragalus danicus* Retz. – В сосняке на песке.  
*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova – Опушки, сосновые леса.  
*Lathyrus sylvestris* L. – Луга, опушки, обочины дорог.  
*L. vernus* (L.) Bernh. – Леса разных типов, опушки.  
*Medicago lupulina* L. – Обочины дорог, сорные места.  
*Melilotus albus* Medik. – Обочины дорог.  
*M. officinalis* (L.) Pall. – Луга, обочины.  
*Oxytropis pilosa* (L.) DC. – Сосняк на песках.  
*Trifolium arvense* L. – Залежи; обочины дорог; луга.  
*T. aureum* Poll. – Луга, опушки.  
*T. hybridum* L. – На лугах; у дорог, на залежах.  
*T. medium* L. – В сосняках; в хвойно-широколиственных лесах; на лугах.  
*T. montanum* L. – Поляны в смешанном лесу, разнотравные луга; смешанно-широколиственные леса.  
*T. pratense* L. – На лугах; по обочинам дорог.  
*T. repens* L. – На лугах; на обочинах дорог; на сорных местах.  
*Vicia cracca* L. – На лугах, опушках.  
*V. hirsuta* (L.) S.F. Gray – На залежах; в посевах.  
*V. pisiformis* L. – Основание коренного склона, опушка сосново-дубового леса  
*V. sativa* L. – В посевах, у дорог.  
*V. sepium* L. – На лугах; на залежах; на опушках.  
*V. sylvatica* L. – В лесах; на опушках.  
*V. tenuifolia* Roth – На лугах, опушках, в светлых хвойных лесах.

**Сем. Fagaceae**

- Quercus robur* L. – Широколиственный лес; хвойно-широколиственный лес. Может образовывать чистые заросли, но чаще встречается совместно с другими широколиственными породами и сосной.

**Сем. Fumariaceae**

- Fumaria officinalis* L. – Клеверное поле.

**Сем. *Gentianaceae***

*Gentiana cruciata* L. – На лугах.

**Сем. *Geraniaceae***

*Erodium cicutarium* (L.) L'Her. – На сорных местах; у дорог.

*Geranium pratense* L. – У дорог; на опушках; на влажных лугах.

*G. pseudosibiricum* J. Mayer – В сосновых лесах.

*G. sanguineum* L. – В сосново-дубовых и дубовых лесах; на опушках сосново-дубовых лесов.

*G. sibiricum* L. – У дорог; в лесах разных типов.

*G. sylvaticum* L. – В смешанных лесах, на опушках, по берегам реки.

**Сем. *Hydrocharitaceae***

*Hydrocharis morsus-ranae* L. – Старица у основания склона по берегу р. Тулвы.

**Сем. *Hypericaceae***

*Hypericum maculatum* Crantz – На лугах; в разреженных лесах; на полянах.

*H. perforatum* L. – На лугах; вырубках; полянах.

**Сем. *Hypolepidaceae***

*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn – Смешанные леса на увалах; опушки осинового и смешанного леса.

**Сем. *Juncaceae***

*Juncus ambiguus* Guss. – Галечная отмель в русле р. Тулвы.

*J. articulatus* L. – Галечная отмель в русле р. Тулвы; илистый берег р. Тулвы.

*J. atratus* Krock. – Старица р. Тулвы.

*J. bufonius* L. – Старица р. Тулвы.

*J. compressus* Jacq. – Притеррасное болото в пойме Тулвы, в очень мелкой воде; луг; I надпойменная терраса Тулвы, луг, берег затона; отмель по левому берегу р. Тулвы, на берегу старицы Тулвы.

*J. nastanthus* V.Krecz. & Gontsch. – Берег р. Тулвы.

*Luzula pallescens* Sw. – Луг вдоль дороги; опушка березового леса; заброшенное клеверное поле; опушка смешанного леса.

*L. pilosa* (L.) Willd. – Дубово-сосновый лес на склоне увала.

**Сем. *Juncaginaceae***

*Triglochin palustre* L. – Луг на берегу реки; галечная отмель в русле р. Тулвы.

**Сем. *Lamiaceae***

*Ajuga reptans* L. – В смешанных и широколиственных лесах, по опушкам, полянам.

*Betonica officinalis* L. – На лугах и опушках, в разреженных лесах.

*Dracocephalum ruyschiana* L. – В сосновых редколесьях, на суходольных лугах.

*D. thymiflorum* L. – На лугах, залежах, у дорог.

*Galeopsis bifida* Voenn. – На лугах, залежах, у дорог.

*G. ladanum* L. – На лугах, полях, залежах, у дорог.

*Glechoma hederacea* L. – В ольшаниках, ивняках, на лугах, в редколесьях.

*Lamium album* L. – По обочинам дорог, в широколиственных и смешанных лесах.

*L. amplexicaule* L. – На полях и залежах.

*L. maculatum* (L.) L. – В смешанных и лиственных лесах, на опушках, вырубках.

*Leonurus quinquelobatus* Gilib. – По обочинам дорог, на пастбищах.

*Lycopus europaeus* L. – В пойме Тулвы, на сырых лугах.

*Mentha arvensis* L. – На сырых лугах, по берегам водоемов.

*Nepeta pannonica* L. – По южным луговым склонам.

*Origanum vulgare* L. – На суходольных лугах, опушках, полянах.

*Phlomis tuberosa* L. – По остепненным лугам, в сосновых лесах.

*Prunella vulgaris* L. – На лугах, по опушкам, на залежах.

*Scutellaria galericulata* L. – В пойме Тулвы, на сырых лугах, на низинных болотах.

*Stachys palustris* L. – На сырых лугах, на залежах, по обочинам дорог, берегам водоемов.

*S. sylvatica* L. – В смешанных и широколиственных лесах.

**Сем. *Lemnaceae***

*Lemna minor* L. – Затон в русле р. Тулвы.

*Lemna gibba* L. – Затон в русле р. Тулвы; старицы.

*Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. – Затоны; старицы Тулвы.

**Сем. *Lentibulariaceae***

*Utricularia vulgaris* L. – Старица у основания склона на берегу Тулвы.

**Сем. *Liliaceae***

*Gagea minima* (L.) Ker-Gawl. – В сыром логу между увалами, осинное редколесье; склон увала в смешанном редколесье, ольшаник; редкий сосняк на склоне увала.

*G. granulosa* Turcz. – По днищу лога.

*G. lutea* (L.) Ker-Gawl. – В ольшанике.

*Paris quadrifolia* L. – В хвойно-широколиственных лесах с липой.

*Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce – Южный склон с дубовым лесом.

**Сем. *Linaceae***

*Linum usitatissimum* L. – Овсяное поле.

**Сем. *Lycopodiaceae***

*Lycopodium annotinum* L. – Еловые и смешанные леса.

**Сем. *Lythraceae***

*Lythrum salicaria* L. – По берегам рек и стариц.

**Сем. *Malvaceae***

*Malva pusilla* Smith – На обочинах дорог и сорных местах.

**Сем. *Monotropaceae***

*Hypopitys monotropa* Crantz – В смешанных лесах.

**Сем. *Moraceae***

*Humulus lupulus* L. – Ольшаник по правому берегу р. Тулвы.

**Сем. Onagraceae**

- Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. – По обочинам дорог; на вырубках.  
*Epilobium adenocaulon* Hausskn. – Надпойменная терраса, на земляном валу.  
*E. hirsutum* L. – Заболоченные участки, поймы рек; в ольшаниках.  
*E. montanum* L. – По редколесью, увалы.  
*E. nervosum* Boiss. & Buhse – Пойма. Заросли ольшаника.  
*E. palustre* L. – Сырой осоковый луг, пастбище.  
*E. roseum* Schreb. – В пойме, у ручья.

**Сем. Onocleaceae**

- Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. – Ольшаник; смешанный лес.

**Сем. Orchidaceae**

- Cephalanthera rubra* (L.) Rich. – Правый берег р. Тулвы, склон увала; сосново-дубовый лес.  
*Cypripedium calceolus* L. – Склон южной экспозиции, по правому берегу р. Тулвы; склон увала, оstepненный разнотравно-бобовый луг.  
*Eriactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess. – Увал за Тулвой, злаково-бобовый разнотравный луг.  
*E. helleborine* (L.) Crantz – Сосново-широколиственный лес; сосняк на песке; склон южной экспозиции с дубовым лесом.  
*Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. – Сосново-дубовое редколесье.  
*Listera ovata* (L.) R. Br. – Елово-березовый заболоченный лес.  
*Neottia nidus-avis* (L.) Rich. – Середина правого материкового склона, дубрава.  
*Platanthera bifolia* (L.) Rich. – Материковый берег р. Тулвы; склон увала, редколесье.

**Сем. Orobanchaceae**

- Orobanche pallidiflora* Wimm. & Grab. – На ключевом болоте, в ольшанике.

**Сем. Paeoniaceae**

- Paeonia anomala* L. – Разреженный сосново-дубовый лес с липой.

**Сем. Papaveraceae**

- Chelidonium majus* L. – В ольшанике по берегу реки.  
*Corydalis solida* (L.) Clairv. – Ольшаник, берег старицы, по зарослям ольхи и ивы.

**Сем. Pinaceae**

- Abies sibirica* Ledeb. – Образует смешанные леса, встречается совместно с елью.  
*Picea obovata* Ledeb. – Встречается в широколиственных лесах, образует темнохвойные леса на надпойменной террасе Тулвы.  
*Pinus sylvestris* L. – Основная лесообразующая порода светлохвойных лесов, входит в состав сложных лесов, широко распространена на склонах различной экспозиции.

**Сем. Plantaginaceae**

- Plantago lanceolata* L. На лугах, у дорог.  
*P. major* L. – На лугах, залежах, у дорог.  
*P. media* L. – На лугах, у дорог.  
*P. urvillei* Opiz – По южным луговым склонам.

**Сем. Poaceae**

- Agropyron repens* (L.) Beauv. – Берег р. Тулвы, луг.  
*Agrostis gigantea* Roth – Берег р. Тулвы; луг на берегу р. Тулвы.  
*A. stolonifera* L. – Берег р. Тулвы, луг.  
*A. tenuis* Sibth. – Материковый склон юго-западной экспозиции.  
*Alopecurus aequalis* Sobol. – Берег р. Тулвы, луг возле дороги.  
*Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. – Опушка леса; смешанный лес на водоразделе.  
*B. sylvaticum* (Huds.) Beauv. – Елово-пихтово-осиновый лес.  
*Bromus benekenii* (Lange) Trimen – Широколиственный лес на вершине.  
*B. inermis* Lcyss. – Обочины дорог, луга.  
*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth – Лес на водоразделе.  
*C. epigeios* (L.) Roth – В лиственном колке; обочина дороги, березово-еловый лес.  
*C. phragmitoides* C. Hartm. – Берег реки.  
*Dactylis glomerata* L. – Повсеместно на лугах.  
*Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv. – Берег р. Тулвы; на сорных местах.  
*Festuca gigantea* (L.) Vill. – Ольшаник на берегу р. Тулвы; лог с широколиственным лесом.  
*F. pratensis* Huds. – Повсеместно на лугах.  
*Melica nutans* L. – В хвойно-широколиственных лесах.  
*Phleum phleoides* (L.) Karst. – Склон юго-восточной экспозиции, луг; парковый лес.  
*Ph. pratense* L. – Повсеместно на лугах.  
*Poa annua* L. – Берег р. Тулвы.  
*P. nemoralis* L. – Склон к р. Тулве, с дубовым лесом; вершина правого материкового берега южной экспозиции р. Тулвы, в сосняке.  
*P. palustris* L. – Галечная отмель в русле р. Тулвы.  
*P. pratensis* L. – Повсеместно на лугах.  
*P. trivialis* L. – Долина р. Тулвы.  
*Roegneria canina* (L.) Nevski – Ольшаник на правом берегу р. Тулвы.  
*R. fibrosa* (Schrenk) Nevski – В хвойно-широколиственном лесу.  
*Setaria viridis* (L.) Beauv. – Овсяное поле.

**Сем. Polemoniaceae**

- Polemonium caeruleum* L. – На влажных лугах, по опушкам и полянам.

**Сем. Polygalaceae**

- Polygala comosa* Schkuhr – На лугах, опушках, полянах.  
*P. sibirica* L. – В сосновом редколесье.

**Сем. Polygonaceae**

- Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn. – Овсяное поле.  
*Polygonum amphibium* L. – В русле р. Тулвы, на мелководье.  
*P. neglectum* Bess. = *P. bellardii* All. – Поле за селом, обочина дороги.  
*P. dumetorum* L. – На опушке ольшаника; березово-еловый лес.  
*P. hydropiper* L. – Болотце в долине р. Тулвы.

*P. lapathifolium* L. – Сырые материковые луга; притеррасное болото в пойме Тулвы; заболоченный участок около дороги.

*P. minus* Huds. – Сырые материковые луга.

*P. scabrum* Moench = *P. tomentosum* Schrank – Пшеничное поле на вершине материкового склона.

*Rumex acetosella* L. – Пшеничное поле на вершине материкового склона.

*R. maritimus* L. – Галечная отмель в пойме р. Тулвы.

*R. pseudonatronatus* (Borb.) Borb. ex Murb. – На опушке соснового леса, в понижении.

#### Сем. *Potamogetonaceae*

*Potamogeton berchtoldii* Fieb. – Канавы от притеррасного болота в р. Тулву; старица по берегу р. Тулвы; в русле р. Тулвы.

*P. pectinatus* L. – В р. Тулве; старица у основания склона.

#### Сем. *Primulaceae*

*Androsace filiformis* Retz. – По берегам водоемов, на опушках лесов, у джг.

*A. septentrionalis* L. – Злаково-разнотравный луг, пастбище.

*Lysimachia vulgaris* L. – На влажных лугах; в поймах рек.

*Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb. – На влажных лугах; в поймах рек.

*Trientalis europaea* L. – В лесах разных типов.

#### Сем. *Pyrolaceae*

*Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton – В сосняке на материковом берегу.

*Orthilia secunda* (L.) House – В березово-сосновых лесах.

*Pyrola minor* L. – Смешанные леса.

*P. rotundifolia* L. – Смешанные леса.

#### Сем. *Ranunculaceae*

*Aconitum septentrionale* Koelle – Березово-еловый лес.

*Actaea spicata* L. – В смешанных и широколиственных лесах.

*Anemone altaica* Fisch. ex C.A. Mey. – Опушка смешанного леса; заросли ольхи.

*A. ranunculoides* L. – В ольшаниках, на опушках, по днищам логов.

*Atragene sibirica* L. – Склон по правому берегу р. Тулвы.

*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch – Берег Тулвы.

*B. kauffmannii* (Clerc) V. Krecz. – По берегам водоемов.

*Caltha palustris* L. – В пойме реки; по днищам логов; в местах с избыточным увлажнением.

*Delphinium consolida* L. – Около дороги между клеверными полями.

*D. elatum* L. – Березово-еловый лес.

*Ficaria verna* Huds. – Ольшаник на берегу Тулвы.

*Ranunculus acris* L. – На лугах, опушках, полянах.

*R. polyanthemus* L. – На суходольных лугах, опуш-

ках, полянах, в разреженных сосняках.

*R. subborealis* Tzvel. – Обочина дороги.

*R. repens* L. – По берегам рек и ручьев, на сырых лугах, по влажным обочинам дорог.

*R. sceleratus* L. – Болото в пойме Тулвы; заболоченный участок луга.

*Thalictrum minus* L. – На склоне южной экспозиции.

*Trollius europaeus* L. – Лесная поляна.

#### Сем. *Rhamnaceae*

*Frangula alnus* Mill. – В хвойно-широколиственных лесах, на опушках.

*Rhamnus cathartica* L. – В сосняках, ольшаниках, ивниках.

#### Сем. *Rosaceae*

*Agrimonia eupatoria* L. – Луга, опушки, поляны.

*A. pilosa* Ledeb. – В ольшанике.

*Alchemilla baltica* Sam. ex Juz. – На опушках, вырубках, редколесьях.

*A. gracilis* Opiz – На лугах, у дорог.

*Cerasus fruticosa* Pall. – Сосняк на песке; сосново-дубовый лес.

*Comarum palustre* L. – Притеррасное болото.

*Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt – Сосновый лес; сосново-широколиственный лес.

*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. – Заросли ольхи.

*F. denudata* (J. & C. Presl) Fritsch. – Пойма р. Тулвы, сырой луг.

*Fragaria vesca* L. – Луга, поляны, опушки.

*F. viridis* Duch. – На лугах, опушках, полянах.

*Geum rivale* L. – На опушках, пойменных лугах.

*G. urbanum* L. – Надпойменная терраса, залежь, сосново-широколиственный (дубовый) лес.

*G. × intermedium* Ehrh. – Берега рек, низинные луга.

*Padus avium* Mill. – По берегу Тулвы, в смешанном лесу.

*Potentilla anserina* L. – Берег Тулвы.

*P. argentea* L. – Луг на берегу Тулвы.

*P. erecta* (L.) Raeusch. – Лесная поляна.

*P. goldbachii* Rupr. – Склон лога; пастбище по редколесью.

*P. intermedia* L. – На лугах, по опушкам.

*P. norvegica* L. – У дороги; на сорных местах.

*Rosa majalis* Herrm. – Березово-еловый лес.

*Rubus caesius* L. – Ольшаник по берегу Тулвы.

*R. idaeus* L. – В пойме Тулвы, по зарослям ольхи.

*R. saxatilis* L. – По опушкам; в лесах.

*Sanguisorba officinalis* L. – Опушки, луга, залежи, пастбища.

*Sorbus aucuparia* L. – По опушкам; в лесах разных типов.

#### Сем. *Rubiaceae*

*Asperula odorata* L. – В смешанных и широколиственных лесах.

*A. rivale* Sibth. & Smith – Бугор на заболоченном участке.

*Galium boreale* L. – На опушках, полянах, на лугах.

*G. palustre* L. – Сырые ольховники: берега рек.

*G. uliginosum* L. – Залежи, сырые луга.

#### Сем. *Salicaceae*

*Populus tremula* L. – Склон увала.

*Salix caprea* L. – На вершине склона; берег реки.

*S. cinerea* L. – Суходольные нивяниковые луга среди смешанного леса; заросли ольхи и ивы; поляна в смешанном лесу.

*S. dasyclados* Wimm. – Сырой луг; берег реки; ольшаник в старице реки.

*S. myrsinifolia* Salisb. – Пойма р. Тулвы; опушка смешанного леса; сырые луга; опушка смешанного леса; заболоченный ольшаник.

*S. triandra* L. – Сырые луга; ольшаник в русле реки; пойма; ольшаник на острове в русле реки.

*S. viminalis* L. – Сырые луга; берег реки; ольшаник на островке в русле реки; сырые луга; ольшаник.

#### Сем. *Saxifragaceae*

*Chrysosplenium alternifolium* L. – Сырой ложок с осиновым редколесьем, в понижении; по дну лога, в ольшанике.

*Ribes nigrum* L. – На дне оврага.

#### Сем. *Scrophulariaceae*

*Euphrasia brevipila* Burn. & Grenli – На суходольных лугах, опушках, полянах.

*E. fennica* Kihlm. – На пойменных лугах, у дорог.

*E. stricta* D. Wolff ex J.F. Lehm. – На суходольном лугу.

*Limosella aquatica* L. – По берегам реки.

*Linaria vulgaris* Mill. – На лугах, полях, у дорог, на залежах.

*Melampyrum cristatum* L. – На суходольных лугах.

*M. pratense* L. – В разных типах лесов, на опушках.

*Odontites vulgaris* Moench – На лугах, на залежах, у дорог.

*Rhinanthus vernalis* (N. Zing.) Schischk. & Serg. – На лугах, опушках, полянах.

*Scrophularia nodosa* L. – В пойме р. Тулвы, в смешанных и лиственных лесах.

*Verbascum nigrum* L. – По сухим южным склонам; в сосновых лесах.

*V. thapsus* L. – На суходольных склонах сосняков, по опушкам.

*Veronica anagallis-aquatica* L. – В ольшаниках, по берегам различных водоемов.

*V. arvensis* L. – На полях, на залежах.

*V. beccabunga* L. – По берегам водоемов, на влажных лугах.

*V. longifolia* L. – По берегам водоемов, по обочинам дорог.

*V. officinalis* L. – В различных типах лесов.

*V. serpyllifolia* L. – На залежах, в смешанных и лиственных лесах; на лугах.

*V. spicata* L. – В сосновых лесах, на опушках.

#### Сем. *Solanaceae*

*N. niger* L. – Обочина дороги.

*Solanum dulcamara* L. – В ивниках и ольшаниках в пойме Тулвы.

#### Сем. *Sparganiaceae*

*Sparganium emersum* Rehm. – Старицы, затоны Тулвы.

*S. microcarpum* (Neum.) Raunk. – Затоны и старицы р. Тулвы в стоячей воде.

#### Сем. *Tiliaceae*

*Tilia cordata* Mill. – Основная лесообразующая порода широколиственных лесов.

#### Сем. *Thelypteridiaceae*

*Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt – Елово-березовый заболоченный лес.

#### Сем. *Thymelaeaceae*

*Daphne mezereum* L. – В смешанных и лиственных лесах.

#### Сем. *Typhaceae*

*Typha latifolia* L. – Берега стариц; заболоченные обочины дорог; затоны, каналы.

#### Сем. *Ulmaceae*

*Ulmus laevis* Pall. – Поймы рек, ольшаники; смешанные леса.

#### Сем. *Urticaceae*

*Urtica dioica* L. – В пойме реки, в ольшаниках; в логах. Обыкновенно.

*U. galeopsifolia* Wierzb. ex Opiz – Участок заболоченного ельника, редколесье.

*U. urens* L. – У дорог, на сорных местах.

#### Сем. *Valerianaceae*

*Valeriana officinalis* L. – В пойме Тулвы, на сырых лугах, на полянах.

#### Сем. *Violaceae*

*Viola arenaria* DC. – На опушках; на лугах.

*V. epipsila* Ledeb. – В сограх; на лугах; на опушках.

*V. hirta* L. – В широколиственных и смешанных лесах; на опушках, полянах и лугах.

*V. mirabilis* L. – В широколиственных и смешанных лесах; в редколесьях; на опушках, полянах.

*V. selkirkii* Pursh ex Goldie – В смешанных лесах, на полянах, опушках.

*V. tricolor* L. – На лугах, полях, у дорог.

## Анализ флоры

На территории ООПТ «Сарашевские дубравы» нами зарегистрировано 449 видов сосудистых растений, относящихся к 257 родам и 79 семействам. Несмотря на то, что площадь этой ООПТ заметно меньше площади локальной флоры [Юрцев, Камелин, 1991], полученные нами цифры свидетельствуют о достаточно высоком уровне флористического богатства. Систематический состав флоры представлен в табл. 1.

Покрытосеменные – наиболее крупный отдел, на его долю приходится 96.4% общего количества видов, голосеменных – 0.9%, папоротниковидные составляют 1.6%, хвощевидные – 0.9% и плауновидные – 0.2%. Основу флоры составляют покрытосеменные растения, среди которых преобладают двудольные.

Головная часть семейственного спектра поме-

шена в табл. 2. Десять наиболее крупных по числу видов семейств включают 229 видов, что составляет 51% всех видов флоры. Наиболее многочис-

ленны во флоре одно- и двувидовые семейства, таких семейств насчитывается 44.

Таблица 1

## Систематический состав флоры ООПТ «Сарашевские дубравы»

Таксон	Число видов	% общего числа видов
Lycopodiophyta	1	0,2
Equisetophyta	4	0,9
Polypodiophyta	7	1,6
Pinophyta	4	0,9
Magnoliophyta	433	96,4
в том числе:		
Liliopsida	87	19,3
Magnoliopsida	346	77,1
Всего	449	100

Таблица 2

## Головная часть семейственного спектра флоры ООПТ «Сарашевские дубравы»

Место семейства	Семейство	Число видов	Число родов
1	<i>Asteraceae</i>	52	32
2-4	<i>Poaceae</i>	27	14
2-4	<i>Rosaceae</i>	27	14
2-4	<i>Cyperaceae</i>	27	4
5	<i>Fabaceae</i>	22	8
6-7	<i>Lamiaceae</i>	20	15
6-7	<i>Caryophyllaceae</i>	20	13
8-9	<i>Brassicaceae</i>	19	16
8-9	<i>Scrophulariaceae</i>	19	9
10	<i>Ranunculaceae</i>	18	11
11	<i>Apiaceae</i>	14	14
12	<i>Boraginaceae</i>	13	6
13	<i>Polygonaceae</i>	11	3
14-16	<i>Juncaceae</i>	8	2
14-16	<i>Orchidaceae</i>	8	7
14-16	<i>Campanulaceae</i>	8	2

Порядок расположения семейств в головной части спектра свидетельствует скорее о широколиственно-лесном, а отнюдь не таежном характере флоры.

Ведущими родами флоры являются *Carex* (23 вида), *Polygonum*, *Trifolium*, *Vicia*, *Veronica*, *Campanula* (по 7 видов), *Juncus*, *Salix*, *Potentilla*, *Epilobium*, *Viola* (по 6 видов), *Poa*, *Ranunculus*, *Stellaria*, *Geranium*, *Myosotis* (по 5 видов).

На территории охраняемого природного ландшафта «Сарашевские дубравы» насчитывается большое количество редких и подлежащих охране растений.

Виды Красной книги РФ [2008]:

*Cephalanthera rubra* L. (Rich.) (III категория редкости). Впервые обнаружен в 1969 г. в сосново-дубовом лесу Ф. Подвицовой, Л. Шарковой. Состояние популяции не изучено.

*Cypripedium calceolus* L. (III категория редкости). Впервые обнаружен в 1969 г. на остепненном разнотравно-бобовом лугу на склоне увала юго-восточной экспозиции Ф. Подвицовой, Л. Шарковой. Состояние популяции не изучено.

Виды, занесенные в Красную книгу Пермского края [2008]:

*Sanicula uralensis* Kleop. ex Kam., Chubarov et Schmakov (II категория редкости). Подлесник уральский впервые обнаружен на территории ООПТ «Сарашевские дубравы» в 1968 г. А.М. Овесновым в широколиственном лесу за Тулвой. Повторно данный вид не был обнаружен. Состояние популяции вида не изучено.

*Geranium sanguineum* L. (III категория редкости). Герань кроваво-красная впервые была обнаружена в 1968 г. А.М. Овесновым в сосново-дубовом лесу по склону южной экспозиции к р.

Тулве. Позднее отмечалась различными коллекторами и в других биотопах. С 2006 г. ведется мониторинг ценопопуляции герани кроваво-красной, произрастающей в наиболее подверженном антропогенному влиянию месте – в непосредственной близости от пастбища, в основании склона сосново-дубового леса, где герань произрастает совместно с орляком обыкновенным. Ценопопуляция многочисленная, стабильная.

*Adenophora lilifolia* (L.) DC. (III категория редкости). Бубенчик лилиелистный впервые обнаружен на территории ООПТ в 1976 г. на склоне восточной экспозиции материкового берега р. Тулвы, в лиственном лесу С.А. Овесновым, Н. Быстрых, Т. Поляковой. Состояние популяции не изучено.

*Neottia nidus-avis* (L.) Rich. (III категория редкости). Гнездовка настоящая впервые найдена в Сарашевских дубравах в 1969 г. в мелколиственном лесу на увале за Тулвой. Ф. Подвинцевой, Л. Шарковой. Ценопопуляция малочисленная, относительно стабильная.

Виды Приложения к Красной книге Пермского края [2008]:

*Epipactis atrorubens*, *E. helleborine* *Platanthera bifolia*, *Vicia pisiformis*, *Cicerbita uralensis*, *Knautia tatarica*, *Quercus robur*, *Listera ovata*, *Gymnadenia conopsea*, *Paeonia anomala*, *Polygala sibirica*, *Cerasus fruticosa*. Состояние большинства популяций данных видов не изучено.

### Заключение

Флора охраняемого природного ландшафта «Сарашевские дубравы» достаточно богата, разнообразна и может быть охарактеризована как широколиственно-лесная. Она включает 2 вида, занесенных в Красную книгу Российской Федерации, 4 – в Красную книгу Пермского края и 12 – в Приложение к ней. В совокупности это свидетельствует о целесообразности сохранения этой территории в качестве ООПТ.

### Библиографический список

Данилова М.М. Леса южных районов Пермской области // Учен. зап. / Перм. ун-т. 1955. Т. 7, вып. 3. С. 159–170.

Данилова М.М. Леса с широколиственными породами в условиях Пермской области // Учен. зап. / Перм. ун-т. 1962. Т. 22, вып. 4. С. 62–70.

Егорова Т.В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.; Сент-Луис: Санкт-Петербургская ГХФА; Минсургский ботанический сад, 1999. 772 с.

Иллюстрированный определитель растений Пермского края / С.А. Овеснов, Е.Г. Ефимик, Т.В. Козьминных и др.; под ред. С.А. Овеснова. Пермь: Кн. мир, 2007. 743 с.

Керженцев Н.И., Аникина Э.Э. Список памятников природы Пермской области // Охрана природы на Урале. Свердловск, 1960. Вып. 1. С. 167–171.

Красная книга Пермского края / науч. ред. А.И. Шепель. Пермь: Кн. мир, 2008. 256 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Министерство природных ресурсов и экологии РФ; Федеральная служба по надзору в сфере природопользования; РАН; Российское ботаническое общество; МГУ им. М. В. Ломоносова; Гл. редкол.: Ю.П. Трутнев и др.; Сост. Р.В. Камелин и др. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 885 с.

Овеснов С.А. Конспект флоры юга Пермской области (в пределах Тулвинской возвышенности) / Перм. ун-т. Пермь, 1983а. 69 с. Деп. в ВИНТИ 09.09.83, № 5152-83 Деп.

Овеснов С.А. Район хвойно-широколиственных лесов // Памятники природы Пермской области. Пермь, 1983б. С. 82–87.

Особо охраняемые природные территории Пермской области: Реестр / отв. ред. С.А. Овеснов. Пермь: Кн. мир, 2002. 464 с.

Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья, 1996–2004. Т. 9–11.

Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1974–1989. Т. 1–8.

Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики: учеб. пособие по спецкурсу / Перм. ун-т. Пермь, 1991. 80 с.

### References

- Danilova M.M. [The forests of southern areas of the Perm region]. *Učenyje zapiski Permskogo universiteta*, 1955, V. 7, iss. 3, pp. 159–170. (In Russ.)
- Danilova M.M. [Forests with broad-leaved species in the Perm region]. *Učenyje zapiski Permskogo universiteta*, 1962, V. 22, iss. 4, pp. 62–70. (In Russ.)
- Egorova T.V. The sedges (*Carex* L.) of Russia and adjacent states (within the limits of the former USSR). St.Petersburg, St. Petersburg Chemical-Pharmaceutical Academy Press; Saint-Louis, Missouri Botanical Garden Press, 1999. 772 p.
- Flora Vostočnoj Evropy* [Flora of Eastern Europe]. St.Petersburg, Mir i sem'ja Publ., 1996–2004. V. 9–11. (In Russ.)
- Flora evropejskoj časti SSSR* [Flora of the European part of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1974–1989. V. 1–8. (In Russ.)
- Kerzhentsev N.I., Anikina E.E. [The list of natural monuments of the Perm region]. *Ochrama prirody na Urale* [Protection of nature in the Urals]. Sverdlovsk, 1960, iss. 1, pp. 167–171. (In Russ.)
- Ovesnov S.A. *Konspekt flory juga Permskoj oblasti* [Synopsis of flora of the South of the Perm region (within Tulvinskogo hill)]. Perm, 1983a. 69 p.



- Dep. v VINITI 09.09.83, № 5152-83Dep. (In Russ.)
- Ovesnov S.A. [The area of coniferous-broadleaved forests]. *Pamjatniki prirody Permskoj oblasti* [The monuments of natural of the Perm region]. Perm, 1983b, pp. 82–87. (In Russ.)
- Ovesnov S.A., ed. *Osobo ochranjaemye prirodnye territorii Permskoj oblasti* [Specially protected natural territories of Perm region: the Registry]. Perm, Knizhnyi Mir Publ., 2002. 464 p. (In Russ.)
- Ovesnov S.A., ed. *Illustrirovannyj opredelitel' rastenij Permskogo kraja* [Illustrated Key of Plants of Perm Region]. Perm, Knizhnyi Mir Publ., 2007. 742 p. (In Russ.)
- Red book of Russian Federation (plants and fungi). Moscow, Tovariščestvo naučnyh izdanij KMK Publ., 2008. 885 p. (In Russ.)
- Shepel A.I., ed. *Krasnaja kniga Permskogo kraja* [Red Book of the Perm region]. Perm, Knizhnyj mir Publ., 2008. 255 p. (In Russ.)
- Tzvelev N.N. *Zlaki SSSR* [Cereals of the USSR]. St.Petersburg, Nauka Publ., 1976. 788 p. (In Russ.)
- Yurtzev B.A., Kamelin R.V. *Osnovnye ponjatija i terminy floristiki* [Basic concepts and terminology of floristry]. Perm, Perm State University Press, 1991. 80 p. (In Russ.)

Поступила в редакцию 25.11.2015

#### Об авторах

Ефимик Елена Герасимовна, кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и генетики растений  
ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»  
614990, Пермь, ул. Букирева, 15;  
efimik.elena@mail.ru; (342)2396233

Овеснов Сергей Александрович, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники и генетики растений  
ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»  
614990, Пермь, ул. Букирева, 15;  
ovesnovsa@yandex.ru; (342)2396233

#### About the authors

Efimik Elena Gerasimovna, candidate of biology, associate professor of the Department of botany and genetic of plants  
Perm State University, 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; efimik.elena@mail.ru;  
(342)2396233

Ovesnov Sergey Aleksandrovich, doctor of biology, professor of the Department of botany and genetic of plants  
Perm State University; 614990, Russia, Perm, Bukirev str., 15; ovesnovsa@yandex.ru;  
(342)2396233

УДК 581.93(470.53)

Н. А. Молганова<sup>а</sup>, С. А. Овеснов<sup>б</sup>

<sup>а</sup> Пермская государственная сельскохозяйственная академия им. академика Д.Н. Прянишникова, Пермь, Россия

<sup>б</sup> Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

## ДЕРЕВЬЯ И КУСТАРНИКИ СКВЕРОВ ДЗЕРЖИНСКОГО И МОТОВИЛИХИНСКОГО РАЙОНОВ Г. ПЕРМИ

Проведенное в 2014–2015 гг. обследование видового состава скверов, садов и бульваров (всего 30 объектов) Дзержинского и Мотовилихинского районов г. Перми показало, что видовое разнообразие древесно-кустарниковых растений у половины из них невелико – менее 20 видов. У 15 объектов число видов превысило 20. В результате обследования скверов Дзержинского района было найдено 93 вида и гибридных таксона из 25 родов и 18 семейств, в Мотовилихинском районе – 101 вид и гибридный таксон из 22 родов и 17 семейств, а в обоих районах – 121 вид, 50 родов, 18 семейств. Более половины всех видов (54%) относятся к 2 семействам (*Rosaceae* – 35% и *Salicaceae* – 19%). Довольно многочисленными являются семейства *Pinaceae* (9 видов) и *Oleaceae* (7 видов). Деревьев из общего числа видов – 60, кустарников и полукустарников – 46, растений с непостоянной биоморфой – 15. Нами было обнаружено 8 таксонов, не отмечавшихся ранее для дендрофлоры Перми (*Rosa davurica* Pall., *Rosa microdenia* Mironova, *Rosa tschatyrdagi* Chshan., *Populus moscowiensis* R.I. Schroed., *Salix reichardtii* A.Kern., *Salix stipularis* Sm., *Tilia × vulgaris* Hayne, *Tilia europaea* L.). Проведенные исследования скверов Ленинского, Дзержинского, Мотовилихинского районов выявили наличие в них 135 видов и гибридных таксонов из 51 рода и 18 семейств.

**Ключевые слова:** дендрофлора; скверы; Пермь.

N. A. Molganova<sup>а</sup>, S. A. Ovesnov<sup>б</sup>

<sup>а</sup> Perm State Agricultural Academy by academician D.N. Pryanishnikov, Perm, Russia Federation

<sup>б</sup> Perm State University, Perm, Russia Federation

## TREES AND SHRUBS OF THE SQUARES DZERZHINSKY AND MOTOVILIKHINSKY DISTRICTS OF PERM

Conducted in 2014–2015, examination of the species composition of parks, gardens and boulevards (30 property) Dzerzhinsky and Motovilikhinsky districts of Perm showed that species diversity of trees and shrubs, half of them small – less than 20 species. 15 objects, the number of species exceeded 20. The survey squares Dzerzhinsky district was found 93 species and hybrid taxa from 25 genera and 18 families, in the Motovilikhinsky district 101 species and hybrid taxa from 22 genera and 17 families, and in both areas 121 species, 50 genera, 18 families. More than half of all species (54%) belong to 2 families (*Rosaceae* – 35%, and *Salicaceae* – 19%). Quite numerous are the *Pinaceae* family (9 species) and *Oleaceae* (7 species). Trees from the total number of species – 60, shrubs and subshrubs – 46, plants with non-permanent biormorphs – 15. We have found 8 taxa, not previously observed for the dendroflora Perm (*Rosa davurica* Pall., *Rosa microdenia* Mironova, *Rosa tschatyrdagi* Chshan., *Populus moscowiensis* R. I. Schroed., *Salix reichardtii* A. Kern., *Salix stipularis* Sm., *Tilia × vulgaris* Hayne, *Tilia europaea* L.). Conducted research of public spaces (squares Lenin, Dzerzhinsky, Motovilikhinsky districts) revealed the presence of 135 species and hybrid taxa from 51 genera and 18 families.

**Key words:** dendroflora; squares; Perm.

В 2013 г. авторы начали работу по изучению видового состава скверов города. В 2014 г. вышла публикация по видовому составу скверов Ленинского района [Молганова, Овеснов, 2014]. Настоящая статья посвящена изучению древесных растений скверов Дзержинского и Мотовилихин-

ского районов.

Таким образом, оказались изучены 3 центральных района Перми, население которых составляет почти одну треть общегородского. В трех изученных районах по данным сайта администрации Перми [Перечень парков...] сейчас находится 50

официально зарегистрированных мест общего пользования, что составляет половину всех садов, скверов и парков города.

В Дзержинском и Мотовилихинском районах, рассмотренных в данной статье, имеется 27 территорий, находящихся на балансе города. В Дзержинском районе их 12, из которых нами было обследовано 11 (Парк культуры и отдыха «Балатово» изучен ранее при исследовании деревьев и кустарников Черняевского леса [Молганова, 2013]). В Мотовилихинском районе на «балансе города» находится 16 скверов и парков. Кроме них в районе были обследованы скверы «Парад планет», «Пионерский» и Центральный парк культуры и отдыха им. Свердлова, которые не включены в официальный перечень.

### История создания скверов

Ещё во времена Карла Модераха [Молганова, Овеснов, 2014] породному составу зеленых насаждений Перми придавалось большое значение. Именно он был первым чиновником, который на административном уровне начал регулировать видовой состав деревьев в озеленении. С этого времени история озеленения проходила разные этапы. В разные годы те или иные виды древесных растений в массе появлялись на улицах города, а некоторые (например, тополь) вырубались из-за недостаточной перспективности, а потом рассаживались вновь. Изучение таксономического состава древесных растений скверов и парков города имеет историческое и практическое значение.

История создания скверов данных районов началась с конца XIX в. с Райского сада, еще 2 сквера было заложено в 30-е гг. XX в. (скверы у Дома специалистов и им. Борцов революции около Музея-Диорамы). В 50–60-е гг. в момент активной застройки города было создано 8 скверов (7 в Мотовилихе, кроме того, Сквер им. Дзержинского), а в 70–80-е гг. появилось еще 6 (4 в Дзержинском и 2 в Мотовилихинском районах). Три сквера было создано уже в XXI в. В отношении 10 территорий сведений о моменте создания не было найдено, или они были противоречивыми и выглядели малодостоверными.

### ДЗЕРЖИНСКИЙ РАЙОН

1. Сквер Сад им. 250-летия г. Перми состоит из двух частей. Первая – между ул. Ленина и ул. Окулова до трамвайных путей, вторая – угол ул. Окулова и ул. Петропавловской до ул. Ленина<sup>1</sup>. Сквер появился на месте сильно заболоченного

участка, занятого березняком и кустарниковыми зарослями ив. Здесь, рядом с местом современного разветвления трамвайных путей, был мелкий водоем, на котором проводились занятия с детьми из судомодельного кружка.

Как пишет В. Семянников [Семянников] сквер был разбит в 1973 г., и в нем установлена трёхгранная стела (архитектор К. М. Собакин). Первая часть сквера называется в народе Парк Камней, благодаря размещенной коллекции камней. Кафедра минералогии геологического факультета ПГНИУ в 70-е гг. установила камни как экспонаты с табличками-описаниями. Таблички со временем были утрачены, часть камней демонтирована [Парк камней остался без камней ...].

Осенью 2014 г. была посажена Аллея Пермского края. «На аллее высажены деревья и кустарники, которые характерны для разных районов Пермского края» [Старкова, 2014].

2. Сквер по ул. Сергея Есенина расположен между домами по ул. С. Есенина, 5/2 и ул. Маяковского, 33/1. Этот участок земли начал осваиваться в начале 1930-х гг. за счет строительства казенных домов барачного типа и частных деревянных домов. Дома по адресу ул. С. Есенина, 5/2 и ул. Маяковского, 33/1 появились в начале 1990-х гг. Благоустройству улиц здесь никогда не придавали значения, а озеленение в основном носило частный и случайный характер. Дома щедро окружала естественная растительность, но собственного сквера в Заостровке не было. Для его создания послужила придомовая территория. Сквер был заложен по инициативе руководства лесокомбината [Кисляничина, 2013] в 2006 г. в честь Дня Победы и получил неофициальное название Сквер воспоминаний. В 2007 г. там появился памятник погибшим воинам лесокомбината «Красный Октябрь». В благоустройстве и озеленении территории принимают участие Мостоотряд №123, лесокомбинат «Красный Октябрь», завод силикатных панелей и местные депутаты [Семянников].

3. Сквер по улице Екатерининской 220 с откосами (от ул. Хохрякова вдоль дома по ул. Екатерининской, 220) находится на месте существовавшего там в XIX в. Пермского Успенского женского монастыря (основан в 1875 г.). До строительства монастыря здесь были сосновые леса [Семянников]. В начале XX в. все здания монастыря, кроме храма Казанской иконы Божьей Матери (1908 г.), были разрушены. А здание храма было передано в 1921–1922 гг. Пермскому государственному музею и Художественной галерее [История обители ...].

Сквер с одной стороны примыкает к террито-

<sup>1</sup> Здесь и далее названия и границы территорий приведены в соответствии с Перечнем парков, скверов и садов сайта администрации Перми [Перечень парков...]

рин сохранившегося храма, а с другой – граничит с жилым 6-этажным домом по ул. Екатерининская, 220 (1976 г.).

**4. Сквер по ул. Екатерининской** (ул. Екатерининская между АЗС и зданием по ул. Екатерининской, 177) возник на месте пустыря и долгое время был малоблагоустроенным. Обустройство территории было проведено в 2008–2009 гг. Тогда здесь был построен современный бетонный Экстрим-парк [В год 285-летия ...]. В это же время было построено здание Арбитражного суда Пермского по адресу ул. Екатерининская, 177.

Его «общественная зона – как пишет Первый пермский правовой [Первый пермский...] портал – удачно сопряжена с городским сквером, обеспечивающим дополнительное озеленение территории и зону отдыха суда».

**5. Сквер на улице Таврической** (территория вдоль домов по ул. Челюскинцев, 13 и ул. Таврической, 20, 22 до ул. Мильчакова) – единственный официальный сквер микрорайона Старый Пловский, который начал застраиваться в 1930 гг.

Реконструкция благоустройства проведена в 2014 г., а в 2015 г. начались работы по созданию системы освещения сквера [Шевякова].

**6. Сквер по ул. Алтайской** находится на углу ул. Алтайской и ул. 9-го Января. В нем стоит памятник рабочим завода «Красный Октябрь», погибшим в Великой Отечественной войне.

**7. Сквер на ул. Вавилова**, находится напротив дома, который был введен в эксплуатацию в 1970 г. Долгое время часть перед домом была заасфальтирована и использовалась для нужд военного комиссариата по Дзержинскому району. Затем территория была озеленена. Последнее озеленение состоялось в 2012 г. – в сквере были посажены яблони и рябины, живая изгородь из 300 кустов боярышника [Березина].

**8. Сквер им. Олега Новоселова** (ул. Хохрякова между ул. Окулова и ул. Петропавловской) возник на месте поймы и русла р. Пермьки, которая была заключена в трубу. В конце 1970-х гг. было построено здание общежития ПГУ, рядом появилась дорога. В. Семянников пишет [Семянников], что в 1980 г., в честь 35-летия Победы, студенты и преподаватели-ветераны войны ПГУ заложили березовую аллею. Она протянулась от трамвайной остановки Улица Хохрякова к перекрестку ул. Окулова и Орджоникидзе.

В 2005 г. при участии пермских музыкантов и журналистов была благоустроена и озеленена территория, примыкающая к ул. Петропавловской.

Скверу присвоили имя музыканта и продюсера Олега Новоселова. В 2007 г. в нем открыли памятную доску с барельефом, посвященную музыканту [Семянников].

**9. Сквер им. Дзержинского** (угол ул. Ленина и ул. Екатерининской). В 1960-е – нач. 70-х гг. это место называлось дендрологический сад им. Гайдара (рядом была улица и площадь Гайдара) [Семянников]. Территория парка была заметно ниже уровня примыкающих улиц и была довольно густо озеленена различными деревьями и кустарниками. Затем здесь были проведены земельные работы, поверхность сквера была поднята до уровня окружающих улиц.

В 1970-е гг. велась реконструкция сквера. Бюст Ф. Э. Дзержинского был установлен в 1977 г., а современное название сквер стал носить с 1984 г. [Семянников].

Очередная реконструкция проводилась здесь в 2009–2010 гг., и она затрагивала благоустройство: восстановление фонтана, освещения, замену дорожно-тропиночного покрытия, бордюрного камня, установку новых скамей, ограждений, вазонов и др. Реконструкция озеленения коснулась цветников. Кроме того, были посажены кустарники. Завершен монтаж новых декоративных чугунных ограждений по периметру сквера [Дылдина].

**10. Бульвар по проспекту Парковый** (от ул. Зои Космодемьянской до ул. Куфонина) приобрел центральное осевое положение в середине 1970-х гг. после детальной перепланировки микрорайона Парковый, сделанной архитекторами А.П. Загородниковым и И.А. Плотниковой [Семянников].

В октябре 2012 г. в рамках массовой городской акции здесь высадили 50 яблонь [В Дзержинском...].

**11. Сквер у здания по ул. Локомотивной, 1** (пересечение ул. Энгельса и ул. Локомотивной) возник после постройки ДК железнодорожников в 1956 г. [Российские железные...].

## МОТОВИЛИХИНСКИЙ РАЙОН

**12, 13. Бульвар по ул. Крупской от ул. Макаренко до ул. Ушинского и Бульвар по ул. Крупской от ул. Дружбы до ул. Макаренко** был заложен в 1952 г., застройка улицы-проспекта началась с возведения первого семидесятиквартирного дома в 1957 г. Позднее на бульваре было запрещено автомобильное движение, и он стал пешеходным.

**14. Сквер у ДК им. Ленина** был разбит после строительства здания Дворца культуры по адресу ул. Уральская, 93 в 1963 г.

В 1971 г. в сквере установили бюст В.И. Ленина (скульпторы Н.Н. Клиндухов и Л.В. Присяжнюк, архитектор В.Б. Ольшанская).

15. **Сквер Сад на Северной дамбе с содержанием панно на откосе** (ул. Уральская от путепровода до ул. Крупской и откос на нечетной стороне) находится в основном на территории, примыкающей к домам по ул. Уральская 115 и 116, которые были построены в конце 1950-х – начале 1960-х гг. [Управляющая Компания...]. Его территория простирается до монумента «Пушка» (122 миллиметровая пушка, собранная работниками Мотовилихинского завода в 1943 г.), установленного в 1980 г.

16. **Сквер у Дома Специалистов** напротив домов по ул. Уральская, 87 (Дом Специалистов) и ул. Уральская, 91. Дом Специалистов построен в 1935 г. для инженерно-технических работников Мотовилихинских заводов. Перед домом разбили сквер по проекту архитектора К.Г. Кривошечкина [Семянников].

17. **Сквер им. Р. Землячки** (ул. Розалии Землячки между ул. Уральской и ул. Лебедева) был заложен на месте гаража аэропорта в конце 1950-х гг. [Семянников]. Центр композиции его – фонтан с львиными мордами. Все элементы благоустройства сквера находятся в крайне плачевном состоянии. Управление внешнего благоустройства Администрации Перми сообщает, что капитальный ремонт сквера намечен на 2016–2017 гг. [Караксина].

18. **Сквер «Парад планет»** не значится в официальном перечне городских скверов, но является им в соответствии с классическим определением в литературе. В.А. Горохов [1991] пишет, что скверы – это «небольшие озелененные участки (от 0,2 до 2,5 га), предназначенные для кратковременного отдыха, прогулок, транзитного движения пешеходов, художественно-декоративного оформления площадей и улиц».

Его территория состоит из двух частей. Одна часть окружает с трёх сторон здание планетария, а вторая – находится перед домами по адресам ул. Уральская 114 и 116. Территория сквера возникла при строительстве Северной дамбы в 1950-е гг. и домов рядом, которые были введены в эксплуатацию в 1959 г [Семянников]. Здание планетария появилось позже, в 1967 г. [О Планетарии].

В 2012 г. рядом с планетарием была построена смотровая площадка и вместе с этим выполнена реконструкция элементов благоустройства [Нигматулина].

19. **ЦПКиО** (Центральный парк культуры и отдыха) не включен в официальный реестр. Он находится на месте несуществующего сейчас Мотовилихинского кладбища. Позже на этом месте было первое в Перми капитальное здание цирка. Потом в пределах ул. Уральской, Садовой, Циолковского и Грачева был посажен сквер Рабочего поселка. В 1985 г. здесь появились скульптура воина-победителя (скульптор В.М. Клыков) и бетонная стела, с именами рабочих завода, погибших на фронте в Великую Отечественную войну (архитектор Т. Селиджанов). Сам сквер подвергся реконструкции по проекту ОКСа завода им. Ленина (автор Ставицкая). Была проведена подеревная съемка, подготовлены проектные предложения по существующим зеленым насаждениям. Неподалеку от мемориального комплекса на развилке ул. Уральской и Свердлова в 2007 г. был установлен поклонный крест. Семиметровый крест из желтого металла воздвигнут в память о жителях Мотовилихи, погибших в Великую Отечественную войну, а также за Родину в наше время [Сквер в Рабочем поселке].

20. **Бульвар по ул. Дружбы** (от площади Дружбы до ул. Тургенева) появился в 1958 г. по решению городского исполкома.

В 1988 г. на площади, которая венчает бульвар, установлен бронзовый памятник Н.Г. Славянову по случаю 100-летия изобретателя (скульптор А.А. Уральский и архитектор С.И. Тарасов) [Семянников].

21. **Сквер на площади Дружбы** (от бульвара Гагарина до площади Дружбы) появился в 1988 г. благодаря журналистам Дома печати, которые посадили аллею у здания редакции и издательства газеты «Звезда». Само здание построено на месте картофельных полей в 1968 г. Вокруг аллеи появилось открытое пространство, занятое газоном. В 1988 г. была предпринята попытка занять это место под автозаправочную станцию. Благодаря активности общественности эти намерения были пресечены. Администрация Мотовилихинского района приняла решение о сохранении сквера [Семянников].

22. **Сквер им. Ю.А. Гагарина** появился на углу пересечения бульвара Гагарина и ул. Старцева на уже озелененной и благоустроенной территории. В 2011 г. проведена реконструкция, высажены деревья и кустарники, появились газон, цветники [Ситдикова].

23. **Сад им. Свердлова** (угол ул. Соликамской и ул. 1905 года), так называемый Райский сад, воз-

ник в 1865 г. на месте закрывшегося Мотовилихинского медеплавильного завода. На месте его корпусов появился парк, засаженный тополями. В конце XIX в. здесь стояли часовня и театр. В 1930-е гг. это место получило название Сад Я.М. Свердлова [Семянников].

В 2008–2009 гг. в саду произвели санитарную прочистку зеленых насаждений, водоотводящего канала Мотовилихинского пруда, были установлены лавочки, урны. Несколько лип плохо вписывались в задуманный проект, так как росли прямо на площадках, предназначенных под плиточное покрытие. Растения были сохранены, но их корневая система закрыта плиточным покрытием. При этом у растений оставлены очень небольшие приствольные круги, что сразу же сказалось на их санитарном состоянии. В саду можно увидеть 2 скульптурные композиции «Скорбящий ньюфаундленд» (1995) и ангел из натурального камня (история создания неизвестна).

**24. Сквер журналистов** (ул. Уинская между ул. Пушкарской и Юрша (четная сторона)) создан в 2005 г. по инициативе «Урал-Информ ТВ»; на газоне журналисты самых разных изданий посадили аллею из ив [Семянников].

Благоустройство было выполнено только в 2013 г.: проложены дорожки, организована детская площадка. Проведена посадка 90 лип [Старкова].

**26. Сквер им. Борцов Революции** находится на вершине горы Вышка. Здесь с 1929 по 1975 гг. проведены захоронения участников первой русской революции. В 1932 г. рядом с надгробьями воздвигнут памятник Революции 1905 г., в который вмонтирован артиллерийский снаряд с прахом революционера С.А. Звонарева. В 1963 г. у памятника появился огонь Вечной Славы от первой мартемовской печи Мотовилихинского завода. В 1970 г. на горе построено здание Музея-Диорамы «Декабрьское вооруженное восстание 1905 г. в Мотовилихе». Вокруг этих исторических сооружений разбит сквер [Музей-Диорама в Мотовилихе].

**27. Парк Пионеров, или Ивовый сквер**, не включен в официальный реестр скверов, но, безусловно, может таковым считаться. Название предложено активистами из числа местных жителей. В статье А. Васильева в электронной версии газеты «Новый компаньон» написано, что в 1970-х гг. в рамках трудовой практики учащиеся школы № 43 посадили «ивы сорта «Памяти Миндовского» и боярышник». Однако сейчас там растут деревья, не вполне соответствующие описаниям *Salix alba* × *S. blanda* 'Памяти Миндовского' [Васильев].

**28. Сквер на ул. Уральская** (ул. Уральская от ул. Циолковского до ул. Работницы) продолжает

длинную систему озеленения вдоль трамвайных путей, начинающуюся от сквера им. Р. Землячки и заканчивающуюся у ул. Циолковского. Местные жители помнят, что ранее все скверы имели общее цветочное оформление и смотрелись как единый композиционный ансамбль. Затем они долгие годы пребывали в запустении. Последняя реконструкция была проведена в 2011 г.

**25, 29. Бульвар Гагарина от ул. Патриса Лумумбы до ул. Старцева (нечетная сторона) и Бульвар им. Гагарина от пл. Дружбы до ул. Макаренко** начал застраиваться в 1950-е гг. [Топоров]. Позднее бульвар был расширен на участке от ул. Старцева до площади Дружбы за счет вырубки двух рядов тополей.

**30. Бульвар по ул. Metallистов** был открытым пространством и в недавнем прошлом на газоне были посажены деревья и кустарники.

## Материал и методы

В ходе обследования скверов проводилось определение каждого экземпляра древесно-кустарникового растения. При невозможности полевого определения, образцы фотографировались и гербаризировались, и определение осуществлялось в лабораторных условиях на базе кафедры ботаники и генетики растений ПГНИУ.

Фотографирование проводили фотокамерой Panasonic, модель DMC-FZ150. При определении использовали микроскоп Olympus SZ51. Идентификацию таксонов осуществляли, руководствуясь литературными источниками [Деревья ..., 1949–1962; Флора европейской..., 1974–1989; Флора Восточной ..., 1996–2004; Цвелев, 2000; Коропачинский, Встовская, 2002; Конспект ..., 2012 и др.].

При обработке материала вычислялись индекс Менхиника<sup>1</sup>, плотность видов на единицу площади и, в ряде случаев, коэффициент общности Жаккара.

## Результаты исследования

В результате обследования скверов Дзержинского района было найдено 93 вида и гибридогенных таксона из 25 родов и 18 семейств. Мотовилихинского района – 101 вид и гибридогенный таксон из 22 родов и 17 семейств. В обоих районах – 121 вид, 50 родов, 18 семейств. Более половины всех видов (54% общего числа) относятся к 2 се-

<sup>1</sup> Индекс Менхиника вычисляется по формуле  $D_{Mn} = \frac{S}{\sqrt{N}}$ , где  $S$  – число видов в данном сквере, а  $N$  – число видов всей генеральной совокупности.

мействам (*Rosaceae* – 35% и *Salicaceae* – 19%). Довольно многочисленными являются семейства *Pinaceae* (9 видов) и *Oleaceae* (7 видов).

Деревьев из общего числа видов насчитывается 60, кустарников и полукустарников – 46, растений с непостоянной биоморфой – 15.

В Дзержинском районе 48 деревьев, 33 кустарника и полукустарника, 10 видов с непостоянной биоморфой. В Мотовилихинском районе 53 дерева, 35 кустарников и полукустарников, 12 видов, принимающих разные биоморфы.

По общему числу видов в Дзержинском районе с большим отрывом (табл. 1) лидирует Сквер 250-летия г. Перми (всего 45 видов, индекс Менхника 4.1). Вторым по числу видов оказался Сквер по ул.

Сергея Есенина (29 видов, индекс Менхника 2.6). Большая часть скверов (7 из 11 шт.) включает среднее число видов от 22 до 18 видов. И есть 3 сквера с бедным озеленением (менее 13 видов). Причем 2 из них (Проспект Парковый и Сквер им. Дзержинского) имеют при этом большую площадь.

В Мотовилихинском районе на первом и втором месте обе половины Бульвара по ул. Крупской (41 и 42 вида). Число видов во всех 19 скверах района уменьшается постепенно от 42 до 4 видов. Наименьшее число видов в Мотовилихинском и Дзержинском районах на Бульваре по ул. Металлистов, который имеет небольшую площадь, крайне скудное озеленение (4 вида) и благоустройство.

Таблица 1

## Скверы Дзержинского и Мотовилихинского районов г. Перми

Название сквера	Число видов	Общая площадь, га	Индекс Менхника	Число видов на га
Дзержинский район				
1. Сквер Сад им. 250-летия г. Перми	45	5.67	4.1	7.9
2. Сквер по ул. Сергея Есенина	29	1.41	2.6	20.6
3. Сквер по ул. Екатерининской 220 с откосами	22	0.38	2.0	57.9
4. Сквер по ул. Екатерининской Экстрим-парк	22	41.15	2.0	0.5
5. Сквер на улице Таврической	22	0.75	2.0	29.2
6. Сквер по ул. Алтайской	20	0.39	1.8	51.7
7. Сквер на ул. Вавилова 4	19	0.57	1.7	33.2
8. Сквер им. Олега Новоселова	18	1.45	1.6	12.5
9. Сквер им. Дзержинского	13	1.16	1.2	11.2
10. Бульвар по проспекту Парковый	9	15.64	0.8	0.6
11. Сквер у здания по ул. Локомотивной, 1	9	0.30	0.8	30.3
Мотовилихинский район				
12. Бульвар по ул. Крупской от ул. Макаренко до ул. Ушинского	42	3.48	3.8	12.1
13. Бульвар по улице Крупской от улицы Дружбы до ул. Макаренко	41	2.22	3.7	18.5
14. Сквер у ДК им. Ленина	34	1.84	3.1	18.5
15. Сад на Северной дамбе	30	2.24	2.7	13.4
16. Сквер у Дома Специалистов	29	1.79	2.6	16.2
17. Сквер им. Р. Землячки	29	2.67	2.6	10.9
18. Парад планет	27	0.88	2.5	30.7
19. ЦПКиО (Центральный парк культуры и отдыха)	22	5.23	2.0	4.2
20. Бульвар по улице Дружбы	20	1.49	1.8	13.4
21. Сквер на площади Дружбы	19	1.48	1.7	12.8
22. Сквер им. Ю.А. Гагарина	16	0.42	1.5	37.9
23. Сад им. Свердлова	15	1.93	1.4	7.8
24. Сквер журналистов	15	1.27	1.3	11.8
25. Бульвар им. Гагарина от ул. Патриса Лумумбы до ул. Старцева	11	1.42	1.0	7.8
26. Диорама (Борцов Революции)	9	0.72	0.8	12.6

Окончание табл. 1

Название сквера	Число видов	Общая площадь, га	Индекс Менхинника	Число видов на га
27. Парк Пионеров или Ивовый сквер	8	0.73	0.7	11.0
28. Сквер на ул. Уральская	7	0.28	0.6	24.6
29. Бульвар им. Гагарина от пл. Дружбы до ул. Макаренко	7	1.26	0.6	5.5
30. Бульвар по ул. Металлистов	4	0.35	0.4	11.4

Если проанализировать плотность видов на единицу площади, то лидирующий сквер (250-летия г. Перми) окажется на 24-м месте. Первые 8 мест занимают скверы с маленькими территориями (площадь менее 1 га), но относительно большим числом видов. Например, Сквер по улице Екатерининской 220 (22 вида и плотность – 57.9), Сквер по ул. Алтайской (20 видов, плотность – 51.7), Сквер им. Ю.А. Гагарина (16 видов, плотность – 37.9) Сквер на ул. Вавилова 4 (19 видов, плотность – 33.2), Парад планет (27 видов, 30.7), Сквер у здания по ул. Локомотивной, 1 (9 видов, плотность 30.3), Сквер на улице Таврической (22 вида, плотность – 29.2), Сквер на ул. Уральская (7 видов, плотность 24.6).

Из некрупных скверов большое число видов имеет Диорама (Борцов Революции) (площадь 0.7 га, плотность видов 12.6). В Дзержинском районе большая часть скверов имеет относительно небольшие размеры, но есть 2 «сквера-гиганта»: Сквер по ул. Екатерининской, или Экстрим-парк (площадь 41.2 га, плотность видов 0.5) и Бульвар по проспекту Парковый (15.6 га, плотность видов 0.6). Оба сквера имеют малую плотность видов.

В Мотовилихинском районе к весьма крупным территориям относится ЦПКиО (площадь 5.3 га).

В обследованных районах г. Перми есть 5 бульваров, которые также предназначены для кратковременного отдыха: Бульвары по проспекту Парковый, по ул. Дружбы, по ул. Металлистов, по ул. Крупской, им. Гагарина. Два последних условно поделены на 2 части. Если сравнить видовой

состав древесно-кустарниковых насаждений частей этих бульваров попарно при помощи индекса общности Жаккара, то окажется, что связь между ними достаточно слабая (коэффициент Жаккара в обоих случаях 0.4).

У видов, обнаруженных на озелененных территориях данных районов, было вычислено постоянство вида – доля скверов, в которых встречается данный вид от общего числа скверов. Высоким постоянством обладают всего 10 видов: *Acer negundo* L. (90%), *Betula pendula* Roth (77%), *Populus berolinensis* (C. Koch) Dipp. (63%), *Sorbus aucuparia* L. (63%), *Syringa vulgaris* L. (63%), *Tilia cordata* Mill. (60%), *Betula aurata* Borkh. (*Betula pendula* Roth × *B. pubescens* Ehrh.) (53%), *Crataegus chlorocarpa* Lenne et C. Koch (47%), *Salix fragilis* L. (47%). Сравнение этих видов с десяткой лидеров в Ленинском районе г. Перми показывает, что первое место неизменно остается за *Acer negundo*. Также сохраняют положение в десятке *Tilia cordata*, *Syringa vulgaris*, *Populus berolinensis*, *Betula pendula*, *Sorbus aucuparia*. Три вида – *Malus baccata*, *Acer platanoides*, *Rosa rugosa*, – распространенных в Ленинском районе, имеют в Дзержинском и Мотовилихинском районах постоянство 43, 43, 33 соответственно.

В скверах Дзержинского и Мотовилихинского районов отмечено 39 видов, которые встречаются только на одной территории (табл. 2). Больше всего (7 «редких» видов) в Саду им. 250-летия г. Перми. На остальных территориях – не более 4 «редких» видов.

Таблица 2

Виды, отмеченные в одном из скверов Дзержинского и Мотовилихинского районов г. Перми

№	Название	«Редкие» виды	
		Число	Названия
1	Сквер Сад им. 250-летия г. Перми	7	<i>Alnus incana</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Ligustrum vulgare</i> , <i>Parthenocissus quinquefolia</i> , <i>Picea fennica</i> , <i>Rosa microdentia</i> , <i>Prunus domestica</i>
13	Бульвар по улице Крупской от улицы Дружбы до ул. Макаренко	4	<i>Crataegus chlorosarca</i> , <i>Grossularia uva-crispa</i> , <i>Rosa canina</i> , <i>Rosa acicularis</i>
2	Сквер по ул. Сергея Есенина	4	<i>Cerasus fruticosa</i> (?), <i>Juniperus communis</i> , <i>Picea obovata</i> , <i>Salix stipularis</i> ( <i>S. viminalis</i> × <i>S. dasyclados</i> )
3	Сквер по улице Екатерининской 220 с откосами.	3	<i>Malus prunifolia</i> , <i>Rosa davurica</i> , <i>Salix dasyclados</i>



Окончание табл. 2

№	Название	«Редкие» виды	
		Число	Названия
18	Сквер «Парад планет»	3	<i>Padus pensylvanica</i> , <i>Phellodendron amurense</i> , <i>Sambucus racemosa</i>
26	Сквер им. Борцов Революции.	2	<i>Tilia × vulgaris</i> , <i>Tilia europaea</i>
22	Сквер им. Ю. А. Гагарина	2	<i>Philadelphus pubescens</i> , <i>Vinca minor</i>
16	Сквер у Дома Специалистов	2	<i>Amelanchier ovalis</i> , <i>Dasiphora fruticosa</i>
17	Сквер им. Р. Землячки	2	<i>Betula papyrifera</i> , <i>Salix reichardtii</i> ( <i>S. caprea</i> × <i>S. cinerea</i> )
12	Бульвар по ул. Крупской от ул. Макаренко до ул. Ушинского	2	<i>Populus deltoides</i> , <i>Rosa acicularis</i>
28	Сквер на ул. Уральская.	1	<i>Padus serotina</i>
27	Парк Пионеров или Ивовый сквер	1	<i>Crataegus chlorosarca</i>
10	Бульвар по проспекту Парковый	1	<i>Salix cinerea</i>
23	Сад им. Свердлова	1	<i>Tilia platyphyllos</i>
7	Сквер на ул. Вавилова. 4	1	<i>Malus niedzwetzkyana</i>
6	Сквер по ул. Алтайской	1	<i>Solanum kitagawae</i>
21	Сквер на площади Дружбы	1	<i>Acer saccharinum</i>
15	Сад на Северной дамбе с содержанием панно на откосе	1	<i>Grossularia reclinata</i>
24	Сквер журналистов	1	<i>Salix pentandra</i>

Далее помещен список деревьев и кустарников, обнаруженных нами в скверах. Семейства, роды и виды расположены в порядке латинского алфавита. Цифры после названий видов указывают на скверы, в которых данные виды были обнаружены. Звездочкой отмечены виды, не отмеченные в скверах Ленинского района

**Сем. Aceraceae**

*Acer ginnala* Maxim.: 1, 9, 12, 13, 15, 20.

*A. negundo* L.: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 30.

*A. platanoides* L.: 1, 2, 7, 9, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 20, 22, 27.

*A. saccharinum* L.\*: 20.

*A. tataricum* L.: 4, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 19, 20.

**Сем. Aprocynaceae**

*Vinca minor* L.\*: 22.

**Сем. Berberidaceae**

*Berberis vulgaris* L.: 7, 8, 13, 14, 18, 20, 22, 28.

**Сем. Betulaceae**

*Alnus incana* (L.) Moench\*: 1.

*Betula alba* L.: 2, 8, 12, 14, 17, 20, 21.

*B. aurata* Borkh. (*B. pendula* × *alba*): 1, 2, 3, 5, 7, 8, 10, 12, 13, 14, 16, 20, 21, 22, 23, 24.

*B. papyrifera* Marsh.: 17.

*B. pendula* Roth: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 27.

*Corylus avellana* L.\*: 1.

**Сем. Caprifoliaceae**

*Lonicera tatarica* L.: 1, 13, 14, 15, 17.

*Sambucus racemosa* L.: 18.

*S. sibirica* Nakai: 15, 21.

*Symphoricarpos rivularis* Suksdorf\*: 13, 20, 22, 27.

*Viburnum opulus* L.: 1, 3, 14, 16.

**Сем. Cornaceae**

*Swida alba* (L.) Opiz: 1, 8.

**Сем. Cupressaceae**

*Juniperus communis* L.: 2.

*Thuja occidentalis* L.: 1, 4, 9, 14, 19.

**Сем. Elaeagnaceae**

*Elaeagnus argentea* Pursh: 7, 8.

**Сем. Fabaceae**

*Caragana arborescens* Lam.: 3, 8, 11, 13, 14, 15, 17, 18.

**Сем. Fagaceae**

*Quercus robur* L.: 1, 2, 5, 7, 9, 12, 17.

**Сем. Oleaceae**

*Fraxinus americana* L.: 8, 17, 24.

*F. lanceolata* Borkh.: 1, 8, 12, 13, 14, 16, 17, 19, 28.

*F. pennsylvanica* Marsh.: 8, 12, 13, 15, 16, 17, 19, 24.

*Ligustrum vulgare* L.\*: 1.

*Syringa josikaea* Jacq. fil.\*: 12, 16, 17, 27.

*S. villosa* Vahl: 1, 3, 5, 7, 13, 15, 16, 17, 20, 21.

*S. vulgaris* L.: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 11, 12, 14, 18, 20, 21, 22, 26, 28.

**Сем. Pinaceae**

*Abies sibirica* Ledeb.: 1, 2, 12.

*Larix decidua* Mill.: 1, 21, 26.

*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.: 4, 9, 15, 18.

*L. sibirica* Ledeb.: 1, 9, 12, 13, 14, 15, 18, 19, 23, 27.

*Picea fennica* (Regel) Kom.\*: 1.

*P. obovata* Ledeb.: 2.

*P. pungens* Engelm.: 4, 9, 19, 26.

*Pinus sibirica* Du Tour: 1, 21.

*P. sylvestris* L.: 1, 2, 4, 12.

**Сем. Rhamnaceae***Rhamnus cathartica* L.\*: 14, 16.**Сем. Rosaceae***Amelanchier florida* Liudl.\*: 6, 13.*A. ovalis* Medik.: 16.*A. spicata* (Lam.) C. Koch: 3, 5, 6, 14, 16, 26.*Aronia mitschurinii* Skvortsov et Maitulina: 1, 3, 4, 12, 14, 15, 24, 25.*Cerasus fruticosa* Pall.: 2.*C. vulgaris* Mill.: 2, 6, 12.*Cotoneaster lucidus* Schlecht.: 1, 4, 18.*Crataegus chlorosarca* Maxim.\*: 13, 27.*C. maximowiczii* Schneid.\*: 7, 16.*C. sanguinea* Pall.: 7, 10, 12, 13, 16, 17, 18, 20, 22, 25, 27, 29.*C. chlorocarpa* Lenne et C. Koch\*: 1, 4, 6, 7, 10, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 25, 27, 29.*Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb.: 16.*Malus baccata* (L.) Borkh.: 1, 4, 5, 7, 13, 14, 16, 17, 18, 19, 23, 24, 27, 30.*M. domestica* Borkh.: 2, 8, 12, 13, 15, 17, 27.*M. niedzwetzkyana* Dieck: 7.*M. prunifolia* (Willd.) Borkh.: 3.*M. sylvestris* Mill.: 3, 12, 14, 15, 17, 18.*Padus avium* Mill.: 1, 3, 6, 8, 11, 12, 14, 15, 17, 18, 19, 20, 24, 27.*P. maackii* (Rupr.) Kom.: 5, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 19, 21, 23.*P. pennsylvanica* L. fil.: 18.*P. serotina* (Ehrh.) Agardh.\*: 28.*P. virginiana* (L.) Mill.: 1, 12, 13, 17.*Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim.: 1, 6, 11, 12, 13, 17, 18, 22.*Prunus cerasifera* Ehrh.\*: 1, 2.*P. domestica* L.\*: 1.*P. spinosa* L.\*: 27.*Pyrus ussuriensis* Maxim.: 1, 4, 5, 6, 7, 12, 13, 16, 17, 18, 19, 23.*Rosa acicularis* Lindl.: 12.*R. canina* L.: 13.*R. davurica* Pall.\*: 3.*R. majalis* Herrm.: 13.*R. microdenia* Mironova\*: 1.*R. rugosa* Thunb.: 2, 3, 6, 12, 13, 14, 15, 18, 21, 22.*R. spinosissima* L.: 2, 10, 13, 14, 17, 20.*R. tschatyrdagi* Chshan.\*: 2, 13, 14, 15, 18, 19, 21.*Rubus idaeus* L.: 5, 12, 15.*Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br.: 1, 9, 12, 14.*Sorbus aucuparia* L.: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 24, 27, 30.*S. domestica* L.\*: 7, 21.*Spiraea chamaedryfolia* L.: 6, 9, 13, 16.*S. japonica* L.: 9, 12, 24.*S. salicifolia* L.: 2, 4, 6, 8, 9, 12, 15, 16, 18, 22, 27, 28, 30.**Сем. Rutaceae***Phellodendron amurense* Rupr.\*: 18.**Сем. Salicaceae***Populus alba* L.: 1, 12, 19, 25.*P. balsamifera* L.: 5, 17, 21, 23.*P. berolinensis* (C. Koch) Dipp.: 3, 4, 5, 6, 7, 8, 11, 12, 13, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 23, 24, 26, 29.*P. deltoides* Marsh.: 12.*P. laurifolia* Ledeb.: 2, 3, 5, 17, 20, 25, 29.*P. moscowiensis* R.I. Schroed.\*: 25, 29.*P. nigra* L.\*: 1, 2, 10, 14.*P. sibirica* G. Kryl. et Grig. ex A. Skvorts.: 5, 19, 25, 27.*P. sowietica pyramidalis* Jabl.: 21, 23.*P. suaveolens* Fisch.: 5, 19, 23, 25, 29.*P. tremula* L.: 3, 11, 13.*Salix alba* L.: 1, 2, 4, 13, 17, 23, 24, 27.*S. caprea* L.: 2, 4, 5, 6, 12, 13, 14, 21.*S. cinerea* L.: 10.*S. dasyclados* Wimm.\*: 3.*S. fragilis* L.: 1, 2, 3, 5, 6, 12, 14, 18, 19, 21, 22, 23, 24, 25, 27.*S. fragilis* L. × *alba* L.: 4, 5, 7, 8, 9, 12, 13, 16, 27, 29.*S. myrsinifolia* Salisb.: 14, 21.*S. pentandra* L.\*: 24.*S. reichardtii* A. Kern. (*S. caprea* × *cinerea*)\*: 17.*S. stipularis* Sm. (*S. viminalis* × *dasyclados*)\*: 2.*S. triandra* L.: 1, 2, 4.*S. viminalis* L.: 1, 2, 3, 13, 14, 15, 16, 20.**Сем. Saxifragaceae***Grossularia reclinata* (L.) Mill.\*: 15.*G. uva-crispa* (L.) Mill.\*: 13.*Philadelphus coronarius* L.: 1, 12.*P. pubescens* Lois.: 22.*Ribes aureum* Pursh\*: 1, 13, 15.*R. nigrum* L.\*: 1.**Сем. Solanaceae***Solanum kitagawae* Schonb.-Tem.\*: 6.**Сем. Tiliaceae***Tilia* × *vulgaris* Hayne\*: 26.*T. cordata* Mill.: 1, 2, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 19, 23, 24, 26, 27, 28.*T. europaea* L.\*: 26.*T. platyphyllos* Scop.: 23.**Сем. Ulmaceae***Ulmus glabra* Huds.: 5, 14.*U. laevis* Pall.: 1, 4, 5, 10, 12, 13, 14, 16, 18, 19, 20, 22.**Сем. Vitaceae***Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch.: 1.**Заключение**

Проведенные исследования мест общего пользования (скверы Ленинского, Дзержинского, Мотовилихинского районов) выявили наличие в них 135 видов из 51 рода и 18 семейств. При этом наиболее высокое видовое разнообразие зафиксировано в Мотовилихинском районе (101 вид). Несколь-

ко меньше видов (93) в Дзержинском и в Ленинском (92) районах. Несмотря на то, что все 3 района занимают центральное положение и граничат друг с другом, ассортимент и постоянство видов, не одинаковы, что может быть связано с разной историей их озеленения.

Если сравнить списки видов скверов, садов и парков разных районов, можно выделить «уникальные», свойственные только для одного района, виды. В Ленинском районе таких видов 15. Среди них есть виды, в целом редкие, в озеленении Перми: *Fraxinus mandshurica*, *Picea engelmannii*, *Crataegus douglasii*, *Crataegus schroederi*. В Дзержинском районе 17, а в Мотовилихинском районе 29 «уникальных» видов.

В обследованных скверах Дзержинского и Мотовилихинского районов нами было обнаружено 8 таксонов, не отмечавшихся ранее для дендрофлоры Перми в известной нам литературе (*Rosa davurica* Pall., *R. microdenia* Mironova, *R. tschatyrdagi* Chshan., *Populus moscowiensis* R.I. Schroed., *Salix reichardtii* A.Kern. (*S. caprea* × *cinerea*), *S. stipularis* Sm. (*S. viminalis* × *dasicladus*), *Tilia* × *vulgaris* Hayne, *T. europaea* L.).

### Библиографический список

- Березина И.* В Дзержинском районе Перми высажено более тысячи деревьев и кустарников [Электронный ресурс] // Администрация города Перми / Архив / НОВОСТИ ПЕРМИ ЗА 19.10.2012. URL: <http://www.gorodperm.ru/> (дата обращения: 20.08.2015).
- В год 285-летия Перми в городе появится экстрим-парк [Электронный ресурс] // Новости / Администрация города Перми. Муниципальное образование город Пермь [официальный сайт] URL: <http://www.gorodperm.ru/special/news/2008/04/10/1062-id/> (дата обращения: 10.04.2015).
- Васильев А.* Сохранить сквер. Жители хотят договориться с властями Мотовилихинского района о судьбе сквера на ул. Гайдара [Электронный ресурс] // Новый компаньон. URL: <http://www.newsko.ru/news/nk-2693089.html> (дата обращения: 28.08.2015).
- Горохов В.А.* Городское зеленое строительство: Учеб. пособие для вузов. М.: Стройиздат, 1991. 400 с.
- Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949–1962. Т. 1–6.
- Дылдина П.* В Перми к Дню Победы завершится ремонт сквера имени Дзержинского [Электронный ресурс] // Сайт администрации. URL: <http://www.gorodperm.ru/special/news/2010/04/01/9552-id/> (дата обращения: 01.04.2015).
- История обители [Электронный ресурс] // Пермский Успенский женский монастырь. URL: <http://uspensky.wix.com/mon#!history> (дата обращения: 06.10.2015).
- Караксина Е., Худяков А.* Жители Мотовилихи жалуются на состояние сквера Розалии Землячки [Электронный ресурс] // Рифей Пермь / URL: [http://www.rifey.ru/news/perm/show\\_id\\_27127/10-04-2015-zhiteli-motovilili-zhaluyutsya-na-sostoyaniye-skvera-rozalii](http://www.rifey.ru/news/perm/show_id_27127/10-04-2015-zhiteli-motovilili-zhaluyutsya-na-sostoyaniye-skvera-rozalii) (дата обращения: 10.04.2015).
- Кисляничина И.Д.* В канун Дня Победы в Дзержинском районе Перми состоялся митинг памяти [Электронный ресурс] // URL: <http://duma.perm.ru/news/2013/5/8350/> (дата обращения: 07.05.2015).
- Конспект флоры Восточной Европы / под ред. Н.Н. Цвелева. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 630 с.
- Короначинский П.Ю., Встовская Т.Н.* Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Гео, 2002. 707 с.
- Молганова Н.А.* Дендрофлора ООО «Черняевский лес» (г. Пермь) // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2013. Вып. 3. С. 27–30.
- Молганова Н.А., Овеснов С.А.* Виды родов боярышник (*Crataegus* L., *Rosaceae*) и ясень (*Fraxinus* L., *Oleaceae*) в г. Перми // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле. 2015. Т. 25, вып. 2. С. 90–94.
- Молганова Н.А., Овеснов С.А.* Деревья и кустарники скверов Ленинского района города Перми // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2014. Вып. 4. С. 5–11.
- Музей-Диорама в Мотовилихе [Электронный ресурс] // Пермский краеведческий музей URL: <http://museum.perm.ru/filiali/muzei-diorama-v-motovilixe> (дата обращения: 18.06.2015).
- Нигматулина А.* Возле Пермского планетария открылась новая смотровая площадка [Электронный ресурс] // Новости Перми за 11.06.2013 / Администрация города Перми. URL: <http://www.gorodperm.ru/news/2013/06/11/21183/> (дата обращения: 11.06.2015).
- О Планетарии [Электронный ресурс] // Пермский планетарий. URL: <http://www.planetarium.perm.ru/o-planetarii/> (дата обращения: 6.10.2015).
- Парк камней остался без камней [Электронный ресурс] // Рифей Пермь. URL: [http://rifey.ru/news/perm/show\\_id\\_9061/22-10-2012-park\\_kamney\\_ostalsya\\_bez\\_kamney](http://rifey.ru/news/perm/show_id_9061/22-10-2012-park_kamney_ostalsya_bez_kamney) (дата обращения: 22.09.2015).
- Парки, скверы, сады Перми [Электронный ресурс] // URL: <http://infomir59.ru/help/dostoprimechatelnosti/parks-squares-gardens/skver-v-rabochem-poselke.html> (дата обращения: 11.09.2015).
- Первый пермский правовой портал [Электронный ресурс] // URL: <http://territoriaprava.ru/wp-content/uploads/2013/02/Арбитражный-суд-ПК-5-лет.pdf> (дата обращения: 6.10.2015).
- Перечень парков, скверов и садов [Электронный ресурс] // Администрация города Перми. Муниципальное образование город Пермь [официальный сайт]. URL: <http://www.gorodperm.ru/economic/city-services/blagoustroyasto/greening/perechen/> (дата обращения: 6.10.2015).
- Российские железные дороги [Электронный ресурс] // Дворцы культуры / ДКЖ Пермь. URL: <http://dss-sverdl.ru/dkzh/perm/> (дата обращения: 6.10.2015).
- Семянников В.* Прогулки по Перми [Электронный ресурс] // Метражи. Недвижимость крупным планом. URL: <http://metragi.ru/progulki-po-permi/> (дата обращения: 6.10.2015).
- Ситдикова Э.* Зеленая территория [Электронный ресурс] // Наш район. Пермская районная информационная газета. URL: [http://nr.perm.ru/articles/motovilaha/zelenaya\\_territoriya/](http://nr.perm.ru/articles/motovilaha/zelenaya_territoriya/) (дата обращения: 24.06.2015).

- Сквер в Рабочем поселке [Электронный ресурс] // Информир / справка по Перми / Достопримечательности Перми. URL: <http://infomir59.ru/help/dostoprimechatelnosti/parks-squares-gardens/skver-v-rabochem-poselke.html> (дата обращения: 13.06.2015).
- Старкова Н. В Перми состоялось открытие Аллеи Журналистов [Электронный ресурс] // Администрация города Перми / Архив / НОВОСТИ ПЕРМИ ЗА 13.06.2013. URL: <http://www.gorodperm.ru/special/news/2013/06/13/21273-id/> (дата обращения: 13.06.2015).
- Старкова И. На Аллее Пермского края город Пермь представляет липа сердцелистная [Электронный ресурс] // Архив / НОВОСТИ ПЕРМИ ЗА 25.09.2014. URL: <http://www.gorodperm.ru/news/2014/09/25/27306/> (дата обращения: 04.10.2015).
- Топоров С. Пермь. Путеводитель. Пермь, 1968. С. 140, 141.
- Управляющая Компания «ТехКомфорт» [Электронный ресурс] // URL: <http://www.uktechcom.perm.ru> (дата обращения: 10.09.2015).
- Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья, 1996–2004. Т. 9–11.
- Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1974–1989. Т. 1–8.
- Целев Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Пековская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. 781 с.
- Шевякова О. В сквере по улице Таврической в Дзержинском районе Перми появилось освещение [Электронный ресурс] // Администрация города Перми. URL: [http://www.gorodperm.ru/economic/city-services/blagoustroyasto/city\\_look\\_news/2015/09/31711/](http://www.gorodperm.ru/economic/city-services/blagoustroyasto/city_look_news/2015/09/31711/) (дата обращения: 4.09.2015).
- Gorochov V.A. *Gorodskoe zelenoe stroitel'stvo* [City green building]. Moscow, Strojizdat Publ., 1991. 400 p. (In Russ.)
- In the year of 285-th anniversary of Perm, the city will have an extreme Park. Available at: <http://www.gorodperm.ru/special/news/2008/04/10/1062-id/> (accessed 10.04.2015) (In Russ.)
- Karaksina E., Chudjakov A. *Žiteli Motovilichi žalujutsja na sostojanie skvera Rozalii Zemljački* [Residents of Motosvilikhe complaining about the state of the Park Rozalia Zemlyachka]. Available at: [http://www.rifey.ru/news/perm/show\\_id\\_27127/10-04-2015-zhiteli-motovilichi-zhaluyutsya-na-sostoyanie-skvera-rozalii](http://www.rifey.ru/news/perm/show_id_27127/10-04-2015-zhiteli-motovilichi-zhaluyutsya-na-sostoyanie-skvera-rozalii) (accessed 10.04.2015) (In Russ.)
- Kisljanicya L.D. *V kamun Dnja Pobedy v Dzerzhinskom rajone Permi sostojalsja miting pamjati* [On the eve of Victory Day in Dzerzhinsk area of Perm hosted a rally in memory]. Available at: <http://duma.perm.ru/news/2013/5/8350/> (accessed 07.05.2015) (In Russ.)
- Koropachinskiy I.Yu., Vstovskaya T.N. *Drevesyne rastenija Aziatskoj Rossii* [Woody plants of the Asian part of Russia]. Novosibirsk, Geo Publ., 2002. 707 p. (In Russ.)
- Management Company "Tehkomfort". Available at: <http://www.uktechcom.perm.ru> (accessed 10.09.2015) (In Russ.)
- Molganova N.A. [Dendroflora of the protected area "Chernyaevsky forest" (Perm)]. *Vestnik Permskogo universiteta. Ser. Biologija*, 2013, iss. 3, pp. 27–30. (In Russ.)
- Molganova N.A., Ovesnov S.A. [Species of the genera hawthorn (Crataegus L., Rosaceae) and ash (Fraxinus L., Oleaceae) in the city of Perm]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Ser. Biologija. Nauki o Zemle*, 2015, V. 25, iss. 2, pp. 90–94. (In Russ.)
- Molganova N.A., Ovesnov S.A. [Trees and shrubs of the squares of the Leninsky district of Perm city]. *Vestnik Permskogo universiteta. Ser. Biologija*, 2014, iss. 4, pp. 5–11. (In Russ.)
- Nigmatulina A. *Vozle Permskogo planetarija otkrylas' novaja smotrovaja ploščadka* [Near Perm Planetarium opened a new observation deck]. Available at: <http://www.gorodperm.ru/news/2013/06/11/21183/> (accessed 11.06.2015) (In Russ.)
- Parks, squares, gardens Perm. Available at: <http://infomir59.ru/help/dostoprimechatelnosti/parks-squares-gardens/skver-v-rabochem-poselke.html> (accessed 11.09.2015) (In Russ.)
- Park of stones were free of stones. Available at: [http://rifey.ru/news/perm/show\\_id\\_9061/22-10-2012-park-kamney-ostalsya-bez-kamney](http://rifey.ru/news/perm/show_id_9061/22-10-2012-park-kamney-ostalsya-bez-kamney) (accessed 22.09.2015) (In Russ.)
- Russian Railways. Available at: <http://dss-sverdl.ru/dkzh/perm/> (accessed 6.10.2015) (In Russ.)
- Semjanikov V. *Progulki po Permi* [Walking through Perm]. Available at: <http://metragi.ru/progulki-po-permi/> (accessed 6.10.2015) (In Russ.)
- Sheviakova O. *V skvere po ulice Tavricheskaja v Dzerzhinskom rajone Permi pojavilos' osveščenje* [In the Park down the street Tavricheskaya in the Dzerzhinsk region of Perm appeared lighting]. Available at: [http://www.gorodperm.ru/economic/city-services/blagoustroyasto/city\\_look\\_news/2015/09/31711/](http://www.gorodperm.ru/economic/city-services/blagoustroyasto/city_look_news/2015/09/31711/) (accessed 4.09.2015) (In Russ.)

## References

- About The Planetarium. Available at: [http://www.planetarium.perm.ru/o\\_planetarii](http://www.planetarium.perm.ru/o_planetarii) (accessed 6.10.2015) (In Russ.)
- Berezina I. *V Dzerzhinskom rajone Permi vysaženo bolee tysjači derev'ev i kustarnikov* [In the Dzerzhinsk region of Perm more planted thousands of trees and shrubs]. Available at: <http://www.gorodperm.ru> (accessed 20.08.2015) (In Russ.)
- Diorama Museum in Motosvilikha. Available at: <http://museum.perm.ru/filiali/muzey-diorama-v-motovilike> (accessed 18.06.2015) (In Russ.)
- Dyldina P. *V Permi k Dnju Pobedy zaveršitsja remont skvera imeni Dzerzhinskogo* [In Perm to the Victory Day will conclude with the renovation of square of a name Dzerzhinsky]. Available at: <http://www.gorodperm.ru/special/news/2010/04/01/9552-id/> (accessed 01.04.2015) (In Russ.)
- First Perm legal portal. Available at: <http://territoriaprava.ru/wp-content/uploads/2013/02/Арбитражный-суд-ПК-5-лет.pdf> (accessed 06.10.2015) (In Russ.)
- Flora evropejskoj časti SSSR* [Flora of the European part of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1974–1989. V. 1–8. (In Russ.)
- Flora Vostočnoj Evropy* [Flora of Eastern Europe]. St.Petersburg, Mir i sem'ja Publ., 1996–2004. V. 9–11. (In Russ.)

- Sitdikova Z. *Zelenaja territorija* [Green territory]. Available at: [http://nr.perm.ru/articles/motoviliha/zelenaya\\_territorya/](http://nr.perm.ru/articles/motoviliha/zelenaya_territorya/) (accessed 24.06.2015) (In Russ.)
- Square in a Working village. Available at: <http://infomir59.ru/help/dostoprimechatelnosti/parks-squares-gardens/skver-v-rabochem-poselke.html> (accessed 13.06.2015) (In Russ.)
- Starkova N. *V Permi sostojalos 'otkrytie Alley Žurnalistov* [In Perm took place the opening of the Alley of Journalists]. Available at: <http://www.gorodperm.ru/special/news/2013/06/13/21273-id/> (accessed 13.06.2015) (In Russ.)
- Starkova N. *Na Allee Permskogo kraja gorod Perm' predstavljajet kipa serdcelistnaja* [In the Alley of the Perm region Perm is Linden serdtselistnaya]. Available at: <http://www.gorodperm.ru/news/2014/09/25/27306/> (accessed 04.10.2015) (In Russ.)
- The history of the monastery. Available at: <http://uspensky.wix.com/mon#lhistory> (accessed 06.10.2015) (In Russ.)
- The list of parks, squares and gardens. Available at: <http://www.gorodperm.ru/economic/city-services/blagoustrojasto/greening/perechen/> (accessed 6.10.2015) (In Russ.)
- Toropov S. *Perm'* [Perm. Guide]. Perm, 1968. Pp. 140, 141. (In Russ.)
- Trees and shrubs of the USSR. Wild, cultivated and promising for the introduction. Moscow, Leningrad, USSR Academy of Sciences Publ., 1949–1962. V. 1–6. (In Russ.)
- Tzvelev N.N., ed. *Konspekt flory Vostočnoj Evropy* [Conspectus Florae Europae orientalis]. St. Petersburg, Moscow, Товарищество научных изданий КМК Publ., 2012. 630 p. (In Russ.)
- Tzvelev N.N. *Opredelitel' sosudistykh rastenij Severo-Zapadnoj Rossii (Leningradskaja, Pskovskaja i Novgorodskaja oblasti)* [The vascular plants of north-western Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod regions)]. St. Petersburg, Publishing house of SPHFA, 2000. 781 p. (In Russ.)
- Vasil'ev A. *Sochranit' skver* [To save the square. Residents want to negotiate with the authorities of the Motovilikhinsky district of the fate of the square on the street Gaidar]. Available at: <http://www.newsko.ru/news/nk-2693089.html> (accessed 28.08.2015) (In Russ.)

Поступила в редакцию 05.11.2015

#### Об авторах

Молганова Наталья Александровна, старший преподаватель кафедры лесоводства и ландшафтной архитектуры  
ФГБОУ ВО «Пермская государственная сельскохозяйственная академия имени академика Д.Н. Прянишникова»  
614990, Пермь, ул. Петропавловская, 23; molganovana@mail.ru; (342)2182102

Овеснов Сергей Александрович, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники и генетики растений  
ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»  
614990, Пермь, ул. Букирева, 15;  
OvesnovSA@yandex.ru; (342)2396233

#### About the authors

Molganova Natalia Aleksandrovna, senior lecturer of the Department of forestry and landscape architecture  
Perm State Agricultural Academy named after academician D.N. Prianishnikov, 23,  
Petropavlovskaja Str., Perm, Russia, 614990;  
molganovana@mail.ru; (342)2182102

Ovesnov Sergey Aleksandrovich, doctor of biology, professor of the Department of botany and genetic of plants  
Perm State University, 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; OvesnovSA@yandex.ru;  
(342)2396233

ЗООЛОГИЯ

УДК 594.381.5

Н. Н. Паньков, Н. Б. Овчанкова, Н. Ю. Шадрин

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

**ФАУНА ПРУДОВИКОВ (GASTROPODA: LYMNAEIDAE) ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ И УРАЛА**

Обобщены оригинальные и литературные данные по фауне брюхоногих моллюсков семейства Lymnaeidae востока Европейской России и Урала. Современный список прудовиков насчитывает 45 видов. Наиболее богато представлен род *Lymnaea* (9 подродов, 42 вида). Род *Aenigomphiscola* насчитывает три вида. Среди подродов рода *Lymnaea* особенно разнообразен подрод *Peregriana* – в его составе установлено 19 видов. Подрод *Stagnicola* насчитывает 10 видов, *Myxas* – 3, *Corvusiana*, *Lymnaea* s.str., *Galba* и *Radix* – по 2, *Ladislavella* и *Sibirigalba* – по одному виду. На востоке Европейской России, включая западный макросклон Урала, выявлено 36 видов прудовиков. Из них 32 вида зарегистрированы в бассейне Волги (включая Каму). На северо-востоке Европейской России (бассейны р. Мезени, Вычегды, Печоры и Коротайки) обнаружен 21 вид. На восточном макросклоне Урала установлено 33 вида. Из них 36 видов выявлено на востоке Европейской России, 33 вида обнаружено на Восточном Урале. Обсуждается таксономический и номенклатурный статус некоторых представителей семейства. Проанализированы пространственные закономерности в изменении объема фаун прудовиков и соотношении их зоогеографических групп. Основу фауны составляют виды с европейско-сибирским, европейским и сибирским типами ареалов. В направлениях с запада на восток и с юга на север снижаются абсолютное количество и доля видов с европейским типом ареалов при одновременном увеличении вклада широкоареальных и сибирско-североевропейских элементов.

**Ключевые слова:** Восток Европейской России; Урал; фауна; прудовики; Lymnaeidae.

N. N. Pan'kov, N. B. Ovchankova, N. Yu. Shadrin

Perm State University, Perm, Russian Federation

**THE LYMNAEID SNAILS FAUNA (GASTROPODA: LYMNAEIDAE) OF THE EAST OF EUROPEAN RUSSIA AND URALS**

The original and published data of the gastropods fauna of Lymnaeidae family of the East of European Russia and Urals are summarized. Recent list of Lymnaeidae has 45 species. The most richly represented of the genus *Lymnaea* (9 subgenera and 42 species). The genus *Aenigomphiscola* has three types. Among the subgenera of the genus *Lymnaea* of the subgenus especially diverse *Peregriana* – their order has 19 views. The subgenus *Stagnicola* includes 10 species, *Myxas* – 3, *Corvusiana*, *Lymnaea* s.str., *Galba* and *Radix* – 2, *Ladislavella* and *Sibirigalba* one mind. Thirty six species of them were found in the East of European Russia, including the Western macroslope of the Urals. Of these, 32 species are revealed in the Volga basin (including the Kama). In the North-East of European Russia (the basins of the Mezen, Vychehda, and Pechora) found 21 species. Thirty three species found in the Eastern Urals. Taxonomic and nomenclatural status of some species of Lymnaeidae family is discussed. Spatial patterns of change in the amount of the fauna and ratio of zoogeographical groups are analyzed. Most of the fauna are species with Euro-Siberian, European and Siberian type of areal. In directions from West to East and from South to North reduces the absolute number and proportion of species with a European type of areal, while increasing the contribution shirokopalyj Siberian and North European elements.

**Key words:** The East of European Russia; Urals; Fauna; Snails; Lymnaeidae.

**Введение**

Прудовики, или прудовиковые (семейство Lymnaeidae) – легочные моллюски малых и средних размеров с турбоспиральной, обычно правоза-

витой раковиной высотой до 70 мм. Эти животные распространены практически по всему земному шару, однако наибольшего разнообразия они достигают в континентальных водоемах умеренной зоны Северного полушария [Старобогатов, 1970].

Прудовики населяют самые разнообразные места обитания – от родников и ручьев до горячих источников, от постоянных водоёмов до временных луж. Наряду с пресными, встречаются они и в солоноватых водах [Круглов, 2005].

Большинство прудовиков являются альгедетритофагами. Известны среди них и фитофаги, а также – особенно среди крупных – всеядные формы, способные питаться трупами животных и даже ослабленными представителями своего же вида [Хохуткин, Винарский, Гребенников, 2009].

Широко известна роль этих моллюсков как промежуточных хозяев трематод, вызывающих опасные паразитарные заболевания животных и человека. Так, во многих прудовиках развиваются партениты сосальщиков – фасциолы обыкновенной (печёночной) *Fasciola hepatica* Linnaeus, 1758 и фасциолы гигантской *Fasciola gigantica* (Cobbold, 1855), наносящих большой ущерб животноводству. У представителей подродов *Lymnaea* s. str., *Stagnicola*, *Peregriana* протекает партеногония трематод семейства Echinostomatidae и Diplostomatidae – паразитов водоплавающих птиц. В целом же, прудовики отмечены как промежуточные хозяева 11 семейств дигенетических сосальщиков [Круглов, 2005].

Общепринятой системы семейства Lymnaeidae до сих пор не существует. Зарубежные малакологи придерживаются традиционного подхода, в рамках которого признается несколько самостоятельных родов и сравнительно небольшое количество полиморфных видов, морфологическое разнообразие которых объясняется географической и экологической изменчивостью.

На этом же подходе основана система прудовиков известного советского малаколога В.И. Жадиной [1952]. По его мнению, на территории СССР обитало всего 12 видов этого семейства, которых он относил к 5 родам. Схема В.И. Жадиной пользовалась популярностью среди отечественных учёных вплоть до начала 1990-х гг., а некоторые гидробиологи придерживаются ее и по сей день.

С конца XX в. среди российских специалистов получила распространение новая система Lymnaeidae, разработанная Н.Д. Кругловым и Я.И. Старобогатовым [Круглов, Старобогатов, 1992; Kруглов, Starobogatov, 1993 а,б; Круглов, 2005 и др.]. В ее основу, помимо традиционных конхиологического и анатомического подходов, были положены методы экспериментальной гибридизации, анализа онтогенезов, паразитологический и экологический критерии, в достаточной степени обосновывающие самостоятельность выделяемых таксонов.

Н.Д. Кругловым и Я.И. Старобогатовым было показано, что роды, а то и виды прудовиков в понимании В.И. Жадиной, в действительности представляют собой паратаксоны – сборные группы, отвечающие скорее жизненным формам, чем таксономическим единицам. При этом в их состав

входят до нескольких десятков подчас совершенно неродственных видов (из разных подродов и даже родов), приобретших морфологическое сходство в результате конвергентной эволюции в однотипных условиях среды.

По мнению Н.Д. Круглова и Я.И. Старобогатова, семейство Lymnaeidae включает всего два рода, *Lymnaea* и *Aenigmatomphiscola*. Другой особенностью этой системы является более детальный подход к выделению видов, поэтому в её рамках их существенно больше, чем признается зарубежными малакологами. В соответствии с подходами Н.Д. Круглова и Я.И. Старобогатова, объем мировой фауны Lymnaeidae оценивается в пределах 200–250 видов, из них в Палеарктике обитает около 140.

Большое видовое разнообразие, широкое распространение и высокая численность прудовиков, их важная роль в экосистемах континентальных водоёмов и участие в паразитарных связях издавна привлекают внимание специалистов. Однако более или менее полные сведения о составе локальных и региональных фаун этого семейства в литературе представлены чрезвычайно скудно. Видовые списки, опубликованные в разные годы, почти не поддаются сопоставлению из-за существенных изменений во взглядах на систему Lymnaeidae и в подходах к идентификации этих моллюсков.

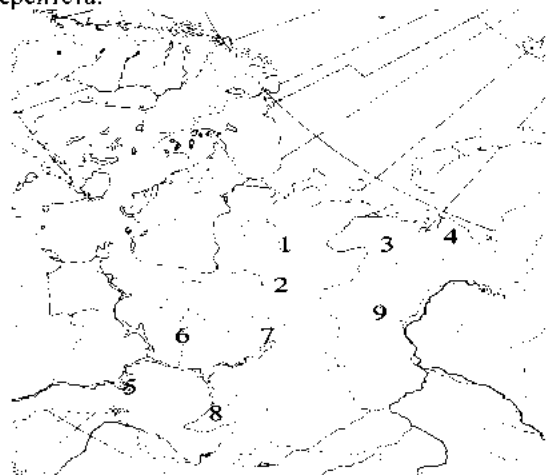
К настоящему времени в пределах европейской части России и Урала сравнительно хорошо изучены фауны прудовиков бассейнов р. Мезени, Вычегды, Печоры [Лешко, 1998], Вятки [Шихова, 2004; Холмогорова и др., 2012], Средней Волги [Михайлов, 2015], Верхней и Средней Камы [Шадрин, Паньков, 2000; Лешко, Шадрин, Паньков, 2001], Белой [Хохуткин, Винарский, Гребенников, 2009]. Имеются сведения о прудовиках бассейнов рек Коротайхи [Лешко, 1998] и уральских притоков Оби [Хохуткин, Винарский, Гребенников, 2009; Винарский, 2014].

Настоящая работа является продолжением серии публикаций по фауне и зоогеографии пресноводных моллюсков Урала и прилегающих территорий [Шадрин, 2000 а,б; Шадрин, Паньков, 2000; Лешко, Шадрин, Паньков, 2001]. За последние годы не только пополнились оригинальные коллекции, но и вышли из печати труды [Шихова, 2004; Хохуткин, Винарский, Гребенников, 2009; Винарский, 2014; Михайлов, 2015], позволяющие выполнить анализ региональных фаун прудовиков с более широким, чем прежде, географическим охватом. Возникла необходимость обобщить данные для крупного региона, включающего значительную часть востока Европейской России и Урала (рисунк).

## Материал и методы

Основу оригинальных данных составляют результаты таксономической обработки моллюсков

из фаунистических сборов и гидробиологических проб, отобранных в 1992–2015 гг. на разнотипных водоемах бассейна Верхней и Средней Камы, а также в бассейне р. Чепцы в пределах Удмуртской республики. Коллекция (сухой материал, 70%-ный спирт) хранится на кафедре зоологии беспозвоночных и водной экологии Пермского государственного национального исследовательского университета.



Район исследований:

1 – бассейн Мезени; 2 – бассейн Вычегды; 3 – бассейн Печоры; 4 – бассейн Коротаихи; 5 – бассейн Средней Волги в пределах Самарской области; 6 – бассейн Вятки и Вятско-Двинское междуречье; 7 – бассейн Верхней и Средней Камы; 8 – бассейн Белой; 9 – Восточный Урал

При идентификации моллюсков применялся конхиологический (в том числе компараторный) метод с использованием эталонных рисунков раковин, любезно предоставленных в наше распоряжение Я.И. Старобогатовым в 1994 г., а также определителя Я.И. Старобогатова с соавторами [2004].

При сопоставлении формы раковин идентифицируемых моллюсков с эталонными рисунками использовался рисовальный аппарат для бинокулярного микроскопа МБС-1. С этой целью раковины фиксировались на пластилиновой матрице таким образом, чтобы ось раковины была параллельна плоскости матрицы. Затем наиболее крупный из оборотов раковины, наблюдаемой в поле зрения микроскопа, совмещался с контуром этого же оборота на рисунке. После совпадения контуров оборота наблюдаемой раковины и рисунка определялась степень совпадения остальных оборотов. В случае их точного совпадения идентифицируемый экземпляр относился к виду, изображенному на рисунке. Этот метод, называемый компараторным, основан на известном наблюдении, что во многих группах брюхоногих моллюсков в пределах одного вида все обороты раковины, кроме последнего, точно совпадают [Круглов, 2005].

В список прудовиков Верхней и Средней Камы включены только те виды, идентификация которых проверена и подтверждена Я.И. Старобогатовым.

Таксономической и номенклатурной основой

списка, за исключением специально оговорённых случаев, служит работа Н.Д. Круглова [2005]. По этому же источнику приводятся сведения по их географическому распространению и экологии.

Мы глубоко признательны Я.И. Старобогатову за эталонные рисунки раковин прудовиков, ценные консультации и помощь в определении материала в период с 1994 по 2000 гг.

## Результаты и их обсуждение

Современный список моллюсков семейства *Lymnaeidae* востока Европейской России и Урала насчитывает 45 видов (табл. 1). Наиболее богато представлен род *Lymnaea* (9 подродов, 42 вида). Род *Aenigmomphiscola* насчитывает три вида.

Среди подродов рода *Lymnaea* особенно разнообразен подрод *Peregriana* – в его составе установлено 19 видов. Подрод *Stagnicola* насчитывает 10 видов, *Muxas* – 3, *Corvusiana*, *Lymnaea* s.str., *Galba* и *Radix* – по 2, *Ladislavella* и *Sibirigalba* – по одному виду.

На востоке Европейской России, включая западный макросклон Урала, выявлено 36 видов прудовиков. Из них 32 вида зарегистрированы в бассейне Волги (включая Каму). На северо-востоке Европейской России (бассейны р. Мезени, Вычегды, Печоры и Коротаихи) обнаружен 21 вид. На восточном макросклоне Урала установлено 33 вида.

Таксономический и номенклатурный статус некоторых видов требует специального обсуждения.

Так, в табл. 1 указан *Lymnaea (Peregriana) ampla* (Hartmann, 1821). В литературе, посвященной малакофауне востока Европейской России [Лешко, 1998; Шадрин, Паньков, 2000; Лешко, Шадрин, Паньков, 2001; Шихова, 2004; Михайлов, 2015], этот вид был обозначен биноменом *Lymnaea patula* (Da Costa, 1778).

Под этим же названием он фигурирует в определителях [Старобогатов, 1977; Старобогатов и др., 2004] и монографии Н.Д. Круглова [2005]. Исследования, проведенные М.В. Винарским и П. Глёрсом [Vinarski, Glöer, 2007] показали, что биномен *Turbo patulus* Da Costa, 1778, прежде считавшийся старшим синонимом *Limnaea auricularius* var. *ampla* Hartmann, 1821, на самом деле таковым не является, и данный вид впредь должен именоваться *Lymnaea (Peregriana) ampla* (Hartmann, 1821).

В списке прудовиков бассейна Северного Ледовитого океана в качестве самостоятельного вида фигурирует *Lymnaea (Stagnicola) zebrella* (B. Dybovski, 1913). Прежде эти моллюски рассматривались как подвид *Lymnaea (Stagnicola) atra* (Schranck, 1803). Этим биноменом они были обозначены и в работах Ю.В. Лешко с соавторами [Лешко, 1998; Лешко, Шадрин, Паньков, 2001]. Учитывая значительные конхиологические различия между *L. zebrella* и *L. atra* s.str., обособленность их ареалов, а также отсутствие сведений об



анатомическом строении *L. zebrella*, И.М. Хохуткин, М.В. Винарский и М.Е. Гребенников [2009]

предложили рассматривать этих прудовиков в ранге самостоятельного вида.

Таблица 1  
Таксономический состав и географическое распространение прудовиков востока Европейской России и Урала

Вид	Регион									Географическое распространение
	Бассейн Мезени	Бассейн Вычегды	Бассейн Печоры	Бассейн Коротайхи	Бассейн Средней Волги (Самарская область)	Бассейн Вятки	Бассейн Верхней и Средней Камы	Бассейн Белой	Восточный Урал	
<i>Lymnaea (Corvusiana) kasakensis</i> Mozley, 1934	-	-	-	-	-	-	-	11	11	У, ЗС
<i>Lymnaea (Corvusiana) corvus</i> (Gmelin, 1791)	-	-	-	-	4, 5	-	-	-	-	Е
<i>Lymnaea (Corvusiana) sp. (aff. corvus)</i>	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-
<i>Lymnaea (Lymnaea) fragilis</i> (Linnaeus, 1758)	1, 2	1, 2	1, 2	3	4, 5	7, 8, -	2, 3, 9	3, 11	3, 11	Е, С
<i>Lymnaea (Lymnaea) stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	3	3	4, 5	7, 8, -	2, 3, 9	3, 11	3, 11	П
<i>Lymnaea (Galba) oblonga</i> (Puton, 1847)	-	-	-	-	-	-	2, 9	-	-	Е, СА
<i>Lymnaea (Galba) truncatula</i> (Müller, 1774)	1, 2	1, 2	1, 2, 3	1, 2, 3	4, 5	7, 8	2, 3	3, 11	3, 11	Е, ЗС
<i>Lymnaea (Stagnicola) archangelica</i> Kruglov et Starobogatov, 1986	-	-	1, 2	3	-	-	-	-	-	СЕ, ЗС
<i>Lymnaea (Stagnicola) palustris</i> (Müller, 1774)	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	4, 5	7	2, 3, 9	3, 11	3, 11	Е, ЗС
<i>Lymnaea (Stagnicola) atra</i> (Schranck, 1803)	-	-	-	-	4	7	2, 9	11	-	Е
<i>Lymnaea (Stagnicola) zebrella</i> (B. Dybovski, 1913)	1, 2	1, 2	1, 2	3	-	-	-	-	3, 11	СЕ, С
<i>Lymnaea (Stagnicola) callomphala</i> (Servain, 1881)	-	-	-	-	-	-	-	11	11	Е
<i>Lymnaea (Stagnicola) turricula</i> (Heid, 1836)	-	-	-	-	4, 5	7	-	-	-	Е
<i>Lymnaea (Stagnicola) danubialis</i> (Schranck, 1803)	-	-	-	-	4	-	-	-	11	Е
<i>Lymnaea (Stagnicola) saridalensis</i> Mozley, 1934	-	-	-	-	-	-	3	3	3, 11	У, ЗС
<i>Lymnaea (Stagnicola) ventricosella</i> (B. Dybovski, 1913)	-	-	-	-	-	-	-	-	3	С
<i>Lymnaea (Stagnicola) gloeri</i> Vinarski, 2011	-	-	-	-	-	-	-	-	3	ЗС
<i>Lymnaea (Ladislavella) terebra</i> (Westerlund, 1884)	-	-	2, 3	3	-	-	3	3	3, 11	СЕ, С
<i>Lymnaea (Sibirigalba) sibirica</i> (Westerlund, 1885)	-	-	-	-	-	-	-	-	3, 11	С
<i>Lymnaea (Radix) auricularia</i> (Linnaeus, 1758)	1, 2	1, 2	1, 2, 3	1, 2, 3	4, 5	7, 8, -	2, 3, 9	3, 11	3, 11	П
<i>Lymnaea (Radix) psilia</i> (Bourguignat, 1862)	-	-	-	-	-	7	2, 3, 9	3, 11	3, 11	П
<i>Lymnaea (Peregriana) peregra</i> (Müller, 1774)	1, 2	1, 2	1, 2, 3	3	4, 5	7, 8	2, 3, 9	3, 11	3, 11	Е, ЗС
<i>Lymnaea (Peregriana) carelica</i> Kruglov et Starobogatov, 1983	-	-	-	-	-	7	-	-	-	ВЕ

Продолжение табл. 1

Вид	Регион									Географическое распространение
	Бассейн Мезени	Бассейн Вычегды	Бассейн Печоры	Бассейн Коротыхи	Бассейн Средней Волги (Самарская область)	Бассейн Вятки	Бассейн Верхней и Средней Камы	Бассейн Белой	Восточный Урал	
<i>Lymnaea (Peregriana) monardi</i> (Hartmann, 1841)	1, 2	-	1	-	4	7, 8	2	3	3, 11	Е
<i>Lymnaea (Peregriana) zazurnensis</i> Mozley, 1934	-	-	-	-	-	-	-	-	3, 11	С
<i>Lymnaea (Peregriana) mucronata</i> (Held, 1836)	-	-	-	-	-	-	2	-	-	Е
<i>Lymnaea (Peregriana) juribeica</i> Kruglov et Starobogatov, 1984	-	-	-	-	-	-	-	-	11	ЗС
<i>Lymnaea (Peregriana) ampullacea</i> (Rossmäessler, 1835)	1, 2	1, 2	1, 3	3	-	7	2, 3	3, 11	3, 11	Е, С
<i>Lymnaea (Peregriana) intermedia</i> Lamarck, 1822	-	1, 2	1, 2, 3	3	4	7	3, +	3, 11	3, 11	Е, С
<i>Lymnaea (Peregriana) balthica</i> (Linnaeus, 1758)	1, 2	-	1, 2, 3	3	-	7, 8, 1	2, 3, 9	3, 11	3, 11	Е, С
<i>Lymnaea (Peregriana) igarkae</i> Gundriser et Starobogatov, 1979	-	-	-	-	-	-	-	-	3	С
<i>Lymnaea (Peregriana) ovata</i> (Draparnaud, 1805)	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	4, 5	7, 8, +	2	11	11	Е, С
<i>Lymnaea (Peregriana) lagotis</i> (Schrank, 1803)	1, 2	1, 2	1, 2, 3	3	4, 5	7, 8	2, 3, 9	3	3, 11	Е, С
<i>Lymnaea (Peregriana) fontinalis</i> (Studer, 1820)	1, 2	1, 2	1, 2	-	4	7, 8	2, 9	11	11	Е, С
<i>Lymnaea (Peregriana) ampla</i> (Hartmann, 1821)	1, 2	-	3	3	4, 5	7, +	2, 3, 9	3, 11	3, 11	Е, С
<i>Lymnaea (Peregriana) hartmanni</i> (Studer, 1820)	-	-	-	-	-	-	2, 9	-	-	Е
<i>Lymnaea (Peregriana) obensis</i> Kruglov et Starobogatov, 1984	-	-	-	-	-	-	-	-	11	ЗС
<i>Lymnaea (Peregriana) tumida</i> (Heeld, 1836)	1	-	1, 2, 3	3	-	7, +	2, 3, 9	3	3, 11	Е, С
<i>Lymnaea (Peregriana) novikovi</i> Kruglov et Starobogatov, 1983	-	-	-	-	-	-	3	3	3, 11	У, С
<i>Lymnaea (Peregriana) dolgini</i> Gundriser et Starobogatov, 1979	-	-	-	-	-	-	-	-	3, 11	ЗС
<i>Lymnaea (Myxas) mabilleyi</i> (Locard, 1893)	1, 2	-	-	-	-	-	-	-	-	Е
<i>Lymnaea (Myxas) glutinosa</i> (Müller, 1774)	1, 2	1, 2	1, 2	-	5	7, +	2, 9	3	11	Е, С
<i>Lymnaea (Myxas) dupuyi</i> (Locard, 1893)	1, 2	-	-	-	-	-	-	-	-	Е
<i>Aenigmomphiscola europaea</i> Kruglov et Starobogatov, 1981	-	-	-	-	6	-	-	33, 11	-	ВЕ
<i>Aenigmomphiscola uvalievae</i> Kruglov et Starobogatov, 1981	-	-	-	-	6	-	-	33, 11	-	ВЕ, ЗС, К
<i>Aenigmomphiscola kasakhstanika</i> Kruglov et Starobogatov, 1981	-	-	-	-	-	-	-	-	11	ЗУ, К
<b>Всего</b>	<b>17</b>	<b>12</b>	<b>18</b>	<b>16</b>	<b>19</b>	<b>20</b>	<b>25</b>	<b>25</b>	<b>33</b>	

Условные обозначения: Знаком «+» отмечены виды, известные по оригинальным неопубликованным данным. Цифрами отмечены виды, известные по литературным и опубликованным оригинальным данным: 1 – [Лешко, 1998]; 2 – [Лешко, Шадрин, Паньков, 2001]; 3 – [Винарский, 2014]; 4 – [Михайлов, 2015]; 5 – [Виноградов, 2006]; 6 – [Круглов, 2005]; 7 – [Шихова, 2004]; 8 – [Холмогорова и др., 2012]; 9 – [Шадрин, Паньков, 2000]; 10 – [Паньков, 1997]; 11 – [Хохуткин, Винарский, Гресьников, 2009].

Географическое распространение: П – Палеарктика; Е – Европа; СЕ – Северная Европа; ВЕ – восточная Европа; У – Урал; С – Сибирь; ЗС – Западная Сибирь; СА – Средняя Азия; ЗУ – Зауралье; К – Казахстан.

В составе малакофауны Восточного Урала присутствуют прудовики *Lymnaea (Ladislavella) terebra* (Westerlund, 1884). Н.Д. Кругловым [2005] этот вид традиционно рассматривается в составе

подрода *Stagnicola*.

Однако при всём морфологическом сходстве прудовиков *Stagnicola* в традиционном объёме этого таксона, данные молекулярной генетики однозначно показали, что в его рамках присутствует чётко очерченная группа, заслуживающая выделения в самостоятельный подрод. Среди научных названий, пригодных для обозначения этой группы, номенклатурный приоритет имеет *Ladislavella* [Холуткин, Винарский, Гребенников, 2009].

Для двух региональных фаун прудовиков востока Европейской России – бассейнов Средней Волги [Ясюк, 2005; Виноградов, 2006] и Печоры [Лешко, 1998] – указан вид *Lymnaea (Omphiscola) glabra* (Müller, 1774). Эти определения вызывают серьезные сомнения, поскольку представители подрода *Omphiscola* по морфологическим признакам практически неотличимы от видов рода *Aenigmomphiscola*, а в некоторых случаях геометрия их раковин полностью совпадает [Старобогатов и др., 2004]. К тому же, многочисленные указания *L. glabra* для территории России на проверку оказались относящимися к видам рода *Aenigmomphiscola*. Все достоверные находки видов подрода *Omphiscola* относятся к бассейнам Северного и Балтийского морей. На территории России этот подрод известен по единственной находке *Lymnaea (Omphiscola) clavata* (Westerlund, 1884) из старицы р. Луги в Ленинградской области [Старобогатов и др., 2004].

Что касается бассейна Средней Волги, то с достаточной уверенностью можно судить, что находки прудовиков, идентифицированных как *L. glabra*, на самом деле относятся либо к *Aenigmomphiscola europaee* Kruglov et Starobogotov, 1981, либо к *Aenigmomphiscola uvalievae* Kruglov et Starobogotov, 1981. Оба вида отмечены в Средне-Волжской провинции, а *Ae. europaee* по единственной находке известен из бассейна Дона [Круглов, 2005].

Сложнее с указанием *L. glabra* для бассейна Печоры. Поскольку виды рода *Aenigmomphiscola* тяготеют к степным районам юга России и Северного Казахстана, ожидать их в тундровых озёрах Заполярья не приходится. Столь же трудно представить и присутствие здесь любого из видов подрода *Omphiscola*, характеризующихся как обитатели временных водоёмов умеренной зоны, к тому же на значительном удалении от основной части ареала.

Возможно, как *L. glabra* был определен другой вид из числа прудовиков, относящихся к омфискола-подобной жизненной форме [по: Круглов, 2005]. Поскольку большое конхиологическое сходство этих моллюсков осложняет использование признаков раковины при их идентификации [Круглов, 2005], ошибочное определение весьма вероятно.

Помимо рода *Aenigmomphiscola* и подрода *Omphiscola* из рода *Lymnaea*, к омфискола-подобной жизненной форме принадлежат три вида прудовиков из подрода *Stagnicola* s.lat.

Один из них, *Lymnaea (Stagnicola) llogyra* (Westerlund, 1887), распространен в бассейне р. Амура и в Приморье. Другой, *Lymnaea (Stagnicola) iliensis* Lazareva, 1967, известен из юго-восточного Казахстана. Следовательно, ни один из них не может рассматриваться в качестве вероятного обитателя тундровых озёр бассейна р. Печоры.

По-видимому, как *L. glabra* был определен третий вид омфискола-подобных стагниколин, а именно *L. terebra*. Эти прудовики широко распространены в Сибири, Северном и Центральном Казахстане, неоднократно указывались для Северной и Восточной Европы. На территории Европейской России его достоверные находки долгое время не были известны, однако их вполне можно было предвидеть. Это ожидание оправдалось совсем недавно, когда *L. terebra* был обнаружен в бассейне р. Коротайхи и в северо-восточной части бассейна р. Печоры [Винарский, 2014].

Исходя из вышесказанного, мы исключаем *L. glabra* из списков прудовиков бассейна р. Печоры.

В список прудовиков бассейна Верхней и Средней Камы включен *Lymnaea (Corvusiana) sp.*, известный по единственному экземпляру из Кротовского озера (черта г. Кунгура, бассейн р. Сылвы). По мнению Я.И. Старобогатова, этот моллюск, скорее всего, принадлежит к виду *Lymnaea (Corvusiana) corvus* (Gmelin, 1791), однако недостаточно хорошая сохранность раковины не позволила судить об этом уверенно.

В списке прудовиков бассейна Верхней и Средней Камы фигурирует *Lymnaea (Peregriana) intermedia* Lamarck, 1822. Впервые для региона этот вид был указан из бассейна р. Сылвы [Паньков, 1997]. Однако данное определение при проверке Я.И. Старобогатовым не подтвердилось, и *L. intermedia* был исключен из списков малакофауны Пермского Прикамья [Шадрин, 2000 б)]. Тем не менее, в последующие годы прудовики *L. intermedia* неоднократно отмечались в наших сборах, а также были указаны М.В. Винарским [2014] для уральских притоков р. Камы. Таким образом, присутствие вида в региональной малакофауне может считаться доказанным.

В списках прудовиков бассейна р. Вятки [Холмогорова и др., 2012], бассейна Средней Камы, р. Белой и Восточного Урала [Винарский, 2014] фигурирует *Lymnaea parapsilia* (Vinarski et Glöer, 2009). В то же время, в них нет *Lymnaea psilia* (Bourguignat, 1862), указывавшегося для этих территорий в более ранних публикациях [Шадрин, Паньков, 2000; Лешко, Шадрин, Паньков, 2001;

Шихова, 2004; Хохуткин, Винарский, Гребенников, 2009].

По мнению авторов первоописания *L. parapsilia*, биномен *L. psilia* есть младший синоним научного названия *Lymnaea auricularia* (Linnaeus, 1758), поскольку раковины *L. psilia* из типовой коллекции Ж. Бургинья морфологически неотличимы от раковин ювенильных особей *L. auricularia*. На этом основании М.В. Винарский и П. Глёр описали прудовиков из Восточной Европы и Сибири, относившихся ранее к *L. psilia*, как новый для науки вид [Vinarski, Glöer, 2009].

На наш взгляд, описание нового вида носит успешный характер. Большое сходство прудовиков по конхнологическим признакам – далеко не редкость, и синонимия биноменов *L. psilia* и *L. auricularia* не является доказанной. В связи с этим, мы отказываемся от использования научного названия *L. parapsilia* в номенклатурных целях и оставляем *L. psilia* в списках *Lymnaeidae* севера и востока Европейской России и Урала.

Объем фаун прудовиков в разных частях востока Европейской России и Урала неодинаков. На-

блюдается явственная тенденция их обеднения в направлении с юга на север. Так, если в бассейне р. Камы прудовики насчитывают 31 вид, то в бассейнах р. Мезени, Вычегды, Печоры и Коротайхи, вместе взятых, их всего 21. Такая же тенденция установлена для фауны *Pisidioidea* Севера и Востока Европейской России и Урала [Овчанкова, Паньков, Шадрин, 2015], а также легочных моллюсков Восточного Урала и Западной Сибири [Винарский, 2014].

Фауна прудовиков восточной части Европейской России и Урала представлена видами, имеющими различное географическое распространение (табл. 2). Почти треть её складывается за счёт широкоареальных (палеарктических и европейско-сибирских) элементов. Примерно столько же обеспечивают элементы европейского зоогеографического комплекса. Для ряда из них западный макросклон Урала является восточной границей ареалов. Другие переваливают Уральский хребет, достигая в своем движении на восток разных рубежей – от восточного макросклона Урала до Западной Сибири и Средней Азии.

Таблица 2

Зоогеографический состав фауны прудовиков востока Европейской России и Урала (%)

Регион	Ареал									Итого
	Бассейн Мезени	Бассейн Вычегды	Бассейн Печоры	Бассейн Коротайхи	Бассейн Средней Волги (Самарская область)	Бассейн Вятки	Бассейн Верхней и Средней Камы	Бассейн Белой	Восточный Урал	
Палеарктический	5.9	8.3	11.1	12.5	10.5	15.0	12.0	12.0	9.1	6.7
Европейско-Сибирский	52.9	58.4	55.6	50.0	36.8	50.0	40.0	40.0	30.3	24.4
Европейско-Западносибирский	17.6	25.0	16.7	18.8	15.8	15.0	12.0	12.0	6.1	6.7
Европейско-Среднеазиатский	0	0	0	0	0	0	4.0	0	0	2.2
Европейский	17.6	0	0	0	26.3	15.0	20.0	12.0	9.1	17.8
Восточноевропейский	0	0	0	0	5.3	5.0	0	4.0	0	4.5
Западносибирский	0	0	0	0	0	0	0	0	12.1	8.9
Сибирский	0	0	0	0	0	0	0	0	15.1	11.0
Уральско-Сибирский	0	0	0	0	0	0	4.0	4.0	3.0	2.2
Сибирско-Североевропейский	6.0	8.3	11.1	12.5	0	0	4.0	4.0	6.1	4.5
Западносибирско-Североевропейский	0	0	5.5	6.2	0	0	0	0	0	2.2
Уральско-Западносибирский	0	0	0	0	0	0	4.0	8.0	6.1	4.5
Восточноевропейско-западносибирско-казахстанский	0	0	0	0	5.3	0	0	4.0	0	2.2
Зауральско-Казахстанский	0	0	0	0	0	0	0	0	3.0	2.2
Итого	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Заметный вклад в формирование фауны прудовиков вносят представители сибирского зоогеографического комплекса. Часть из них (5 видов) в западном направлении не выходят за пределы восточного макросклона Урала. Один вид – *Lymnaea*

*novikovi* Kruglov et Starobogatov, 1983 – проникает в верхние части бассейнов р. Чусовой и Уфы [Винарский, 2014]. Два вида – *L. zebrella* и *L. terebra* – заходят далеко в Европу по её северным областям.

Довольно существенную роль в фауне прудовиков восточной части Европейской России и Урала играют выходцы из Западносибирского фаунистического центра [по: Круглов, 2005]. Часть из них известна только из Западной Сибири и прилегающих районов Урала. Другие проникают в Европу, останавливаясь на разных рубежах. Так, *Lymnaea kazakensis* Mozley, 1934 и *Lymnaea saridalensis* Mozley, 1934 известны из восточной (уральской) части бассейна р. Камы [Хохуткин, Винарский, Гребенников, 2009; Винарский, 2014]. *Aenigmatomphiscola uvalievae* доходит до Средней Волги, *Aenigmatomphiscola europaea* достигает бассейна Дона [Круглов, 2005]. Крайней западной точкой нахождения *Lymnaea archangelica* Kruglov et Starobogatov, 1986 является нижняя часть бассейна Северной Двины [Круглов, 2005].

Количество видов, эндемичных для восточной части Европейской России и Урала, невелико. К ним относится *Lymnaea gloeeri* Vinarski, 2011 и *Aenigmatomphiscola europaea*.

Представленность и соотношение различных зоогеографических элементов фауны прудовиков в разных частях региона неодинаковы. Так, в направлениях с запада на восток и с юга на север закономерно снижаются абсолютное количество и доля видов с европейским типом ареалов при одновременном увеличении вклада широкоареальных и сибирско-североевропейских элементов (табл. 2).

Закономерности в изменении объема фауны и соотношения зоогеографических групп прудовиков востока Европейской России и Урала в основных чертах повторяют закономерности, известные для двустворчатых моллюсков надсемейства Pisidioidea [Овчанкова, Паньков, Шадрин, 2015] и некоторых отрядов амфиботических насекомых [Паньков, 2000].

Как было показано ранее [Паньков, 2000], эти закономерности согласуются с реконструкциями флоро- и фауногенетических событий, предложенных для наземной биоты и, вероятно, объясняются теми же палеоклиматическими факторами и миграционными процессами, имевшими место в позднем плейстоцене и голоцене.

Суть этих процессов сводилась к заполнению «экологического вакуума», образующегося вслед за отступающим ледником, в котором принимали участие наиболее вагильные элементы теплолюбивой европейской и холодолюбивой сибирской плейстоценовых фаун. В результате, в пределах восточной части Европейской России и Урала, сформировалась молодая фауна прудовиков с явными признаками аллохтонности: гетерогенным и малоспецифичным зоогеографическим составом и значительной долей широкоареальных элементов.

## Выводы

1. В составе фауны семейства Lymnaeidae востока Европейской России и Урала насчитывается 45 видов. Наиболее богато представлен род *Lymnaea* (9 подродов, 42 вида). Род *Aenigmatomphiscola* насчитывает три вида. Среди подродов рода *Lymnaea* особенно разнообразен подрод *Peregriana* – в его составе установлено 19 видов. Подрод *Stagnicola* насчитывает 10 видов, *Muxas* – 3, *Corvusiana*, *Lymnaea* s.str., *Galba* и *Radix* – по 2, *Ladislavella* и *Sibirigalba* – по одному виду.

2. На востоке Европейской России выявлено 36 видов прудовиков. Из них 32 вида зарегистрированы в бассейне р. Волги. На северо-востоке Европейской России обнаружен 21 вид. На восточном макросклоне Урала и прилегающих территориях установлено 33 вида.

3. Фауна прудовиков региона представлена видами, имеющими различное географическое распространение. Её основу составляют европейско-сибирские, европейские и сибирские виды. Заметный вклад вносят узкоареальные виды – выходцы из западносибирского фаунистического центра.

4. Представленность и соотношение зоогеографических элементов в разных частях региона неодинаковы. В направлениях с запада на восток и с юга на север снижаются абсолютное количество и доля видов с европейским типом ареалов при одновременном увеличении вклада широкоареальных и сибирско-североевропейских элементов.

## Библиографический список

- Винарский М.В. Легочные моллюски (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeiformes) Урала и Западной Сибири: дис. ... д-ра биол. наук. Омск, 2014. 80 с.
- Виноградов А.В. Фауна водных моллюсков Mollusca Самарской области // Степи Северной Евразии: тез. докл. IV Междунар. симпозиума. Оренбург, 2006. С. 97–99.
- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.: ИЛ: Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.
- Круглов Н.Д. Моллюски семейства прудовиков (Lymnaeidae Gastropoda Pulmonata) Европы и Северной Азии. Смоленск: Изд-во СГПУ, 2005. 507 с.
- Круглов Н. Д., Старобогатов Я.И. К построению современной системы моллюсков семейства Lymnaeidae (Gastropoda Pulmonata) // Чтения памяти профессора В.В. Станчинского. Смоленск, 1992. С. 23–29.
- Лешко Ю.В. Моллюски // Фауна европейского Северо-Востока России. СПб.: Наука, 1998. Т. 5, ч. 1. 168 с.
- Лешко Ю.В., Шадрин Н.Ю., Паньков Н.Н. Фауна и зоогеографическая характеристика пресноводных моллюсков Западного Урала и Тимана // Фауна и экология беспозвоночных животных Европейского Северо-Востока России. Сыктывкар, 2001. С. 152–164.

- Михайлов Р.А. Эколого-фаунистический анализ пресноводных моллюсков Средней и Нижней Волги: дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2015. 188 с.
- Овчанкова Н.Б., Паньков Н.Н., Шадрин Н.Ю. Фауна и зоогеографическая характеристика моллюсков надсемейства Pisiidoidea севера и востока Европейской России // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2015. Т. 25, вып. 2. С. 126–134.
- Паньков Н.Н. Зообентос текучих вод Прикамья. Пермь: Гармония, 2000. 192 с.
- Старобогатов Я.И. Класс брюхоногие моллюски *Gastropoda* // Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. Планктон, бентос. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. С. 152–174.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб.: Наука, 2004. Т. 6. 528 с.
- Шадрин Н.Ю. К фауне водных моллюсков заказника «Предуралье» (среднее течение р. Сытвы) // Вестник Пермского университета. 2000а. Вып. 3. Заказник «Предуралье». С. 205–212.
- Шадрин Н.Ю. К фауне брюхоногих моллюсков сем. Lymnaeidae и Vithyniidae Пермской области // Экологические основы стабильного развития Прикамья: материалы науч.-практ. конф. Пермь, 2006. С. 199–201.
- Шадрин Н.Ю., Паньков Н.Н. Фауна пресноводных моллюсков Пермской области // Вестник Пермского университета. 2000. Вып. 2. Биология. С. 255–264.
- Шихова Т.Г. Фауна моллюсков бассейна реки Вятки и Вятско-Двинской водораздельной области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2004. 27 с.
- Холмогорова Н.В. и др. Материалы к фауне пресноводных брюхоногих моллюсков (*Mollusca: Gastropoda*) Удмуртской республики // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2012. Вып. 2. С. 47–55.
- Ясюк В.П. Водные моллюски: определитель, краткий справочник по экологии водных моллюсков Самарской области. Самара: Изд-во СГПУ, 2005. 90 с.
- Kruglov N.D., Starobogatov Y.I. Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (*Gastropoda Pulmonata Lymnaeiformes*) of Palaearctic and adjacent river drainage areas Part. 1. // *Ruthenica*. 1993a. № 3 (1). P. 65–92.
- Kruglov N.D., Starobogatov Y.I. Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (*Gastropoda Pulmonata Lymnaeiformes*) of Palaearctic and adjacent river drainage areas Part. 2. // *Ruthenica*. 1993b. № 3 (2). P. 161–180.
- Vinarski M.V., Glöer P. Taxonomical notes on Euro-Siberian freshwater molluscs. 1. *Turbo patulus* Da Costa, 1778 is not a senior synonym of *Limneus ampla* Hartmann, 1821 (*Mollusca: Gastropoda, Lymnaeidae*) // *Ruthenica*. 2007. Vol. 17, № 1/2. P. 55–63.
- Vinarski M.V., Glöer P. Taxonomical notes on Euro-Siberian freshwater molluscs. 4. Re-examination of *Lymnaea psilia* Bourguignat, 1862, with the description of *Radix parapsilia* n. sp. (*Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae*) // *Arch. Mollusk.* 2009. Bd. 138, II. 2. S. 123–136.

## References

- Vinarski M.V. *Legochnye molluski* (*Mollusca: Gastropoda: Lymnaeiformes*) *Urala i Zapadnoj Sibiri* [*Pulmonary mollusks (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeiformes) of Urals and Western Siberia*]. Dis. ... D. B. S. Omsk, 2014. 80 p. (In Russ.)
- Vinogradov A.V. [The fauna of aquatic mollusks *Mollusca* of Samara region]. *Stepi Severnoj Evrazii* [*Steppes of Northern Eurasia: Abstracts of the IV International Symposium*]. Orenburg, 2006, pp. 97–99. (In Russ.)
- Zhadin V.I. *Molluski presnych i solonovatykh vod SSSR* [*Mollusks of fresh and brackish waters of the USSR*]. Moscow, Leningrad, USSR Academy of Sciences Publ. 1952. 376 p. (In Russ.)
- Kruglov N.D. *Molluski semejstva prudovikov (Lymnaeidae Gastropoda Pulmonata) Evropy i Severnoj Azii* [*Mollusks of Lymnaeidae family (Lymnaeidae Gastropoda Pulmonata) of Europe and North Asia*]. Smolensk, SSTU Publ., 2005. 507 p. (In Russ.)
- Kruglov N.D., Starobogatov Ya. I. [On the construction of a modern system of mollusks of Lymnaeidae family (*Gastropoda Pulmonata*)] *Čtenija pamjati profesora V.V. Stančinskogo* [Reading the memory of Professor Stanchinsky V.V.]. Smolensk, 1992, pp. 23–29. (In Russ.)
- Leshko. Ju.V. [Molluscs] *Fauna evropejskogo Severo-Vostoka Rossii* [Fauna of the European North-East of Russia]. St.Petersburg, Nauka Publ., 1998. V. 5, P. 1. 168 p. (In Russ.)
- Leshko. Ju.V., Shadrin N.Yu., Pan'kov N.N. [Fauna and zoogeographical characteristic of freshwater mollusks of the Western Urals and Timan]. *Fauna i ekologija bespozvonočnykh životnykh Evropejskogo Severo-Vostoka Rossii* [Fauna and ecology of invertebrate animals of European North-East Russia]. Syktyvkar, 2001, pp. 152–164. (In Russ.)
- Mikhailov R.A. *Ėkologo-faunističeskij analiz molluskov Srednej i Nižnej Volgi* [Ecological and faunistic analysis of freshwater mussels Middle and Lower Volga river]. Dis. ... C. B. S. Togliatti, 2015. 188 p. (In Russ.)
- Ovchankova N.B., Pan'kov N.N., Shadrin N.Yu. [Fauna and zoogeographical characteristics of mollusks of superfamily Pisiidoidea of north and east of European Russia] // *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Ser. Biologija. Nauki o Zemle*. 2015, V. 25, iss. 2, pp. 126–134. (In Russ.)
- Pan'kov N.N. *Zoobentos tekučich vod Priram'ja* [Zoobenthos of running waters of Prikamie]. Perm: Garmonia Publ., 2000. 192 p. (In Russ.)
- Starobogatov Ya.I. [Class of *Gastropoda*] *Opređitel' presnovodnykh bespozvonočnykh evropejskoj časti SSSR* [Determinant of fresh-water invertebrates of the European part of USSR. Plankton, benthos]. St.Petersburg, Hydrometeoizdat Publ., 1977, pp. 152–174. (In Russ.)
- Starobogatov Ya.I., Prozorova L.A., Bogatov V.V., Saenko E.M. *Opređitel' presnovodnykh bespoz-*

- voночных Rossi i sopedel'nykh territorij* [Determinant of freshwater invertebrates of Russia and neighborhood territories]. St.Petersburg, Nauka Publ., 2004, V. 6. 528 p. (In Russ.)
- Shadrin N.Yu. [On the fauna of aquatic mollusks of "Urals" reserve (middle reaches of Sylva river)] // *Vestnik Permskogo universiteta*, 2000a, Iss. 3, pp. 205-212. (In Russ.)
- Shadrin N.Yu. [On the fauna of gastropods of Lymnaeidae and Bithyniidae families of Perm region] // Ecological bases of stable development of Prikamye: Proceedings of the Conference. Perm, 2000b, pp. 199-201. (In Russ.)
- Shadrin N. Yu., Pan'kov N.N. [The fauna of freshwater molluscs of the Perm region] // *Vestnik Permskogo universiteta*, 2000, Iss. 2 (Biology), pp. 255-264. (In Russ.)
- Shihova T. G. *Fauna molluskov bassejna reki Vjarki i Vjatsko-Dvinskoy vodorazdel'noj oblasti* [Fauna of molluscs of Vyatka River Basin and Vyatka-Dvina watershed area]. Abstract dis. ... С. В. S. St.Petersburg, 2004. 27 p. (In Russ.)
- Kholmogorova N.V., Kargapol'tseva I.A., Vinarski M.V., Lazutkina F.A. [Materials to the fauna of the freshwater gastropods (Mollusca: Gastropoda) of Udmurt Republic] // *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Ser. Biologija. Nauki o Zemle*, 2012, Iss. 2, pp. 47-55. (In Russ.)
- Yasiuk V.P. *Vodnye molluski* [Water mollusks: determinant, quick reference of the ecology of aquatic mollusks of Samara region]. Samara: SSTU Publ., 2005. 90 p. (In Russ.)
- Kruglov N.D., Starobogatov Y.I. Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda Pulmonata Lymnaeiformes) of Palaearctic and adjacent river drainage areas Part. 1. *Ruthenica*, 1993a, N 3 (1), pp. 65-92.
- Kruglov N.D., Starobogatov Y.I. Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda Pulmonata Lymnaeiformes) of Palaearctic and adjacent river drainage areas Part. 2. *Ruthenica*, 1993b, N 3 (2), pp. 161-180.
- Vinarski M.V., Glöer P. Taxonomical notes on Euro-Siberian freshwater molluscs. 1. Turbo patulus Da Costa, 1778 is not a senior synonym of Limneus ampla Hartmann, 1821 (Mollusca: Gastropoda, Lymnaeidae). *Ruthenica*, 2007, V.17, N ½, pp. 55-63.
- Vinarski M.V., Glöer P. Taxonomical notes on Euro-Siberian freshwater mollusks. 4. Re-examination of Lymnaea psilia Bourguignat, 1862, with the description of Radix parapsilia n. sp. (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae). *Arch. Mollusk.*, 2009. Bd. 138, H. 2. S. 123-136.

Поступила в редакцию 25.11.2015

#### Об авторах

Паньков Николай Николаевич, кандидат биологических наук, профессор кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614990, Пермь, ул. Букирева, 15; hydropsyche@yandex.ru; (342)2396501

Овчанкова Надежда Борисовна, аспирант кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614990, Пермь, ул. Букирева, 15; backdrift@mail.ru; (342)2396501

Шадрин Николай Юрьевич, аспирант кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614990, Пермь, ул. Букирева, 15; shadrinn@rambler.ru

#### About the authors

Pan'kov Nicolay Nikolaevich, Candidate of Biology, Professor at Department of Invertebrate Zoology and water ecology Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; hydropsyche@yandex.ru; (342)2396501

Ovchankova Nadezhda Borisovna, graduate student at Department of Invertebrate Zoology and water ecology Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; backdrift@mail.ru; (342)2396501

Shadrin Nicolay Yur'evich, graduate student at Department of Invertebrate Zoology and water ecology Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; shadrinn@rambler.ru

УДК 597.552.5

**А. В. Скоринова, Е. А. Зиновьев**

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

## К СКЛЕРИТОМЕТРИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ ЧЕШУИ ХАРИУСА БАСЕЙНА Р. ПЕЧОРЫ

Дана склеритометрическая характеристика чешуи хариуса ряда притоков и основного русла р. Усы и Печоры. Количество склеритов в области прироста варьирует по срокам вылова рыб. Область прироста текущего года на чешуе рыб ранних сроков вылова (май) не выражена. Зона прироста склеритов на чешуе хариусов, выловленных в июне–июле, выражена четко и составляет в среднем от 2.5 до 5.8 склеритов в зависимости от популяции и конкретного срока сбора. Число склеритов в области прироста в конце сезона (август–сентябрь) приближается к числу склеритов в соответствующих годовых зонах (9–11 склеритов). Максимальное количество склеритов наблюдается на втором и третьем годах жизни, а после четвертого года снижается, что соответствует темпу роста рыбы. Закономерности формирования склеритов на чешуе хариуса однотипны в разных частях Печорского бассейна. Число склеритов в годовой зоне в разных выборках сильно варьирует на первом году жизни, на втором – в меньшей степени, а в старших группах разнообразия почти не наблюдается. Таким образом, различия в скорости роста с возрастом сглаживаются. Закономерностей между количеством склеритов в годовых зонах и местом обитания (в направлении с севера на юг) разнотишных популяций хариуса пока не выявлено.

*Ключевые слова:* европейский хариус; чешуя; склеритометрия; бассейн р. Усы; бассейн р. Печоры.

**A. V. Skorinova, E. A. Zinoviev**

Perm State University, Perm, Russian Federation

## TO THE SCLERITOMETRIC CHARACTERISTICS OF GRAYLING SCALE IN THE PECHORA BASIN

The scleritometric characteristics of grayling scale from several tributaries and the main channel of the rivers Usa and Pechora is present. Number of sclerites in growth area varies in terms of fish catch. The area of growth this year on the scales of the fish which was catch early (May) is not expressed. Growth area of on scales grayling caught in June and July, expressed clearly and averages between 2.5 and 5.8 sclerites depending on the population and specific time of collection. The number of sclerites in growth area at the end of the season (August–September) approaches to the number of sclerites in the relevant annual zones (9–11 sclerites). Maximum of sclerites is observed on the second and third years of life, and after the fourth year it declines which corresponds to the growth rate of fish. Consistent pattern of sclerites on grayling scales is the same type in different parts of the Pechora basin. Number sclerites in annual zone in different samples varies greatly in the first year, in the second - to a lesser degree, in the older groups diversity hardly observed. Thus on-time, the differences in growth rate with age smoothed. Regularities between the number of sclerites in annual zones and habitat (in the direction from north to south) diverse populations of grayling has not yet revealed.

*Key words:* European grayling; scale; scleritometrics; basin river Usa; basin river Pechora.

Подавляющее большинство исследований хариусовых рыб основано на анализе чешуйного материала. Чешуя европейского хариуса разными исследователями характеризуется как достаточно надежная регистрирующая структура [Hutton, 1923; Световидов, 1936; Jones, 1953; Зиновьев, 1967, 2005; Hellowell, 1969; Micha, 1971; Blachuta, Wit-

kowski, Kovalevski, 1986; Bagliniere, Le Louarn, 1987; Коротаева, 2003 и др.].

Некоторые особенности поверхностной структуры чешуи хариуса бассейна р. Усы и специфика формирования границ годовых зон были затронуты нами ранее [Коротаева, Скоринова, Зиновьев, 2011], но склеритометрические характеристики



чешуи описаны не были. Для анализа динамики склеритообразования, более точной оценки возраста и реконструкции роста имеет определенный смысл подсчет числа склеритов в годовых зонах, которое большинство исследователей считает одним из важных параметров чешуи [Ваганов, 1978; Bagliniere, Le Louarn, 1987; Коротаева, 2003 и др.].

### Материал и методы исследования

Для данного исследования проанализирован материал, собранный в 2005–2006 гг. в нижнем течении р. Усы с притоками (Седью, Шар-Ю, Колва) и в 2014 г. в верхнем течении Усы (р. Елец), а также использован материал по бассейну р. Печоры (Щугор, Пижма, озеро в верховьях Ельца), хранящийся на кафедре зоологии позвоночных и экологии Пермского государственного национального исследовательского университета.

Чешую всегда брали в стандартной зоне на уровне 1–3 ряда чешуй выше боковой линии под передней частью спинного плавника на левом боку рыбы. Перед просмотром чешуя очищалась в 4%-ном растворе нашатырного спирта ( $\text{NH}_4\text{OH}$ ), просушивалась фильтровальной бумагой, затем чешуйки помещали между двумя предметными стеклами. Препарат для каждой особи состоял не менее чем из 4 чешуек.

Измерение чешуи и определение возраста производились с помощью бинокулярного микроскопа МБС-9, МБС-10 при увеличении  $2\times 8$ , с использованием окуляр-микрометра. Подсчет склеритов в годовых зонах велся по переднему диагональному радиусу при увеличении  $4\times 8$  (рис. 1). Фотографии чешуи были сделаны с помощью цифровой фотокамеры через бинокулярный микроскоп.

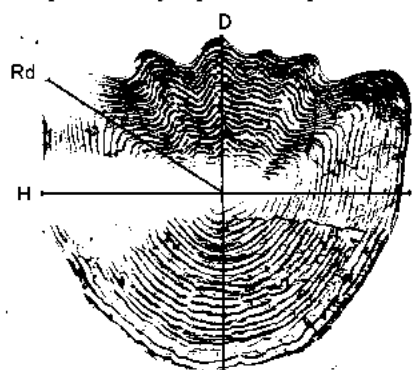


Рис. 1. Основные направления измерений чешуи:

Rd – передний диагональный радиус, H – поперечный диаметр, D – продольный диаметр

### Район исследования

Печора – крупнейшая река севера европейской части России по площади водотока ( $322\,000\text{ км}^2$ ) и протяженностью 1809 км. Бассейн реки расположен на северо-востоке Европейской части страны

(республика Коми и Ненецкий автономный округ). В бассейне Печоры насчитывается 34 571 рек и ручьев и более 60 тыс. озер.

Река Уса является самым крупным притоком Печоры как по площади бассейна и длине, так и по абсолютной водоносности. Свое начало она берет на западных склонах Полярного Урала, протекает в северо-восточной части Республики Коми в направлении с севера на юг и впадает в р. Печору у села Усть-Уса (754 км от устья). Общая протяженность р. Усы 565 км, площадь бассейна  $93\,600\text{ км}^2$ , куда входят области Полярного и Приполярного Урала, северо-восточная часть Печорской (Усинской) равнины и значительная часть Большеземельской тундры. На севере бассейн Усы граничит с бассейнами р. Кары и Коротайхи, на востоке он ограничен водораздельной линией Уральского хребта, с противоположного склона которого берут начало левые притоки нижней Оби (р. Щучья, Сось, Войкар, Сыня) [Кеммерих, 1962]. На западе и юго-западе некоторые притоки р. Усы – Колва, Косью, Б. Сыня – близко сходятся с притоками р. Печоры (р. Лая, Аранец, Б. Паток, впадающий в р. Щугор).

Бассейн р. Усы расположен в трех ландшафтных зонах: тундры, лесотундры и тайги [Зверева, 1962]. Более 40% бассейна лежит за полярным кругом в зоне распространения вечной мерзлоты. Географическое положение бассейна в высоких широтах и удаленность от Атлантического океана определяют суровость климата, возрастающую по мере продвижения на северо-восток.

### Результаты и их обсуждение

Формирование первых склеритов «летней» зоны роста различно по времени не только в разных возрастных группах одной популяции (примерно на две недели раньше у неполовозрелых особей), но и в разных популяциях одного региона [Коротаева, 2003]; еще более существенны отличия в разных водоёмах ареала вида. Так, в водах Великобритании, Северной Италии, Франции оно приурочено к началу апреля [Jones, 1953; Hellowell, 1969; Micha, 1971], в большинстве мест обитания – к началу и середине мая [Зиновьев, 1967, 2005 и др.], в условиях Заполярья к началу июня, иногда июля в зависимости от темпа прогрева вод [Богданов, Михель, Зиновьев, 1978].

Количество склеритов в области прироста текущего года на чешуе хариуса в исследованных пробах сильно варьирует в первую очередь потому, что были использованы разносезонные пробы. Так, наиболее ранним сроком вылова оказалось начало мая, когда были сделаны сборы хариуса р. Усы (06–08.05.2006 г.). В данной выборке область возобновления склеритов в большинстве проб оказалась не выражена (рис. 2, I). Также не оказалось

склеритов в области прироста текущего года на чешуе хариуса р. Колвы в середине июня; только у одного экз. отмечено 2 склерита. В области прироста на чешуе хариуса р. Елец сборов августа–

сентября 2014 г. насчитывалось от 8 до 12 склеритов, что составляет почти полную «летнюю» зону текущего года.

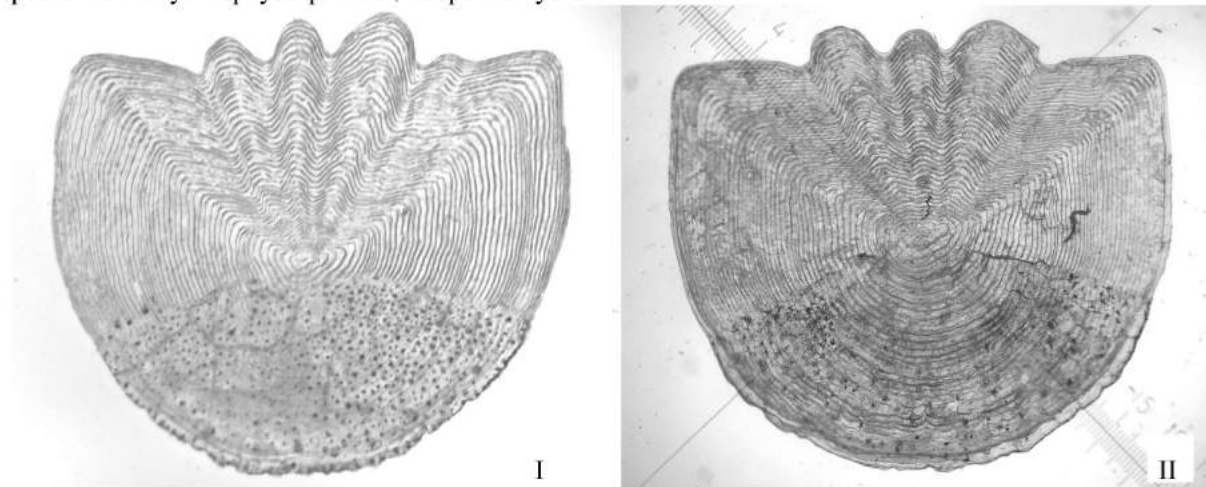


Рис. 2. Формирование прироста текущего года на чешуе хариуса раннего срока вылова:

I – самка, 5 лет,  $L_{sm}=240$  мм, р. Колва (17.06.2007 г.), прирост отсутствует; II – самка, 4+ лет,  $L_{sm}=268$  мм, р. Седью (15.07.2006 г.), имеется прирост текущего года

Область прироста склеритов текущего года на чешуе хариуса р. Седью и р. Усы, выловленных в июне–июле, выражена четко (см. рис. 2, II).

У двухлеток хариуса р. Седью, по данным уловов 2006 г., область прироста представлена в среднем 3.5 склеритами, у трехлеток в среднем 3.3 склеритами (табл. 1). На область прироста чешуи особей в возрасте 3 и 4+ лет приходится по 3.0 склерита. Количество склеритов в зоне прироста на чешуе хариуса р. Седью 2007 г. составляет в

среднем 2.7 склерита в группе трехлеток и 2.5 склерита в группе четырехлеток. При этом разница в количестве склеритов в области прироста среди трехлеток хариуса р. Седью 2006 и 2007 гг. статистически достоверна, хотя сроки вылова отличаются всего на неделю. Можно отметить, что количество склеритов в области прироста у хариуса р. Седью уменьшается с возрастом, но тенденции пока невозможно подтвердить статистически из-за отсутствия старших возрастных групп.

Таблица 1

Количество склеритов в зоне прироста на чешуе хариуса бассейна р. Усы

Водоем	Дата сборов	Возрастные группы, лет						Кол-во экз.
		1+	2+	3+	4+	5+	6+	
р. Седью	24.06–15.07. 2006	3.5/0.14	3.3/0.22	3.0	3.0	–	–	78
р. Седью	27.06–07.07. 2007	–	2.7/0.20	2.5/0.50	–	–	–	28
р. Уса, низовья	14.06–19.07. 2006	–	–	3.7/0.33	5.8/0.63	5.0/1.08	3.0	15
р. Шар-Ю	18–20.08. 2005	9.0	–	9.0/1.00	7.1/0.34	7.5/0.29	–	15

Примечание. В таблице указаны средние значения и ошибка (M/m).

У хариуса р. Усы, выловленного в июне–июле 2006 г., в области прироста наблюдается большее количество склеритов по сравнению с хариусом р. Седью (табл. 1), у четырехлеток в среднем 3.7 склерита, у пятилеток составляет в среднем 5.8 склеритов, шестилеток – 5 склеритов.

В выборке августа 2005 г. хариуса р. Шар-Ю область прироста составляет в группах двух- и четырехлеток в среднем 9 склеритов, в группах пяти-

и шестилеток соответственно 7.1 и 7.5 склерита. В 3+ лет хариус р. Шар-Ю отличается по числу склеритов в зоне прироста от хариуса р. Седью и хариуса р. Усы, что вполне естественно, т.к. проба взята позднее.

Наименьшее количество склеритов у хариуса р. Седью в 2006 г. наблюдается в первой годовой зоне – в среднем 9.8 склерита (табл. 2).

У хариуса р. Усы, выловленного в июне–июле 2006 г., в области прироста наблюдается большее количество склеритов по сравнению с хариусом р.

Седью (табл. 1), у четырехлеток в среднем 3.7 склерита, у пятилеток составляет в среднем 5.8 склеритов, шестилеток – 5 склеритов.

Таблица 2

**Количество склеритов в разных годовых зонах на чешуе европейского хариуса р. Седью, сборы 24.06–15.07.2006 г.**

Возрастные группы, лет	Годовые зоны				Кол-во экз.
	1	2	3	4	
1+	$\frac{6-14}{9.8 \pm 0.19}$ *	-	-	-	53
2+	$\frac{7-13}{10.0 \pm 0.33}$	$\frac{10-16}{13.0 \pm 0.30}$	-	-	23
3+	9.0	11.0	10.0	-	1
4+	8.0	11.0	11.0	12.0	1
Для всех возрастных групп	$\frac{6-14}{9.8 \pm 0.16}$	$\frac{10-16}{12.9 \pm 0.30}$	$\frac{10-11}{10.5 \pm 0.50}$	12.0	78

\* Примечание. В числителе указаны минимальное и максимальное значения признака, в знаменателе –  $M \pm m$ .

В выборке августа 2005 г. хариуса р. Шар-Ю область прироста составляет в группах двух- и четырехлеток в среднем 9 склеритов, в группах пяти- и шестилеток соответственно 7.1 и 7.5 склерита. В 3+ лет хариус р. Шар-Ю отличается по числу склеритов в зоне прироста от хариуса р. Седью и хариуса р. Усы, что вполне естественно, т.к. проба взята позднее.

Достоверных различий в числе склеритов в первой годовой зоне между двухлетками и трехлетками не наблюдается, тогда как при реконструкции роста в данных группах наблюдается достоверная разница в линейных размерах. Максимальное количество склеритов отмечено для второй годовой зоны – 12.9 склерита в среднем. Третье годовое кольцо у хариуса р. Седью содержит 10.5 склерита, четвертое годовое кольцо – 12 склеритов. Таким образом, можно отметить, что количество склеритов в годовых зонах у хариуса р. Седью в 2006 г. с возрастом сначала увеличивается, а после второго года жизни уменьшается.

Количество склеритов в разных годовых зонах чешуи хариуса р. Усы варьирует от 9.7 до 12. Минимальное число склеритов отмечено для первой годовой зоны. Вторая годовая зона представлена в среднем 11 склеритами. Максимальное количество склеритов наблюдается в третьей (11.8 склерита) и четвертой годовых зонах (12 склеритов). Пятая годовая зона чешуи хариуса р. Усы содержит в сред-

нем 10.6 склерита, шестая годовая зона – в среднем 11.5 склерита.

У хариуса р. Седью 2007 г. вылова в первом годовом кольце наблюдается от 6 до 14 склеритов, в среднем 10.4. Во второй годовой зоне содержится от 6 до 13 склеритов, в среднем 9.5. Количество склеритов в третьей годовой зоне составляет в среднем 9. Отмечено, что количество склеритов в годовых зонах на чешуе хариуса р. Седью уменьшается с возрастом.

У хариуса р. Шар-Ю выборки 2005 г. среднее количество склеритов в разных годовых зонах варьирует в очень незначительных пределах – от 10.5 до 10.9. В каждой годовой зоне чешуи хариуса р. Шар-Ю образуется в среднем не менее 10 склеритов, причем их количество возрастает до третьего года жизни, а в последующие годы снижается. Данная особенность повторяется и в расчисленном росте. При сравнении полученных данных можно отметить, что наименьшее количество склеритов в первой годовой зоне наблюдается у хариуса выловленного р. Усы и Седью уловов 2006 г. (табл. 3). Во второй годовой зоне, наоборот, у хариуса р. Седью сборов 2006 г. отмечено наибольшее число склеритов, чем у представителей других популяций. Минимальное количество склеритов в данной годовой зоне зафиксировано у хариуса р. Седью 2007 г., который достоверно отличается по данному показателю от хариуса р. Шар-Ю, Усы и Седью 2006 г.

Таблица 3

**Количество склеритов в годовых зонах на чешуе хариуса Печорского бассейна**

Водоем	Дата сборов	Годовые зоны							Кол-во экз.
		1	2	3	4	5	6	7	
р. Пижма	16.07–16.08.1959	10.9/0.27	10.7/0.30	9.4/0.36	8.8/0.51	9.5/0.96	8.5/1.50	8.0	38
р. Щугор	01–03.07.1976	8.8/0.27	9.3/0.36	8.9/0.44	8.5/0.31	9.0/0.84	7.5/0.50	-	24
р. Печора, у Шайтановки	12.09.2004	10.0	11.6	10.2	9.9	9.6	-	-	38
Оз. Безымян. верх. р. Елец	19.07–10.08.1987	11.1/0.18	11.2/0.18	11.0/0.22	9.9/0.21	9.3/0.21	8.3/0.25	-	32

Окончание табл. 3

Водоем	Дата сборов	Годовые зоны							Кол-во экз.
		1	2	3	4	5	6	7	
р. Елец	18.08–06.09.2014	9.8/0.15	12.4/0.20	10.8/0.18	10.9/0.40	8.5/0.50	–	–	29
р. Шар-Ю	18–20.08.2005	10.5/0.67	10.8/0.30	10.9/0.78	10.6/0.45	10.6/0.87	–	–	15
р. Седью	24.06–15.07.2006	9.8/0.16	12.9/0.30	10.5/0.50	12.0	–	–	–	78
р. Седью	27.06–07.07.2007	10.4/0.38	9.5/0.28	9.0/1.00	–	–	–	–	28
р. Уса. низ.	6.05–19.07.2006	9.7/0.35	11.1/0.43	11.8/0.41	12.0/0.97	10.6/0.85	11.5/1.50	11.0	33
р. Колва	17.06.2007	13.9/1.05	10.1/1.17	10.0/1.08	12.5/1.50	9.3/1.45	–	–	9

Примечание. В таблице указаны средние значения и ошибка (M/m).

Как видно из табл. 3, число склеритов в годовой зоне в разных выборках сильно варьирует на первом году жизни, на втором – в меньшей степени, а в старших группах различий почти не наблюдается. Таким образом, различия в скорости роста с возрастом сглаживаются. Число склеритов в зоне прироста в конце сезона (август–сентябрь) приближается к числу склеритов в соответствующих годовых зонах.

### Выводы

1. Количество склеритов в области прироста варьирует в большей степени по сезону вылова рыб, но в некоторой мере по возрастным группам и по годам сбора материала. Число склеритов в этой зоне в конце сезона (август–сентябрь) приближается к числу склеритов в соответствующих годовых зонах.

2. Обычно максимальное количество склеритов наблюдается на втором и третьем, реже на четвертом годах жизни, то есть увеличивается от первого до третьего-четвертого года, а затем уменьшается.

3. Особенности формирования числа склеритов однотипны в разных частях Печорского бассейна.

4. Закономерностей между количеством склеритов в годовых зонах и местом обитания (в направлении с севера на юг) разнотипных популяций хариуса пока не выявлено, в связи с чем необходимы дополнительные сборы материала по бассейну р. Усы.

### Библиографический список

Богданов В.Д., Михель А.Е., Зиновьев Е.А. К характеристике структуры чешуи и роста молоди хариусов некоторых субарктических популяций // Материалы по фауне субарктики Зап. Сибири. Свердловск, 1978. С. 23–32.

Ваганов Е.А. Склеритограммы как метод анализа сезонного роста. Новосибирск: Наука, 1978. 135 с.

Зверева О.С. Бассейн реки Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 4–15.

Зиновьев Е.А. Хариус бассейна р. Кама: дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1967. 257 с.

Зиновьев Е.А. Экология и систематика хариусовых рыб Евразии: дис. ... д-ра биол. наук в виде науч. доклада. Пермь, 2005. 75 с.

Кеммерих А.О. Гидрогеография Северного, Приполярного и Полярного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 138 с.

Кортаева С.Э. Эколого-популяционные особенности роста хариусов Приуралья: дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2003. 279 с.

Кортаева С.Э., Скоринова А.В., Зиновьев Е.А. Морфобиологические особенности хариуса некоторых притоков нижней Усы // Биология и экология рыб Прикамья: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 2011. Вып. 3. С. 102–111.

Световидов А.Н. Европейско-азиатские хариусы (genus *Thymallus* Cuvier) // Тр Зоол. ин-та АН СССР. 1936. Т. 3. С. 183–301.

Bagliniere J.L., Le Louarn H. Caracteristiques scalimetriques des principales especes des poissons d'eau de France // Bull. Fr. Peche et piscicult. 1987. № 306. P. 2–239.

Blachuta J., Witkowski A., Kovalevski M. Formation of scales in european grayling, *Thymallus thymallus* (L.) // Zool. Pol. 1986. № 33. P. 59–70.

Hellawelle J. M. Age determination and growth of the grayling *Thymallus thymallus* (L.) of the River Lugg, Herefordshire // J. Fish. Biol. 1969. Vol. 1, № 4. P. 373–382.

Hutton J. A. Something about grayling scales // Salmon Trout magazine. 1923. Vol. 31. January, London. P. 59–64.

- Jones J. W. Age and growth of the trout (*Salmo trutta*), grayling (*Th. thymallus*), perch (*P. fluviatilis*) and roach (*R. rutilus*) of Llyn Tegid (Bala) and the roach from the River Birket // *Fishery Invest. Lond.* 1953. Vol. 5, № 7. P. 7–18.
- Micha J.-C. Densite de population, age et croissance du *Barbus barbus* (L.) et de l'ombre *Thymallus thymallus* (L.) dans l'Ourthe // *Ann. hydrobiol.* 1971. 2 (1). P. 47–56.
- References**
- Bogdanov V.D., Mihel A.E., Zinoviev E.A. [To the characteristic of structure of the scales and growth of juvenile grayling some subarctic populations] *Materialy po faune subarktiki Zapadnoj Sibibri* [Materials on fauna of Western Siberia]. Sverdlovsk, 1978. pp. 23–32. (In Russ.).
- Vaganov E.A. *Scleritogrammy kak metod analiza sezonogo rosta* [Scleritograms as a method of analysis of a season growth]. Novosibirsk: Nauka. 1978. 135 p. (In Russ.).
- Zinoviev E.A. *Harius bassejna r. Kamy.* Diss. cand. biol.nauk [Grayling of basin Kama river. Cand. of biol. diss]. Perm. 1967. 257 p. (In Russ.)
- Zinoviev E.A. *Ekologija i sistematika hariusovyh ryb Evrazii.* Diss. doct. biol.nauk [Ecology and Systematics Grayling Fish of Eurasia. Dr. biol. Sci. diss., as scientific report]. Perm, 2005. 75 p. (In Russ.).
- Zvereva O.S. [Basin of river Usa] // *Ryby bassejna r. Usy i ih kormovye resursy* [Fishes of basin river Usa and their food resources]. M-L.: Izd-vo AN SSSR, 1962. P. 4–15 (In Russ.).
- Kemmerih A.O. *Gidrogeography of North, Near-polar and Polar Ural* [Gidrogeografija Severnogo. Pripolarnogo i Polarnogo Urala]. In-t geografii AN SSSR. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1962. 138 p. (In Russ.).
- Korotaeva S. E. *Ekologo-populjacionnye osobennosti rosta hariusov Priural'ja.* Diss. cand. biol.nauk [Ecology-population features of grayling growth in Urals. Cand. of biol. diss]. Perm, 2003. 279 p. (In Russ.).
- Korotaeva S.E., Skorinova A.V., Zinoviev E.A. [Morphobiologic features of grayling some tributaries of down Usa] *Biologija i ekologija ryb Prikam'ja: mezhvuz. sb. nauch. tr.* [Biology and ecology of fishes of Prikamye: Sat. scientific. Tr.] Perm state university, Perm, 2011., iss. 3. P. 102–111. (In Russ.).
- Svetovidov A.N. [Euro-Asian grayling (genus *Thymallus Cuvier*)] *Trudy Zoologicheskogo Instituta AN SSSR* V. 3 (1936): pp. 183-301. (In Russ.).
- Bagliniere J. L., Le Louarn H. Caracteristiques scalimetriques des principales especes des poissons d'eau de France // *Bull. Fr. Peche et piscicult.* 1987. № 306. P. 2–239.
- Blachuta J., Witkowski A., Kovalevski M. Formation of scales in european grayling, *Thymallus thymallus* (L.) // *Zool. Pol.* 1986. № 33. P. 59–70.
- Hellawell, J. M. Age determination and growth of the grayling *Thymallus thymallus* (L.) of the River Lugg, Herefordshire // *J. Fish. Biol.* 1969. Vol. 1, № 4, P. 373–382.
- Hutton, J. A. Something about grayling scales // *Salmon Trout magazine.* 1923. Vol. 31. January, London. P. 5964.
- Jones, J. W. Age and growth of the trout (*Salmo trutta*), grayling (*Th. thymallus*), perch (*P. fluviatilis*) and roach (*R. rutilus*) of Llyn Tegid (Bala) and the roach from the River Birket // *Fishery Invest. Lond.* 1953. Vol. 5, № 7. P. 7–18.
- Micha, J.-C. Densite de population, age et croissance du *Barbus barbus* (L.) et de l'ombre *Thymallus thymallus* (L.) dans l'Ourthe // *Ann. hydrobiol.* 1971. 2 (1). P. 47–6.

Поступила в редакцию 19.11.2015

#### Об авторах

Скоринова Анастасия Валерьевна, аспирант кафедры зоологии позвоночных и экологии ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614990, Пермь, ул. Букирева, 15; skorinova@yandex.ru; (342)2396440

Зиновьев Евгений Александрович, доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии позвоночных и экологии ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614990, Пермь, ул. Букирева, 15; zoovert@psu.ru; (342)2396228

#### About the authors

Skorinova Anastaija Valerjevna, postgraduate of the Department of vertebrate Zoology and ecology Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; skorinova@yandex.ru; (342)2396440

Zinoviev Evgenij Aleksandrovich, doctor of biology, professor of the Department of vertebrate Zoology and ecology Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; zoovert@psu.ru; (342)2396228

МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 579.22

М. А. Петерс<sup>а</sup>, Н. Г. Музыка<sup>а</sup>, О. Н. Октябрьский<sup>а,б</sup>, Г. В. Смирнова<sup>а</sup>

<sup>а</sup> Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, Пермь, Россия

<sup>б</sup> Пермский национальный исследовательский политехнический университет, Пермь, Россия

СРАВНЕНИЕ МЕТОДОВ ОЦЕНКИ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ БАКТЕРИЙ *ESCHERICHIA COLI* ПРИ ДЕЙСТВИИ ЦИПРОФЛОКСАЦИНА

Проведено сравнение различных методов оценки жизнеспособности бактерий *E. coli*, обработанных фторхинолоном ципрофлоксацином. Показано отсутствие полной корреляции между результатами, полученными в тестах по определению удельной скорости роста, способности к образованию колоний и поддержанию мембранного потенциала ( $\Delta\psi$ ), а также в тесте «live-dead». В частности, только 0.04% клеток в популяции сохраняли способность к образованию колоний через 2 ч экспозиции к 0.3 мкг/мл ципрофлоксацина, в то время как доля «живых» клеток в тесте «live/dead» составляла 83% от их общего числа. При обработке 3 мкг/мл ципрофлоксацина способность к образованию колоний демонстрировали 0.13% клеток, тогда как в этих же условиях в тесте «live/dead» практически все клетки имели интактные мембраны и не окрашивались пропидиум иодидом. В отличие от колониеобразующей способности и теста «live/dead», в тесте с DiBAC<sub>4</sub>(3) наблюдалась прямая зависимость числа флуоресцирующих (деполяризованных) клеток от концентрации ципрофлоксацина. Через 2 ч инкубации доля клеток, утративших мембранный потенциал, составляла 30% в случае обработки 0.3 мкг/мл ципрофлоксацина и 70% – при обработке 3 мкг/мл этого антибиотика. За 2.5 ч экспозиции экспрессия *sulA(sfiA):lacZ* возрастала в 12 раз при действии 0.3 мкг/мл ципрофлоксацина и в 3 раза при обработке клеток 3 мкг/мл этого антибиотика. Обнаружена обратная зависимость между уровнем экспрессии гена *sulA*, принадлежащего SOS-регулону, и количеством колониеобразующих единиц (КОЕ).

**Ключевые слова:** ципрофлоксацин; «live-dead» тест; мембранный потенциал ( $\Delta\psi$ ); SOS-ответ.

M. A. Peters<sup>a</sup>, N. G. Muzyka<sup>a</sup>, O. N. Oktyabrsky<sup>a,b</sup>, G. V. Smirnova<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the Ural Branch RAS, Perm, Russian Federation

<sup>b</sup> Perm National Research Polytechnic University, Perm, Russian Federation

COMPARISON OF THE METHODS OF VIABILITY DETERMINATION IN *ESCHERICHIA COLI* CULTURES TREATED WITH CIPROFLOXACIN

Different methods of viability determination in *E. coli* treated with ciprofloxacin were compared. There was no complete correlation between the results obtained under determination of the specific growth rate, colony forming ability, membrane potential ( $\Delta\psi$ ) and in the “live-dead” test. In particular, only 0.04% of cells in the population retain the ability to form colonies after two hours of exposure to 0.3  $\mu\text{g/ml}$  ciprofloxacin, while the proportion of the “live” cells in the test “live/dead” was 83%. Under treatment with 3  $\mu\text{g/ml}$  ciprofloxacin, ability to form colonies were showed 0.13% of the cells, whereas in the same conditions in the test «live/dead» almost all cells were not stained with propidium iodide. Unlike colony forming and «live/dead» test, in the test with DiBAC<sub>4</sub>(3) there was a direct correlation between the number of fluorescent (depolarized) cells and concentration of ciprofloxacin: 30% of cells lost membrane potential under treatment with 0.3  $\mu\text{g/ml}$  ciprofloxacin and 70% under exposure to 3  $\mu\text{g/ml}$  of antibiotic. Expression of *sulA:lacZ* fusion increased 12 times and 3 times by the action of 0.3  $\mu\text{g/ml}$  and 3  $\mu\text{g/ml}$  of ciprofloxacin, respectively. A reverse correlation between the expression of the *sulA* gene and the number of colony forming units was found.

**Key words:** ciprofloxacin; «live-dead» test; membrane potential ( $\Delta\psi$ ); SOS-response.

Ципрофлоксацин является высокоэффективным и широко используемым антибиотиком, входящим в группу фторхинолонов. Эти антибиотики ингибируют синтез ДНК путём взаимодействия с бак-

териальными топоизомеразами – ДНК-гиразой и топоизомеразой IV. Топоизомеразы играют важную роль в процессе репликации, релаксируя сверхспирализованные молекулы ДНК посред-

вом внесения одно- или двухпочечных разрывов с последующим их восстановлением (лигированием). Хинолоны быстро связываются с комплексом ДНК-фермент, препятствуя восстановлению разрывов в молекуле ДНК, что приводит к фрагментации хромосом и, в конечном итоге, к гибели клеток [Drlica et al., 2008]. Экспозиция к ципрофлоксацину, как и к другим агентам, повреждающим ДНК, индуцирует SOS-ответ, контролирующей репарацию ДНК и филаментацию клеток [Friedberg, Walker, Siede, 1995]. Ципрофлоксацин оказывает бактерицидный эффект как в аэробных, так и в анаэробных условиях. Предполагается, что в аэробных условиях в механизм бактерицидного действия хинолонов вовлечены активные формы кислорода (АФК): супероксид, перекись водорода и гидроксильные радикалы, продуцируемые с участием дыхательной цепи [Wang et al., 2010].

Традиционным способом определения степени бактерицидного эффекта различных антибактериальных препаратов является подсчет числа видимых колоний (КОЕ) после высева соответствующих разведений бактериальных культур на агаризованные среды. Вместе с тем в последние годы всё шире используются более быстрые методы определения жизнеспособности бактерий, основанные на использовании флуоресцентных проб, которые позволяют осуществлять мониторинг жизненно важных биологических параметров отдельных клеток. К числу таких параметров относятся проницаемость мембран и способность поддерживать мембранный потенциал. Использование двух флуоресцентных красителей ДНК, SYTO9 и пропидиум иодида (PI), в «live-dead» тесте позволяет дифференцировать бактерии с интактной и поврежденной цитоплазматической мембраной [Berney et al., 2007]. SYTO9, дающий зеленую флуоресценцию, проникает во все клетки и служит для подсчета их общего количества, в то время как красный флуоресцентный краситель PI входит только в клетки с поврежденными цитоплазматическими мембранами или нарушенным механизмом откачки этого красителя. Следует отметить, однако, что если клетки с поврежденной мембраной можно рассматривать как «мёртвые», то обратное утверждение (интактные клетки активны) не всегда справедливо [Berney et al., 2007].

Широко используемой пробой на мембранный потенциал является флуорохром бис-(1,3-дибутилбарбитуровая кислота) триметиноксонол DiBAC<sub>4</sub>(3) [Wickens et al., 2000]. Отрицательно заряженный DiBAC<sub>4</sub>(3) не может проникать в активные клетки, несущие внутри отрицательный заряд. Поэтому клетки, окрашенные DiBAC<sub>4</sub>(3), можно рассматривать как утратившие мембранный потенциал (деполяризованные). Было показано наличие тесной корреляции между числом КОЕ при определении стандартным методом и количеством поляризованных клеток в тесте с DiBAC<sub>4</sub>(3) [Jepras et al., 1995]. Однако следует иметь в виду, что изменения мембранного потенциала могут со-

провождать различные физиологические перестройки в клетках и отражать переключения их метаболической активности.

Целью настоящей работы является сравнение различных методов оценки жизнеспособности бактерий *E. coli* при действии ципрофлоксацина и изучение связи между жизнеспособностью бактерий и индукцией SOS-ответа и антиоксидантных генов.

## Материалы и методы исследования

**Штаммы бактерий и условия культивирования.** В качестве объекта исследований использовали штамм *E. coli* BW25113  $\Delta(arad-arab)567$ ,  $\Delta lacZ4787(::rrnB-3)$ ,  $\lambda$ -, *rph-1*,  $\Delta(rhaD-rhaB)568$ , *hslR514*, полученный из *E. coli* Genetic Stock Center (CGSC). Штаммы NM3001 и NM3011, несущие слияния промоторов *sodA* и *sulA(sflA)* генов со структурным геном *lacZ*, кодирующим  $\beta$ -галактозидазу, были сконструированы путем трансдукции фагом PI слияний *sodA::lacZ* и *sulA(sflA)::lacZ* из *E. coli* DM4000 (дар проф. M. Volkert) и QC772 (дар проф. D. Touati) в BW25113. Штамм NM3021, несущий транскрипционное геновое слияние *katG::lacZ*, был получен путем трансформации клеток *E. coli* BW25113 плазмидой pKT1033 [Tao et al., 1989].

Бактерии выращивали на минимальной среде M9 (Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> • 12H<sub>2</sub>O – 15.13 г/л; KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> – 3 г/л; NH<sub>4</sub>Cl – 1 г/л; NaCl – 0.5 г/л; MgSO<sub>4</sub>•7H<sub>2</sub>O – 0.246 г/л; CaCl<sub>2</sub> – 0.011 г/л) с добавлением 0.15% глюкозы. За ростом следили путем измерения оптической плотности при длине волны 600 нм (OD<sub>600</sub>). Клетки из ночной культуры после центрифугирования переносили в 250-мл колбы со 50 мл свежей среды (начальная OD<sub>600</sub>=0.1) и культивировали на шейкере (150 об/мин) при 37°C до OD<sub>600</sub>=0.4. При достижении этой плотности в культуру вносили ципрофлоксацин в концентрациях 0 (контроль), 0.3 и 3 мкг/мл и далее выращивали в присутствии антибиотика в течение 2.5 ч.

Удельную скорость роста культуры ( $\mu$ ) рассчитывали по формуле

$$\mu = \frac{\ln OD_{600}(t_2) - \ln OD_{600}(t_1)}{t_2 - t_1},$$

где OD<sub>600</sub>(t<sub>2</sub>) и OD<sub>600</sub>(t<sub>1</sub>) – оптическая плотность культуры, измеренная при длине волны 600 нм, во время t<sub>2</sub> и t<sub>1</sub>.

Колониеобразующую способность определяли в образцах, отобранных с интервалом в 30 мин. из контрольной культуры и культур, обработанных ципрофлоксацином. После отмывания и приготовления серии разведений в 0.9%-ном растворе NaCl клетки смешивали с расплавленным при 42°C мягким (0.8%) LB-агаром и выливали на чашки Пет-

ри, содержащие твердый LB-агар (1,5%). Количество образовавшихся колоний (КОЕ) подсчитывали через 24 ч. инкубации в термостате при 37°C.

В тесте «live-dead» образцы культуры (0,5 мл) отмывали и ресуспендировали в 0,5 мл 0,9%-ном растворе NaCl, обрабатывали SYTO9 (10 мкМ) и пропидиум иодидом (PI, 5 мкМ) и в течение 15 мин выдерживали в темноте при комнатной температуре. Каплю (10 мкл) этой суспензии помещали на предметное стекло с 1%-ной агарозой, накрывали покровным стеклом и подсчитывали количество флуоресцирующих клеток при помощи микроскопа Leica DM2000. Для детекции флуоресценции SYTO9 использовали систему фильтров I3 (возбуждение 450-490 нм, эмиссия  $\geq$  515 нм, дихроичное зеркало 510 нм), для детекции флуоресценции PI применялась система фильтров N2.1 (возбуждение 515-560 нм, эмиссия  $\geq$  590 нм, дихроичное зеркало 580 нм).

Изменения мембранного потенциала исследовали по методу [Wickens et al., 2000]. Для этого бактериальную культуру (180 мкл) смешивали с 20 мкл раствора DiBAC<sub>4</sub>(3) с концентрацией 100 мкг/мл и выдерживали в темноте при 37°C в течение 10 мин. Затем 10 мкл образца наносили на предметное стекло с 1%-ной агарозой и исследовали с помощью флуоресцентного микроскопа Leica DM2000 (фильтр-система I3). Общее количество клеток подсчитывали в проходящем свете. Для каждого образца анализировали не менее 800 клеток. Эксперименты проводили 3-6 раз в различные дни.

Активность  $\beta$ -галактозидазы определяли по методу Миллера [Miller, 1972] в штаммах *E. coli* NM3021, NM3001 и NM3011, несущих генные слияния *katG::lacZ*, *sodA::lacZ* и *sulA(sfiA)::lacZ*, соответственно.

Статистическую обработку экспериментальных данных осуществляли с помощью пакета программ Microsoft Excell и Statistica 6.0, вычисляя среднее значение, стандартную ошибку и доверительный интервал. Каждый результат показан как среднее значение из не менее трех независимых экспериментов  $\pm$  стандартная ошибка среднего.

## Результаты и их обсуждение

В контрольных культурах удельная скорость роста ( $\mu$ ) была близка к максимальному значению на протяжении всего эксперимента и в среднем составляла  $0.63 \pm 0.02 \text{ ч}^{-1}$  (рис. 1). Добавление ципрофлоксацина сопровождалось торможением роста, которое было более выражено при высокой концентрации антибиотика. В случае обработки 0,3 мкг/мл ципрофлоксацина  $\mu$  начинала постепенно

снижаться через 30 мин. после добавления антибиотика, и через 2 ч. экспозиции скорость роста падала в 16 раз до  $0.04 \text{ ч}^{-1}$ . Более высокая доза ципрофлоксацина (3 мкг/мл) вызывала резкое ингибирование роста, и через 80 мин. экспозиции значение  $\mu$  было близким к нулю.

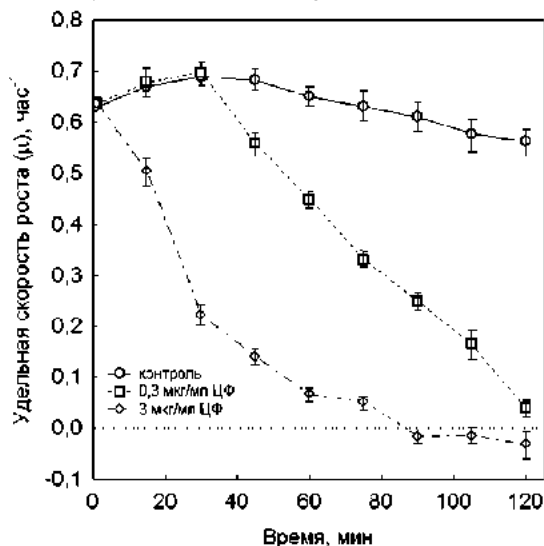


Рис. 1. Изменение удельной скорости роста ( $\mu$ ) при действии ципрофлоксацина на бактерии *E. coli* BW25113

Интересно, что количество КОЕ при разных дозах ципрофлоксацина изменялось противоположным образом по сравнению с удельной скоростью роста: низкая доза антибиотика оказывала в 3 раза более сильный ингибирующий эффект на способность к образованию колоний, чем высокая доза (рис. 2).

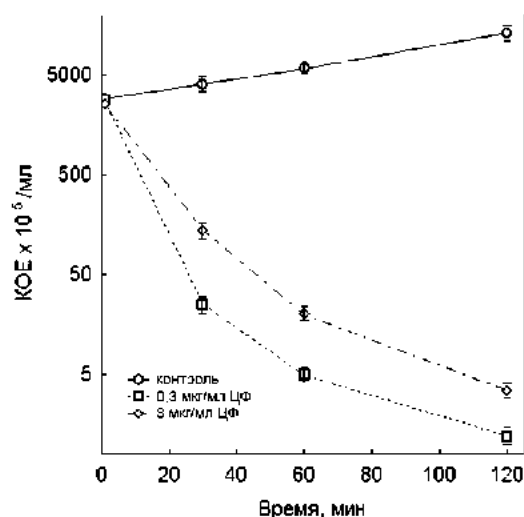


Рис. 2. Способность бактерий *E. coli* BW25113, обработанных ципрофлоксацином, к образованию колоний на агаризованной среде

Подобный эффект наблюдался и в тесте «live/dead», где бактерицидное действие низкой концентрации ципрофлоксацина было выше, чем



высокой (рис. 3). Следует отметить, что, несмотря на определенное соответствие результатов, полученных в тестах с определением КОЕ и «live/dead», между ними наблюдалась и существенная разница. В частности, только 0.04% клеток в популяции сохраняли способность к образованию колоний через 2 ч. экспозиции к 0.3 мкг/мл ципрофлоксацина, в то время как доля «живых» клеток в тесте «live/dead» составляла 83% от их общего числа. При обработке 3 мкг/мл ципрофлоксацина способность к образованию колоний демонстрировали 0.13% клеток, тогда как в этих же условиях в тесте «live/dead» практически все клетки имели интактные мембраны и не окрашивались пропидиум иодидом. В отличие от колониеобразующей способности и теста «live/dead», в тесте с DiBAC<sub>4</sub>(3) наблюдалась прямая зависимость числа флуоресцирующих (деполяризованных) клеток от концентрации ципрофлоксацина (рис. 4). Через 2 ч. инкубации доля клеток, утративших мембранный потенциал, составляла 30% в случае обработки 0.3 мкг/мл ципрофлоксацина и 70% – при обработке 3 мкг/мл этого антибиотика.

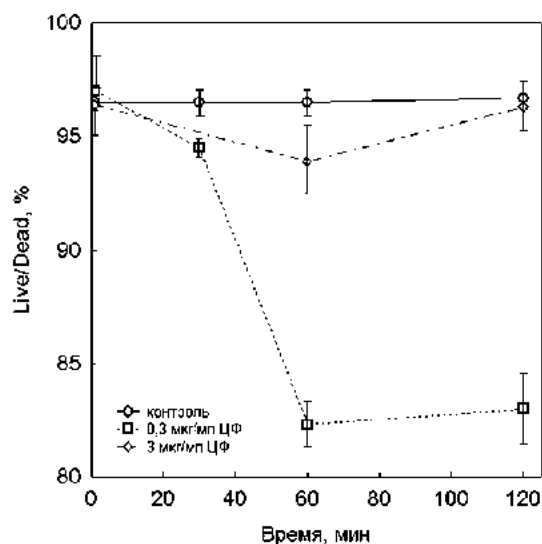


Рис. 3. Процент жизнеспособных клеток *E. coli* BW25113 в тесте «live/dead»

Таким образом, определение жизнеспособности бактерий различными методами не дает однозначных результатов. Это может быть связано с тем, что оцениваются разные физиологические параметры клеток. Полученные данные свидетельствуют о том, что довольно длительное время в течение инкубации с антибиотиком продолжается накопление биомассы, и значительная доля клеток в популяции сохраняет интактные мембраны и поддерживает мембранный потенциал, то есть остаётся метаболически активной. Вместе с тем количество КОЕ начинает снижаться практически сразу после добавления ципрофлоксацина, что может объясняться накоплением повреждений ДНК, препятствующих образованию колоний.

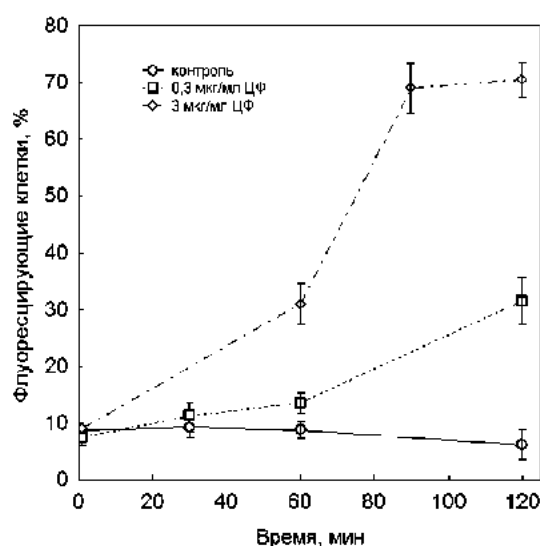


Рис. 4. Доля клеток *E. coli* BW25113, окрашенных DiBAC<sub>4</sub>(3) (утративших мембранный потенциал), от общего числа клеток

Повреждение ДНК различными агентами, в том числе хинолонами, вызывает индукцию SOS-ответа [Piddock, Wise, 1987]. Ген *sulA* (*sfiA*) является частью SOS-регулона и кодирует белок SulA, который взаимодействует с подобным тубулину белком FtsZ, ответственным за процесс деления. Белок SulA ингибирует активность FtsZ, что приводит к филаментации клеток [Trusca et al., 1998]. Мы использовали генное слияние *sulA* (*sfiA*):*lacZ* для мониторинга SOS-ответа при обработке клеток *E. coli* разными концентрациями ципрофлоксацина. Добавление ципрофлоксацина вызывало быструю индукцию активности β-галактозидазы, которая была более выражена при низкой дозе антибиотика (рис. 5). За 2.5 ч. экспозиции экспрессия *sulA* (*sfiA*):*lacZ* возрастала в 12 раз при действии 0.3 мкг/мл ципрофлоксацина и в 3 раза – при обработке клеток 3 мкг/мл этого антибиотика. Полученные результаты могут свидетельствовать о более сильном повреждении ДНК в клетках, сохраняющих высокую скорость роста и поддерживающих нормальный мембранный потенциал при обработке низкой дозой ципрофлоксацина.

Поскольку в аэробных условиях в механизм бактерицидного действия хинолонов могут быть вовлечены активные формы кислорода [Wang et al., 2010], мы проследили за изменениями экспрессии генов *katG* и *sodA*, кодирующих каталазу HPI и Mn-супероксиддисмутазу, соответственно. Ген *katG* принадлежит к регулону, который индуцируется в ответ на пероксидный стресс и контролируется транскрипционным фактором OxyR [Imlay, 2008]. Экспрессия гена *sodA* повышается в условиях супероксидного стресса под контролем двухкомпонентной регуляторной системы SoxRS [Imlay, 2008]. Добавление ципрофлоксацина ингибировало экспрессию обоих генов, причем степень

ингибирования повышалась с увеличением концентрации антибиотика (не показано). Снижение индукции антиоксидантных генов может указывать на отсутствие классического окислительного стресса в этих условиях.

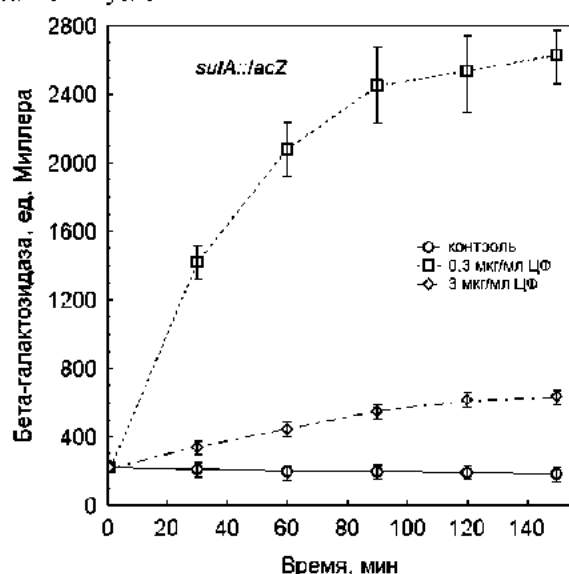


Рис. 5. Изменение экспрессии гена *sulA* при действии ципрофлоксацина на бактерии *E. coli* NM3011

Парадоксальный эффект, при котором высокие дозы хинолонов обладают меньшей бактерицидной активностью (определяемой по КОЕ), чем низкие, известен уже давно [Lewin, Morrissey, Smith, 1991]. Было показано, что бактерицидное действие хинолонов имеет двухфазный характер: при дозах выше МИК (минимальная ингибирующая концентрация) летальное действие антибиотика возрастает до концентрации, которую называют оптимальной бактерицидной концентрацией (ОБК); при дальнейшем повышении дозы антибиотика его бактерицидная активность падает. Такой двухфазный характер бактерицидной активности хинолонов может быть связан с ингибированием синтеза РНК при концентрациях, превышающих оптимальную бактерицидную концентрацию [Lewin, Morrissey, Smith, 1991]. Предполагается, что при концентрациях, превышающих ОБК, ингибирование ДНК-гиразы релаксирует суперскрученную хромосомную ДНК до такой степени, что она больше не может служить матрицей при транскрипции. Синтез РНК, белка и деление клеток являются обязательными условиями максимальной бактерицидной активности хинолонов [Lewin, Morrissey, Smith, 1991].

В наших экспериментах степень ингибирования колониеобразующей активности при действии ципрофлоксацина прямо коррелировала со значением удельной скорости роста культуры и способностью клеток поддерживать мембранный потенциал в течение периода экспозиции с антибиотиком. Удельная скорость роста является интегральным показате-

лем метаболической активности клеток. Установлено, что значение  $\mu$  обратно пропорционально внутриклеточной концентрации гуанозинтетрафосфата (ppGpp), который регулирует многие метаболические процессы и ответ клеток на различные стрессовые воздействия, в том числе путем торможения синтеза рибосомальной и транспортной РНК (ppGpp) [Potrykus et al. 2011]. Следовательно, сохранение высокой скорости роста и, соответственно, низкого уровня ppGpp в период экспозиции к ципрофлоксацину должно повышать эффективность бактерицидного действия антибиотика. Бактерии с пониженной метаболической активностью проявляют большую устойчивость к действию ципрофлоксацина.

## Заключение

Сравнение различных методов оценки жизнеспособности бактерий *E. coli*, обработанных ципрофлоксацином, показало, что результаты, полученные каждым из этих методов, отличаются друг от друга в зависимости от того, что принимается в качестве критерия жизнеспособности. Определение удельной скорости роста и способности поддерживать мембранный потенциал позволило установить, что после добавления ципрофлоксацина бактерии длительное время сохраняют метаболическую активность, которая снижается пропорционально концентрации антибиотика. В то же время согласно тесту «live-dead», большая часть клеток популяции имела интактные мембраны, что препятствует входу пропидиум иодида. Вместе с тем количество КОЕ начинало снижаться практически сразу после внесения ципрофлоксацина и имело обратную зависимость от концентрации антибиотика, что хорошо коррелирует со степенью индукции SOS-ответа. Таким образом, использование только одного из методов определения жизнеспособности бактерий при обработке антибиотиками не может дать полной характеристики состояния культуры. С нашей точки зрения, сочетание традиционных методов измерения  $OD_{600}$ , скорости роста и подсчета КОЕ с определением способности клеток поддерживать мембранный потенциал является наиболее предпочтительным, поскольку дает информацию как о метаболической активности клеток, так и об их способности к дальнейшему размножению.

Работа поддержана грантом РФФИ-Урал № 13-04-96039 и грантом по программе «Молекулярная и клеточная биология» Российской академии наук.

## Библиографический список

Berney M. et al. Assessment and interpretation of bacterial viability by using the LIVE/DEAD back-light kit in combination with flow cytometry // Appl. Environ. Microbiol. 2007. Vol. 73. P. 3283-

- 3290.
- Drlica K. et al. Quinolone-mediated bacterial death // *Antimicrob. Agents Chemother.* 2008. Vol. 52. P. 385-392.
- Friedberg E.C., Walker G.C., Siede W. DNA repair and mutagenesis. Washington: ASM Press, 1995. P. 407-464.
- Imlay J.A. Cellular defenses against superoxide and hydrogen peroxide // *Annu. Rev. Biochem.* 2008. Vol. 77. P. 755-776.
- Jepras R.I. et al. Development of a robust flow cytometric assay for determining numbers of viable bacteria // *Appl. Environ. Microbiol.* 1995. Vol. 61. P. 2696-2701.
- Lewin C.S., Morrissey I., Smith J.T. The mode of action of quinolones: the paradox in activity of low and high concentrations and activity in the anaerobic environment // *Eur. J. Clin. Microbiol. Infect. Dis.* 1991. Vol. 10. P. 240-248.
- Miller J.H. Experiments in molecular genetics. Cold Spring Harbor, New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1972.
- Piddock L.J.V., Wise R. Induction of the SOS response in *Escherichia coli* by 4-quinolone antimicrobial agents // *FEMS Microbiol. Lett.* 1987. Vol. 41. P. 289-294.
- Potrykus K. et al. ppGpp is the major source of growth rate control in *E. coli* // *Environ. Microbiol.* 2011. Vol. 13. P. 563-575.
- Tao K. et al. Molecular cloning and nucleotide sequencing of *oxyR*, the positive regulatory gene of a regulon for an adaptive response to oxidative stress in *Escherichia coli*: homologies between OxyR protein and a family of bacterial activator proteins // *Mol. Gen. Genet.* 1989. Vol. 218. P. 371-376.
- Trusca D. et al. Bacterial SOS checkpoint protein Sula inhibits polymerization of purified FtsZ cell division protein // *J. Bacteriol.* 1998. Vol. 180. P. 3946-3953.
- Wang X. et al. Contribution of reactive oxygen species to pathways of quinolone-mediated bacterial cell death // *J. Antimicrob. Chemother.* 2010. Vol. 65. P. 520-524.
- Wickens H.J. et al. Flow cytometric investigation of filamentation, membrane patency and membrane potential in *Escherichia coli* following ciprofloxacin exposure // *Antimicrob. Agents Chemother.* 2000. Vol. 44. P. 682-687.
- Drlica K., Malik M., Kerns R.J., Zhao X. Quinolone-mediated bacterial death. *Antimicrob. Agents Chemother.* 2008, Vol. 52, pp. 385-392.
- Friedberg E.C., Walker G.C., Siede W. DNA repair and mutagenesis. Washington, ASM Press, D.C. 1995. P. 407-464.
- Imlay J.A. Cellular defenses against superoxide and hydrogen peroxide. *Annu. Rev. Biochem.* 2008, Vol. 77, pp. 755-776.
- Jepras R.I., Carter J., Pearson S.C., Paul F.E., Wilkinson M.J. Development of a robust flow cytometric assay for determining numbers of viable bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 1995, Vol. 61, pp. 2696-2701.
- Lewin C.S., Morrissey I., Smith J.T. The mode of action of quinolones: the paradox in activity of low and high concentrations and activity in the anaerobic environment. *Eur. J. Clin. Microbiol. Infect. Dis.* 1991, Vol. 10, pp. 240-248.
- Miller J.H. Experiments in molecular genetics. Cold Spring Harbor, New York, Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1972.
- Piddock L.J.V., Wise R. Induction of the SOS response in *Escherichia coli* by 4-quinolone antimicrobial agents. *FEMS Microbiol. Lett.* 1987, Vol. 41, pp. 289-294.
- Potrykus K., Murphy H., Philippe N., Cashel M. ppGpp is the major source of growth rate control in *E. coli*. *Environ. Microbiol.* 2011, Vol. 13, pp. 563-575.
- Tao K., Makino K., Yonei S., Nacata A., Shinagawa H. Molecular cloning and nucleotide sequencing of *oxyR*, the positive regulatory gene of a regulon for an adaptive response to oxidative stress in *Escherichia coli*: homologies between OxyR protein and a family of bacterial activator proteins. *Mol. Gen. Genet.* 1989, Vol. 218, pp. 371-376.
- Trusca D., Scott S., Thompson C., Bramhill D. Bacterial SOS checkpoint protein Sula inhibits polymerization of purified FtsZ cell division protein. *J. Bacteriol.* 1998, Vol. 180, pp. 3946-3953.
- Wang X., Zhao X., Malik M., Drlica K. Contribution of reactive oxygen species to pathways of quinolone-mediated bacterial cell death. *J. Antimicrob. Chemother.* 2010, Vol. 65, pp. 520-524.
- Wickens H.J., Pinney R.J., Mason D.J., Gant V.A. Flow cytometric investigation of filamentation, membrane patency and membrane potential in *Escherichia coli* following ciprofloxacin exposure. *Antimicrob. Agents Chemother.* 2000, Vol. 44, pp. 682-687.

## References

Berney M., Hammes F., Bosshard F., Weilenmann H. U., Egli T. Assessment and interpretation of bacterial viability by using the LIVE/DEAD backlight

Поступила в редакцию 27.10.2015

**Об авторах**

Петерс Михаил Александрович, аспирант  
лаборатории физиологии и генетики  
микроорганизмов  
ФГБУН «Институт экологии и генетики микро-  
организмов УрО РАН»  
614081, Пермь, ул. Голева, 13; mixeu-  
mhz@mail.ru; (342)2122086

Музыка Надежда Геннадьевна, кандидат  
биологических наук, старший научный сотрудник  
лаборатории физиологии и генетики  
микроорганизмов  
ФГБУН «Институт экологии и генетики микро-  
организмов УрО РАН»  
614081, Пермь, ул. Голева, 13; muzyka@iegm.ru;  
(342)2122086

Октябрьский Олег Николаевич, доктор  
биологических наук, профессор, зав. лабораторией  
физиологии и генетики микроорганизмов  
ФГБУН «Институт экологии и генетики микро-  
организмов УрО РАН»  
614081, Пермь, ул. Голева, 13; oktyabr@iegm.ru;  
(342)2122086  
профессор кафедры химии и биотехнологии  
ФГБОУ ВПО «Пермский национальный иссле-  
довательский политехнический университет»,  
614990, Пермь, Комсомольский пр., 29

Смирнова Галина Васильевна, доктор  
биологических наук, ведущий научный  
сотрудник лаборатории физиологии и генетики  
микроорганизмов  
ФГБУН «Институт экологии и генетики  
микроорганизмов УрО РАН»  
614081, Пермь, ул. Голева, 13;  
smirnova@iegm.ru; (342)2122086

**About the authors**

Peters Michail Aleksandrovich, graduate student of  
laboratory of physiology and genetics of  
microorganisms  
Institute of ecology and genetics of  
microorganisms, UB RAS. 13. Golev str., Perm,  
Russia, 614081; mixeu-mhz@mail.ru;  
(342)2122086

Muzyka Nadezhda Gennad'evna, candidate of  
biology, senior researcher of laboratory of  
physiology and genetics of microorganisms  
Institute of ecology and genetics of  
microorganisms, UB RAS. 13. Golev str., Perm,  
Russia, 614081; muzyka@iegm.ru; (342)2122086

Oktyabrsky Oleg Nikolaevich, doctor of biology,  
professor, director of laboratory of physiology and  
genetics of microorganisms  
Institute of ecology and genetics of  
microorganisms, UB RAS. 13. Golev str., Perm,  
Russia, 614081; oktyabr@iegm.ru; (342)2122086  
professor of the Department of Chemistry and  
Biotechnology  
Perm National Research Polytechnic University,  
Komsomolsky pr., 29, Perm, Russia, 614990

Smirnova Galina Vasil'evna, doctor of biology,  
leading researcher of laboratory of physiology and  
genetics of microorganisms  
Institute of Ecology and Genetics of Microorganism  
UB RAS. 13, Golev str., Perm, Russia, 614081;  
smirnova@iegm.ru; (342)2122086

УДК 579.22

А. В. Тюленев<sup>а</sup>, Г. В. Смирнова<sup>а</sup>, О. Н. Октябрьский<sup>а,б</sup>

<sup>а</sup> Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, Пермь, Россия

<sup>б</sup> Пермский национальный исследовательский политехнический университет, Пермь, Россия

## ВЛИЯНИЕ ДОСТУПНОСТИ ФОСФАТА В СРЕДЕ НА ЭКСПОРТ ГЛУТАТИОНА ИЗ КЛЕТОК *ESCHERICHIA COLI*

Добавление фосфат- или сульфат-аниона в длительно голодающие по источнику фосфора и серы культуры *Escherichia coli* стимулировало рост бактерий и быстрый выход глутатиона (GSH) в среду. Уровень экстраклеточного глутатиона ( $GSH_{out}$ ) превышал базовое значение в 11 раз после добавления фосфата и в 20 раз после добавления сульфата. Внесение арсената натрия в длительно голодающую по фосфату культуру *E. coli* вызывало ингибирование роста и необратимый выход глутатиона в среду. Используя делеционные мутанты, было показано, что экспорт глутатиона может стимулироваться при входе фосфата по любой из известных для него транспортных систем. Не выявлено тесной связи между уровнем экстраклеточного глутатиона и скоростью входа фосфата в клетки. Экспорт GSH, вызванный добавлением фосфата, сопровождался преходящим повышением мембранного потенциала, увеличением продукции супероксидного аниона и требовал наличия на мембране электрохимического градиента протонов ( $\Delta\mu H^+$ ). На основании полученных данных предположена следующая последовательность событий после добавления фосфата в голодающую культуру *E. coli*: вход фосфата в цитоплазму → изменение мембранного потенциала → повышение уровня супероксидного аниона в периплазме → стимуляция экспорта глутатиона из цитоплазмы в периплазму и среду. Результаты указывают на существование связи между трансмембранными потоками ионов и циркуляцией глутатиона.

**Ключевые слова:** *Escherichia coli*; глутатион; транспорт ионов; мембранный потенциал.

A. V. Tyulenev<sup>a</sup>, G. V. Smirnova<sup>a</sup>, O. N. Oktyabrsky<sup>a,b</sup>

<sup>a</sup> Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, Perm, Russian Federation

<sup>b</sup> Perm National Research Polytechnic University, Perm, Russian Federation

## INFLUENCE OF THE PHOSPHATE AVAILABILITY ON GLUTATHIONE EFFLUX FROM *ESCHERICHIA COLI*

Addition of phosphate- or sulfate anion into *Escherichia coli* cultures after prolonged starvation for the source of phosphorus or sulfur led to the resumption of growth and rapid export of glutathione (GSH) to the medium. The level of extracellular GSH ( $GSH_{out}$ ) was 11-fold and 20-fold higher than the basal value after the addition of phosphate and sulfate, respectively. Addition of sodium arsenate into culture after prolonged starvation for the source of phosphorus caused growth inhibition and irreversible output of glutathione to medium. Using the deletion mutants, it was shown that export of glutathione can be stimulated under input by any of the known phosphate transport systems. It is not revealed a strong correlation between the level of extracellular glutathione and speed of the phosphate input into cells. Export GSH, caused by the addition of phosphate, accompanied by transient elevated in membrane potential, increased production of superoxide anion and demanded the presence of the membrane electrochemical proton gradient ( $\Delta\mu H^+$ ). The above data suggest the following sequence of events after the addition of phosphate to the starving culture of *E. coli*: the input of phosphate in the cytoplasm → change in membrane potential → superoxide increase in periplasm → stimulation of export of glutathione to the environment. The results suggest the existence of the relation between transmembrane ion fluxes and glutathione cycling.

**Key words:** *Escherichia coli*; glutathione; ion transport; membrane potential.

### Введение

Регуляция жизнедеятельности бактерий является одним из актуальных направлений современной

экспериментальной биологии. В последние десятилетия все большее внимание уделяется исследованию регуляторных механизмов с участием редокс-активных соединений. В этот способ регуляции во-

влечены активные формы кислорода (АФК), в особенности супероксид и перекись водорода. В другую группу входят эндогенные соединения, способные к редокс-превращениям, среди них особое значение имеют соединения, содержащие тиоловые (SH-) группы, глутатин (GSH), тиоредоксин, глутаредоксин и др. Взаимодействие АФК, указанных тиолов и SH- групп в белках приводит к изменению активности этих белков, что составляет молекулярную основу редокс-регуляции.

Хорошо известна роль глутатиона как главного цитоплазматического редокс-буфера и антиоксиданта, имеющего большое значение в поддержании S-S/SH-равновесия в белках [Meister, Anderson, 1983; Schafer, Buettner, 2001]. Известно, что у эукариот GSH принимает участие в антиоксидантной защите, регуляции экспрессии генов, клеточной сигнализации, а также вовлечен в механизм программируемой клеточной смерти – апоптоза [Klatt, Lamas, 2000]. Функции GSH у бактерий изучены в меньшей степени. Глутатин содержится в миллимолярных концентрациях в большинстве грамотрицательных и в некоторых грамположительных бактерий [Fahey et al., 1978]. В этих организмах он играет важную роль в защите от многих токсических соединений. Как компонент тиоловых редокс-систем глутатин вместе с глутаредоксинами восстанавливает окисленные SH-группы в глобальных регуляторах OxyR и Fnr [Aslund et al., 1999]. Мутанты *E. coli*, дефицитные по синтезу глутатиона, проявляют повышенную чувствительность к гиперосмотическому и холодовому стрессам [Смирнова, Октябрьский, 2005].

Целью настоящей работы является изучение влияния трансмембранных ионных потоков на экспорт глутатиона у бактерий *E. coli*.

## Материалы и методы исследования

**Штаммы бактерий и условия культивирования.** В качестве объекта исследований использовали штаммы *E. coli* BW25113  $\Delta(araD-araB)567$ ,  $\Delta lacZ4787(::rrnB-3)$ ,  $\lambda$ -, *rph-1*,  $\Delta(rhaD-rhaB)568$ , *hsdR514*; JW3460 ( $\Delta pitA749::kan$ ); JW2955 ( $\Delta pitB760::kan$ ); JW3704  $\Delta pstA757::kan$ ; JW0389 ( $\Delta phoB763::kan$ ); JW0390  $\Delta phoR764::kan$ , полученные из *E. coli* Genetic Stock Center (CGSC).

Бактерии выращивали в аэробных условиях на синтетической минимальной среде M9 ( $Na_2HPO_4 \cdot 12H_2O$  – 15.13 г/л,  $KH_2PO_4$  – 3 г/л,  $NH_4Cl$  – 1 г/л;  $NaCl$  – 0.5 г/л;  $MgSO_4 \cdot 7H_2O$  – 0.246 г/л;  $CaCl_2$  – 0.011 г/л) [Miller, 1972] с добавлением 0.15%-ной глюкозы или на среде MOPS (3-[N-Морфолино] Пропансульфоновая кислота – 8.37 г/л, Трицин – 1.79 г/л;  $FeSO_4 \cdot 7H_2O$  – 0.0028 г/л,  $NH_4Cl$  – 0.51 г/л;  $K_2SO_4$  – 0.048 г/л;  $CaCl_2$  – 0.0014 г/л;  $MgCl_2 \cdot 6H_2O$  – 0.107 г/л;

$NaCl$  – 2.92 г/л) [Neidhardt et al., 1974] с 0.15% глюкозы и заданной концентрацией фосфата.

Клетки из ночной культуры центрифугировали и ресуспендировали в 100 мл свежей среды до оптической плотности  $OD_{600} = 0.2$  и подращивали при 37°C в колбах объемом 250 мл в термостатируемом орбитальном шейкере при 150 об/мин. По достижении  $OD_{600} = 0.5$  клетки разбавляли подогретой средой и выращивали в колбах объемом 250 или 50 мл в аналогичных условиях. За ростом следили путем измерения оптической плотности при длине волны 600 нм ( $OD_{600}$ ).

Удельную скорость роста культуры ( $\mu$ ) рассчитывали по формуле

$$\mu = \frac{\ln OD_{600}(t_2) - \ln OD_{600}(t_1)}{t_2 - t_1},$$

где  $OD_{600}(t_2)$  и  $OD_{600}(t_1)$  – оптическая плотность культуры, измеренная при длине волны 600 нм, во время  $t_2$  и  $t_1$ .

**Колониеобразующую способность** определяли в образцах, отобранных с заданными интервалами времени. После отмывания и приготовления серии разведений в 0.9%-ном растворе  $NaCl$  клетки смешивали с расплавленным при 42°C мягким (0.8%) LB-агаром и выливали на чашки Петри, содержащие твердый LB-агар (1.5%). Количество образовавшихся колоний (КОЕ) подсчитывали через 24 ч. инкубации в термостате при 37°C.

**Изменения мембранного потенциала** исследовали по методу [Wickens et al., 2000]. Для этого бактериальную культуру (180 мкл) смешивали с 20 мкл раствора DiBAC<sub>4</sub>(3) с концентрацией 100 мкг/мл и выдерживали в темноте при 37°C в течение 10 мин. Затем 10 мкл образца наносили на предметное стекло с 1%-ной агарозой и исследовали с помощью флуоресцентного микроскопа Leica DM2000 (фильтр-система I3). Общее количество клеток подсчитывали в проходящем свете. Для каждого образца анализировали не менее 800 клеток. Эксперименты проводили 3–6 раз в различные дни.

**Определение концентрации глутатиона** выполняли с помощью модифицированного метода Титца [Tietze, 1969, Смирнова, Музыка, Октябрьский, 2012].

**Продукцию эктраклеточного супероксида** определяли по восстановлению цитохрома с методом, предложенным [Korshunov, Imlay, 2006].

**Статистическую обработку экспериментальных данных** осуществляли с помощью пакета программ Microsoft Excell и Statistica 6.0, вычис-

для среднее значение, стандартную ошибку и доверительный интервал. Каждый результат показан как среднее значение из трех независимых экспериментов  $\pm$  стандартная ошибка среднего.

### Результаты и их обсуждение

Для изучения связи между транспортом фосфата и статусом глутатиона бактерии *E. coli* выращивали на среде MOPS, не содержащей фосфата. При необходимости фосфат добавляли в среду в необходимых количествах. Параллельно часть исследований проводили с использованием среды M9, содержащей 27 мМ фосфата ( $\text{PO}_4^{3-}$ ). Ночную

культуру, выращенную при низкой концентрации фосфата (не более 150 мкмоль), центрифугировали и переносили в колбы со средой MOPS без фосфата ( $\text{P}_i$ ) или с 2 мМ  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ . При отсутствии лимитации по  $\text{P}_i$  клетки родительского штамма BW25113 (wt) росли на среде MOPS с той же скоростью, как на среде M9. В то же время, базовый уровень экстраклеточного глутатиона ( $\text{GSH}_{\text{out}}$ ) на среде MOPS был в 2.5 раза выше, чем на среде M9 и сохранялся постоянным в процессе культивирования, тогда как на среде M9 по мере роста происходило накопление ( $\text{GSH}_{\text{out}}$ ) пропорционально приросту биомассы (табл. 1).

Таблица 1

Уровни  $\text{GSH}_{\text{out}}$  и  $\text{GSH}_{\text{in}}$  в растущих и голодающих по фосфату культурах *E. coli* BW25113

мкМ/OD <sub>600</sub>	M9 рост	MOPS рост	MOPS голод
$\text{GSH}_{\text{out}}$	1.12 $\pm$ 0.024	2.08 $\pm$ 0.24	1.46 $\pm$ 0.03
$\text{GSH}_{\text{in}}$	6.3 $\pm$ 0.4	9.4 $\pm$ 0.6	24.8 $\pm$ 0.6

При переносе клеток из ночной культуры в среду MOPS с глюкозой, не содержащую  $\text{P}_i$ , происходило постепенное исчерпание остаточного фосфата, содержащегося в инокуляте, что приводило к постепенному снижению удельной скорости роста (с 0.5 $\pm$ 0.03 ч<sup>-1</sup> до 0.17 $\pm$ 0.01 ч<sup>-1</sup>), длившегося в течение 180 мин. По сравнению с растущей культурой уровень наружного глутатиона в этих условиях постепенно снижался в 1.4 раза, тогда как концентрация внутриклеточного GSH продолжала возрастать. Отношение уровня внутриклеточного глутатиона ( $\text{GSH}_{\text{in}}$ ) к его концентрации в среде ( $\text{GSH}_{\text{in}}/\text{GSH}_{\text{out}}$ ) в голодающей по фосфату культуре достигало 17, тогда как в нелимитированных по фосфату растущих культурах это соотношение было равно 5.6 на M9 и 3.4 на среде MOPS. Эти результаты показывают, что при исчерпании фосфата снижается экспорт глутатиона в среду и увеличивается его внутриклеточный уровень.

При внесении фосфата (150 мкмоль) в виде  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  в длительно голодающую культуру наблюдалось возобновление роста бактерий и быстрый выход глутатиона в среду (табл. 2). Максимальный

уровень экстраклеточного GSH, превышающий базовый уровень в 11 раз, достигался через 15 мин. после внесения  $\text{P}_i$ , через 60 мин. количество экстраклеточного GSH возвращалось к базовому значению, характерному для растущей культуры. Выход GSH в среду наблюдался и при замене  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  на другие источники фосфата (глюкозо-6-фосфат, фруктозо-6-фосфат и их изомеры). Возвращение GSH в цитоплазму замедлялось в мутанте JW3412( $\Delta\text{ggt}$ ), дефицитном по синтезу фермента  $\gamma$ -глутамилтранспептидазы (GGT), участвующего в нормальных условиях в импорте глутатиона. Это указывает на то, что в данной ситуации GGT также играет важную роль в транспорте глутатиона внутрь клеток. Следует отметить, что удельная скорость роста ( $\mu$ ) бактерий родительского штамма полностью восстанавливалась через 30 мин. после добавления фосфата, в то время как у мутантов JW2663(*gshA*), дефицитных по синтезу глутатиона, – только к 45-й мин., что свидетельствует о вкладе глутатиона в адаптацию *E. coli* к изменившимся условиям среды.

Таблица 2

Изменения количества  $\text{GSH}_{\text{out}}$  и удельной скорости роста при внесении  $\text{P}_i$  в голодающую по фосфору культуру *E. coli* родительского штамма и *gshA* мутантов

Время	0 мин (+ $\text{P}_i$ )	15	30	45	60
$\text{GSH}_{\text{out}}$	0.61 $\pm$ 0.077	6.57 $\pm$ 0.265	4.35 $\pm$ 0.234	2.53 $\pm$ 0.214	1.31 $\pm$ 0.111
$\mu$ WT	0.17 $\pm$ 0.012	0.35 $\pm$ 0.019	0.58 $\pm$ 0.015	0.62 $\pm$ 0.022	0.62 $\pm$ 0.013
$\mu$ $\Delta\text{gshA}$	0.10 $\pm$ 0.015	0.35 $\pm$ 0.011	0.47 $\pm$ 0.022	0.60 $\pm$ 0.013	0.58 $\pm$ 0.017

Для того чтобы исследовать связь между импортом  $\text{P}_i$  и экспортом GSH, были использованы мутанты (*pitA*, *pitB*, *pstA*), лишенные различных транспортеров фосфата, а также мутанты по регуляторам фосфатного оперона *phoB* и *phoR*. Низкоаффинные PitA и PitB осуществляют транспорт  $\text{P}_i$

в цитоплазму с высокой скоростью, тогда как комплекс PstSCAB, находящийся под контролем *pho*-регулона, отвечает за высокоаффинный перенос  $\text{P}_i$  с низкой скоростью. Активация *pho*-регулона происходит при снижении концентрации фосфата в среде меньше 4 мкмоль [Wanner, 1997; Hsieh,

Wanner, 2010]. Интересно, что это значение близко к минимальной концентрации фосфата в среде (6 мкмоль), которая вызывала стимуляцию экспорта глутатиона в наших условиях.

Отсутствие транспортера PitA увеличивало уровень GSH<sub>out</sub> в ответ на добавление фосфата на 25% по сравнению с родительским штаммом. Не отмечено существенной разницы по этому показателю между остальными мутантами и родительским штаммом. Таким образом, в описываемой ситуации не выявлено тесной связи между уровнем экстраклеточного глутатиона и скоростью входа фосфата в клетки. Выход глутатиона может стимулироваться при входе фосфата по любой из известных для него транспортных систем.

Мы также проверили влияние на экспорт глутатиона транспорта сульфат-аниона (SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>). Для создания дефицита сульфата в среде использовали модифицированную среду M9, в которой MgSO<sub>4</sub> заменяли на эквимолярное количество MgCl<sub>2</sub>. Длительное голодание по источнику серы сопровождалось снижением удельной скорости роста до 0.1 ч<sup>-1</sup>, при этом уровень наружного GSH прибли-

жался к нулю (~ 0.04 мкмоль/OD<sub>600</sub>). При добавлении 0.5 ммоль MgSO<sub>4</sub> к голодающим клеткам, наблюдалось быстрое возобновление роста и такой же быстрый выброс GSH в среду. Максимальный уровень GSH<sub>out</sub> в 20 раз превышающий значение в голодающей культуре, достигался через 45 мин. после добавления сульфата. Через 90 мин. количество наружного глутатиона падало вдвое и далее удерживалось на этом уровне.

Известно, что PitA, кроме фосфата, может транспортировать в клетки арсенат [Rosenberg, Gerdes, Chegwidden, 1977; Rosen, Liu, 2009]. В наших условиях внесение арсената натрия (100 мкмоль) в длительно голодающую по фосфату культуру вызывало необратимый выход глутатиона (табл. 3). Для бактерий, как и для других живых клеток, арсенат токсичен, и его внесение в культуру *E. coli* вызывало ингибирование роста, которое, однако, не сопровождалось лизисом клеток. Это свидетельствует о том, что выброс глутатиона при действии арсената не являлся результатом диффузии GSH из погибших клеток.

Таблица 3

Изменение экспорта GSH и ростовых параметров при внесении арсената в голодающую культуру *E. coli* (wt)

Время	0 (+As)	15	30	45	60	75
GSH <sub>out</sub>	0.33±0.04	0.24±0.05	1.01±0.06	1.61±0.13	2.04±0.14	2.64±0.29
μ	0.162±0.018	0.165±0.005	-0.039±0.005	-0.056±0.01	-0.027±0.004	0.053±0.006
OD <sub>600</sub>	0.684±0.013	0.714±0.012	0.705±0.011	0.698±0.008	0.693±0.007	0.683±0.007

Примечательно, что активация экспорта глутатиона происходила как при стимуляции роста после добавления фосфата или сульфата, так и при ингибировании роста при обработке культуры арсенатом. Поскольку все три испытанных вещества (фосфат, сульфат и арсенат) транспортируются в виде анионов, их массированный вход в цитоплазму голодающих клеток может вызвать временный электрический дисбаланс. Этот дисбаланс может быть нейтрализован путем симпорта указанных анионов с каким-либо катионом (например, K<sup>+</sup>) или путем антипорта с другим анионом. Известно, что при физиологических условиях GSH является анионом. Учитывая вышесказанное, можно предположить, что в наших условиях движение аниона (фосфата, сульфата или арсената) в цитоплазму могло быть одним из стимулов к активации экспорта глутатиона. Полученные данные дают дополнительные аргументы в пользу высказанной ранее гипотезы о существовании связи между трансмембранными потоками ионов и циркулирующей глутатиона [Smirnova, Muzyka, Oktyabrsky, 2012].

Добавление Pi к клеткам *E. coli*, голодающим по фосфату, приводит к появлению субстрата для синтеза АТФ, что должно способствовать стиму-

ляции транспорта электронов по дыхательной цепи и изменению электрохимического градиента протонов (ΔμH<sup>+</sup>). Известно, что у митохондрий возрастание ΔμH<sup>+</sup> выше некоторого предельного значения сопровождается резким усилением продукции супероксида [Скулачев, 1989]. Используя флуоресцентный краситель DiBAC4(3), мы проследили за изменениями мембранного потенциала и продукции супероксида у *E. coli* при добавлении Pi к голодающей культуре. В наших условиях добавление фосфата в голодающую культуру по фосфату *E. coli* BW25113 (wt) вызывало преходящее повышение мембранного потенциала и одновременное увеличение продукции супероксида в 3 раза. На основании полученных данных можно предположить следующую последовательность событий после добавления фосфата в голодающую культуру. Вход фосфата в цитоплазму → изменение мембранного потенциала → повышение уровня супероксида в периплазме → стимуляция экспорта глутатиона из цитоплазмы в периплазму и среду.

Следует обратить внимание, что все рассмотренные выше эксперименты проводились на средах, содержащих глюкозу в качестве источника углерода и энергии. Стимуляция экспорта GSH при



добавлении фосфата в голодающую по нему культуру отсутствовала в среде, не содержащей глюкозы. Этот эффект наблюдался также при предобработке голодающей по фосфату культуры протоно-

фором карбонилцианид-мета-хлорофенил гидразоном (СССР, 20 мкМ), который вызывает деэнергизацию цитоплазматической мембраны (табл. 4).

Таблица 4

**Влияние протонофора СССР и ингибитора АТФ-азы DCCD на экспорт глутатиона у *E. coli* BW25113**

Время	0 (+Pi)	15	30	45	60
Контроль	0.61±0.077	6.57±0.265	4.35±0.234	2.53±0.214	1.31±0.111
Без глюкозы	0.55±0.05	0.63±0.1	0.72±0.15	0.74±0.17	0.5±0.05
+DCCD	1±0.1	13.66±0.628	11.53±0.389	10.98±0.145	10.42±0.389
+СССР	0.4±0.05	0.4±0.1	0.52±0.08	0.67±0.15	0.54±0.1

Добавление ингибитора АТФ-синтетазы дихлорогексилкарбодимида (DCCD) (0.1 ммоль) к голодающим по фосфату клеткам родительского штамма не приводило к существенному изменению уровня экстраклеточного глутатиона. Однако после внесения фосфата в эту культуру наблюдался быстрый выход GSH, амплитуда которого в 2 раза превышала уровень, достигаемый в необработанных DCCD клетках. Этот высокий уровень сохранялся на протяжении всего эксперимента (табл. 4). Известно, что DCCD блокирует поток протонов через канал  $F_0$  АТФ-синтетазы. При работе дыхательной цепи закрытие  $F_0$  может приводить к повышению  $\Delta\mu\text{H}^+$ , т.е. СССР и DCCD действуют на  $\Delta\mu\text{H}^+$  противоположным образом и это может объяснять различные эффекты двух соединений на экспорт глутатиона. Наши результаты указывают на то, что энергизация мембраны и наличие  $\Delta\mu\text{H}^+$  являются необходимым условием экспорта GSH в ответ на добавление фосфата в голодающую по  $P_i$  культуру.

Исследования поддержаны грантом Программы МКБ Президиума РАН №12-П-4-1013 и грантом РФФИ № 13-04-00706.

### Библиографический список

Скулачев В.И. Энергетика биологических мембран. М.: Наука, 1989. 564 с.  
 Смирнова Г.В., Октябрьский О.Н. Глутатион у бактерий // Биохимия. 2005. Т. 70, вып. 11. С. 1459–1473.  
 Aslund F. et al. Regulation of the OxyR transcription factor by hydrogen peroxide and the cellular thiol-disulfide status // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1999. Vol. 96. P. 6161–6165.  
 Fahey R.C. et al. Occurrence of glutathione in bacteria // J. Bacteriol. 1978. Vol. 133. P. 1126–1129.  
 Hsieh Y.-J., Wanner B.L. Global regulation by the seven-component Pi signaling system // Curr. Opin. Microbiol. 2010. Vol. 13. P. 198–203.  
 Klatt P., Lamas S. Regulation of protein function by S-glutathiolation in response to oxidative and nitrosative stress // Eur. J. Biochem. 2000. Vol. 267. P. 4928–4944.

Korshunov S., Imlay J.A. Detection and quantification of superoxide formed within the periplasm of *Escherichia coli* // J. Bacteriol. 2006. Vol. 188 P. 6326–6334.  
 Meister A., Anderson M.E. Glutathione // Ann. Rev. Biochem. 1983. Vol. 52. P. 711–760.  
 Miller J.H. Experiments in molecular genetics. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1972.  
 Neidhardt F.C., Bloch P.L., Smith D.F. Culture medium for Enterobacteria // J. Bacteriol. 1974. Vol. 119, № 3. P. 736–747.  
 Rosenberg H., Gerdes R.G., Chegwidden K. Two systems for the uptake of phosphate in *Escherichia coli* // J. Bacteriol. 1977. Vol. 131. P. 505–511.  
 Rosen B.P., Liu Z. Transport pathways for arsenic and selenium: a minireview // Environ. Int. 2009. Vol. 35. P. 512–515.  
 Schafer F.Q., Buettner G.R. Redox environment of the cell as viewed through the redox state of the glutathione disulfide/glutathione couple // Free Radic. Biol. Med. 2001. Vol. 30. P. 1191–1212.  
 Smirnova G.V., Muzyka N.G., Oktyabrsky O.N. Transmembrane glutathione cycling in growing *Escherichia coli* cells // Microbiol. Res. 2012. Vol. 167. P. 166–172.  
 Tietze F. Enzymic method for quantitative determination of nanogram amounts of total and oxidized glutathione: applications to mammalian blood and other tissues // Anal. Biochem. 1969. Vol. 27. P. 502–522.  
 Wanner B.L. Phosphate signaling and the control of gene expression in *Escherichia coli* // Metal Ions in Gene Regulation / Silver S, William W., editor. New York: Chapman and Hall, 1997. P. 104–128.  
 Wickens H.J., Pinney R.J., Mason D.J., Gant V.A. Flow cytometric investigation of filamentation, membrane patency and membrane potential in *Escherichia coli* following ciprofloxacin exposure // Antimicrob. Agents Chemother. 2000. Vol. 44. P. 682–687.

### References

Skulachev V.P. *Ėnergetika biologiĉeskich membran* [Energetics of biological membranes]. Moscow, Nauka Publ., 1989. 564 p. (In Russ.)

- Smirnova G.V., Oktyabrsky O.N. [Glutathione in bacteria]. *Biochemistry* (Moscow), 2005, Vol. 70, No. 11, pp. 1199-1211. (In Russ.)
- Aslund F., Zheng M., Beckwith J., Storz G. Regulation of the OxyR transcription factor by hydrogen peroxide and the cellular thiol-disulfide status. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1999, Vol. 96, pp. 6161-6165.
- Fahcy R. C., Brown W.C., Adams W.B., Worsham M.B. Occurrence of glutathione in bacteria. *J. Bacteriol.* 1978, Vol. 133, pp. 1126-1129.
- Hsieh Y.-J., Wanner B.L. Global regulation by the seven-component Pi signaling system. *Curr. Opin. Microbiol.* 2010, Vol. 13, pp. 198-203.
- Klatt P., Lamas S. Regulation of protein function by S-glutathiolation in response to oxidative and nitrosative stress. *Eur. J. Biochem.* 2000, Vol. 267, pp. 4928-4944.
- Korshunov S., Imlay J.A. Detection and quantification of superoxide formed within the periplasm of *Escherichia coli*. *J. Bacteriol.* 2006, Vol. 188, pp. 6326-6334.
- Meister A., Anderson M.E. Glutathione. *Ann. Rev. Biochem.* 1983, Vol. 52, pp. 711-760.
- Miller J.H. Experiments in molecular genetics. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1972.
- Neidhardt F.C., Bloch P.L., Smith D.F. Culture medium for Enterobacteria. *J. Bacteriol.* 1974, Vol. 119, No 3, pp. 736-747.
- Rosenberg H., Gerdes R.G., Chegwidzen K. Two systems for the uptake of phosphate in *Escherichia coli*. *J. Bacteriol.* 1977, Vol. 131, pp. 505-511.
- Rosen B.P., Liu Z. Transport pathways for arsenic and selenium: a minireview. *Environ. Int.* 2009, Vol. 35, pp. 512-515.
- Schafer F.Q., Buettner G.R. Redox environment of the cell as viewed through the redox state of the glutathione disulfide/glutathione couple. *Free Radic. Biol. Med.* 2001, Vol. 30, pp. 1191-1212.
- Smirnova G.V., Muzyka N.G., Oktyabrsky O.N. Transmembrane glutathione cycling in growing *Escherichia coli* cells. *Microbiol. Res.* 2012, Vol. 167, pp. 166-172.
- Tietze F. Enzymic method for quantitative determination of nanogram amounts of total and oxidized glutathione: applications to mammalian blood and other tissues. *Anal. Biochem.* 1969, Vol. 27, pp. 502-522.
- Wanner B.L. Phosphate signaling and the control of gene expression in *Escherichia coli*. Silver S. William W. editor. *Metal Ions in Gene Regulation*. New York, Chapman and Hall, 1997. P. 104-128.
- Wickens H.J., Pinney R.J., Mason D.J., Gant V.A. Flow cytometric investigation of filamentation, membrane patency and membrane potential in *Escherichia coli* following ciprofloxacin exposure. *Antimicrob. Agents Chemother.* 2000, Vol. 44, pp. 682-687.

Поступила в редакцию 14.10.2015

#### Об авторах

Тюленев Алексей Валерьевич, ст. инженер лаборатории физиологии и генетики микроорганизмов  
ФГБУН «Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН»  
614081, Пермь, ул. Голева, 13;  
leksey333@yandex.ru; (342)2122086

Смирнова Галина Васильевна, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории физиологии и генетики микроорганизмов  
ФГБУН «Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН»  
614081, Пермь, ул. Голева, 13; smirnova@iegm.ru; (342)2122086

Октябрьский Олег Николаевич, доктор биологических наук, профессор, зав. лабораторией физиологии и генетики микроорганизмов  
ФГБУН «Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН»  
614081, Пермь, ул. Голева, 13; oktyabr@iegm.ru; (342)2122086  
профессор кафедры химии и биотехнологии  
ФГБОУ ВПО «Пермский национальный исследовательский политехнический университет»,  
614990, Пермь, Комсомольский пр., 29

#### About the authors

Tyulenev Aleksey Vasil'evich, senior engineer; Laboratory of physiology and genetics of microorganisms  
Institute of Ecology and Genetics of Microorganism UB RAS. 13, Golev str., Perm, Russia, 614081; leksey333@yandex.ru; (342)2122086

Smirnova Galina Vasil'evna, doctor of biology, leading researcher of laboratory of physiology and genetics of microorganisms  
Institute of Ecology and Genetics of Microorganism UB RAS. 13, Golev str., Perm, Russia, 614081; smirnova@iegm.ru; (342)2122086

Oktyabrsky Oleg Nikolacvich, doctor of biology, professor, director of laboratory of physiology and genetics of microorganisms  
Institute of ecology and genetics of microorganisms, UB RAS. 13, Golev str., Perm, Russia, 614081; oktyabr@iegm.ru; (342)2122086  
professor of the Department of Chemistry and Biotechnology  
Perm National Research Polytechnic University, Komsomolsky pr., 29, Perm, Russia, 614990

УДК 579.26+579.84

Д. Ю. Шаравин, А. И. Саралов

Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, Пермь, Россия

## ПРЕДВАРИТЕЛЬНОЕ ОПИСАНИЕ НОВОГО ВИДА ГАЛОФИЛЬНОЙ МЕТИЛОБАКТЕРИИ РОДА *METHYLOPHAGA* ИЗ ФИЛЬТРАТА ПОЛИГОНА ЗАХОРОНЕНИЯ ТВЁРДЫХ БЫТОВЫХ ОТХОДОВ

Из слабощелочного фильтрата (рН 8.0–8.3) полигона твёрдых бытовых отходов (г. Пермь) с высоким уровнем загрязнения по аммонии, нитратам, нитритам и метану выделен и описан умеренно галофильный метилотрофный денитрификатор (изолят RS-MM3). Является аэробом, наиболее активную денитрификацию осуществляет на среде с пируватом. Способен расти в среде с 0.02–5%  $\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}$ , 0.2–10% NaCl при 10–40°C и рН 6.0–9.5. Факультативный метилотроф: метанол, метиламин, фруктозу и сахарозу использует в качестве источников углерода и энергии. При оптимальных условиях роста (30°C, рН 7.8, 30 г/л NaCl, 20 мкг/л витамин  $\text{B}_{12}$ ) на среде с метанолом (5 мл/л) основными жирными кислотами являются  $\text{C}_{16:1\omega7}$ ,  $\text{C}_{16:0}$ ,  $\text{C}_{18:1\omega7}$ . Содержание Г+Ц в ДНК составляет 43.9 мол.%. По совокупности гено- и фенотипических признаков изолят отнесён к метилотрофным представителям *Gamma*proteobacteria рода *Methylophaga* в качестве нового вида *Methylophaga* RS-MM3 sp. nov. Филогенетическое сходство с различными ограниченно галоалкалофильными видами рода достигало межвидового уровня (95.3–96.7%).

**Ключевые слова:** полигон твёрдых бытовых отходов; фильтрат; метилотрофия; *Methylophaga*.

D. Yu. Sharavin, A. I. Saralov

Institute of ecology and genetics of microorganisms, Ural Branch, RAS, Perm, Russian Federation

## PRELIMINARY DESCRIPTION OF A NOVEL SPECIES OF HALOPHILIC METHYLOBACTERIA OF *METHYLOPHAGA* GENUS FROM THE LANDFILL LEACHATE

A moderately halophilic methylotrophic denitrifier RS-MM3 from weakly alkaline (pH 8.0–8.3) landfill leachate with high levels of dissolved nitrogen compounds and methane (Perm city, Russia) was isolated and identified. The isolate has been defined as aerobic active denitrifier on the pyruvate contain medium. Growth occurred at 0.02–5%  $\text{CH}_3\text{OH}$ , 0.2–10% NaCl at temperatures between 10 and 40°C and pH 6.0–9.5. Facultative methylotroph, methanol, methylamine, fructose and sucrose are used as carbon and energy sources. Under optimal conditions (30°C, pH 7.8, 30 g/l NaCl, 20  $\mu\text{g/l}$  of vitamin  $\text{B}_{12}$ ) with 5 ml/l of methanol the major fatty acids are  $\text{C}_{16:1\omega7}$ ,  $\text{C}_{16:0}$ ,  $\text{C}_{18:1\omega7}$ . The DNA G+C content of the obtained strain is 43.9 mol%. Using genotyping and phenotyping parameters isolate was affiliated with methylotrophic representatives within the genus *Methylophaga* of the *Gamma*proteobacteria as a *Methylophaga* RS-MM3 sp. nov. Phylogenetic similarity with moderately haloalkaliphilic species of *Methylophaga* genus reached the interspecies level (95.3–96.7%).

**Key words:** landfill leachate; methylotrophy; *Methylophaga*.

### Введение

Основную часть твердых бытовых отходов (ТБО) городов подвергают захоронению на специально оборудованных полигонах (ПТБО). В России на ПТБО ежегодно производится захоронение око-

ло 40 млн т ТБО [Вайсман, Вайсман, Максимов, 2003]. Деградация органических субстратов анаэробными микроорганизмами сопровождается высвобождением простых органических соединений, таких как ацетат, бутират, лактат, пируват, пропионат, пропанол, этанол, метанол и формальдегид. Органические компоненты залежи ТБО разла-

гаются микроорганизмами с образованием биогаза, состоящего на 50–70% из  $\text{CH}_4$  и на 30–50% – из  $\text{CO}_2$ . ПТБО являются важным источником атмосферного метана, их вклад в глобальную эмиссию этого парникового газа оценивается в 6–12% [Ножевникова, Каллистова, Кеврина, 2006]. Кроме эмиссии метана, ПТБО оказывают негативное влияние на окружающую среду даже после их закрытия, в частности, из-за продолжающегося стока загрязненных фильтрационных вод [Вайсман, Вайсман, Максимов, 2003].

Разнообразные представители филума *Proteobacteria* широко распространены в природе и могут быть изолированы из различных источников разных климатических зон Земли, они часто доминируют в пресноводных и морских экосистемах [Amann, Ludwig, Schleifer, 1995; Snaidr et al., 1997], а также в сточных водах и активных илах городских и промышленных биологических очистных сооружений [Manz et al., 1992; Juretschko et al., 2002].

Аэробные метилотрофные бактерии, использующие метан (метанотрофы) и его окисленные и замещенные производные (метиловобактерии) в качестве источников углерода и энергии, повсеместно распространены в природе. Метилотрофы часто ассоциированы с метанотрофами, особенно в почве, хотя часто и с высокой плотностью колонизируют листовую поверхность, присутствуют в семенах и ризосфере многих растений и играют значительную роль в превращениях одноуглеродных соединений на ПТБО [Иванова и др., 2000; Knief et al., 2008].

Цель настоящего исследования – изучение и предварительное описание новых таксонов метилотрофных денитрификаторов, изолированных из фильтрационных вод ПТБО.

### Материалы и методы исследования

В период с мая 2010 по октябрь 2013 г. изучали микробиоценоз водных масс обводного канала (средняя глубина 1,5 м) ПТБО «Софроны» г. Перми, используемого для утилизации основной массы городского мусора с 1978 г. Полигон расположен в 12 км от города и занимает 52 га, представляя из себя холм от 20 до 30 м в высоту. Температура внутри полигона варьирует от 30 до 60°C (вследствие разогрева его процессами анаэробного разложения органических веществ).

В 2010–2013 гг. исследовали старую «холодную водную секцию» ирригационного канала в южной части полигона. На протяжении зимы вода здесь промерзала от поверхности до дна. В середине марта 2013 г. в северной части полигона исследовали молодую «тепловодную секцию». На этом специфичном участке из «тела» полигона истекал горячий темно-коричневый раствор (водный гу-

мус), поэтому на момент отбора проб температура в придонном слое канала составляла +23°C, в то время как температура на открытом воздухе не превышала минус 13°C.

Пробы отбирали в стерильные бутылки объемом 1,5 л, использовали их для гидрохимических и микробиологических анализов. Гидрохимические анализы выполняли согласно практическому руководству по изучению состава промышленных сточных вод. Содержание растворенного метана в пробах оценивали по результатам анализа газовых смесей на хроматографе Chrom-5 (Чехословакия), металлы – в гексановых и хлороформных экстрактах на атомно-абсорбционном спектрометре Shimadzu AA-6300 (Япония). Состав органических веществ фильтрационных вод и жирнокислотный состав (ЖК) определяли на хромато-масс-спектрометрической системе Agilent 6890/5973N (США). Идентификацию метиловых эфиров ЖК осуществляли с использованием автоматизированной системы обработки масс-спектральных данных AMDIS с поиском целевых компонентов по библиотеке NISTEPА. MSL (США) с фактором сходства не менее 80%.

Способность к денитрификации микрофлоры сточных вод и культур протеобактерий оценивали по накоплению  $\text{N}_2\text{O}$  в газовой фазе с  $\text{N}_2$  и ацетиленом. Анализ газовых смесей производили на хроматографе Chrom-5 (Чехословакия) с применением катарометра, колонки длиной 2,4 м и диаметром 6 мм с абсорбентом Porapak N (США).

Фрагменты тотальной ДНК из нативных образцов, кодирующие бактериальные гены 16S рРНК, были амплифицированы с использованием ПЦР с эубактериальными праймерами: 27Г и 1492г [Lane, 1991]. Ген метанолдегидрогеназы (*mxaF*) амплифицировали в полимеразной цепной реакции, используя пару праймеров: F1003 и R1561 [McDonald, Murrell, 1997; Lau et al., 2013].

Секвенирование полученных ПЦР-фрагментов генов, кодирующих 16S рРНК, проводили по методу Сэнгера с помощью набора реактивов Big Dye Terminator v.3.1 (Applied Biosystems, Inc., USA) на автоматическом секвенаторе ABI PRIZM 3730 (Applied Biosystems, Inc., USA) согласно инструкциям производителя. Первичный анализ полученных последовательностей проводили с помощью программного пакета BLAST. Филогенетический анализ проводили по методу Maximum-Likelihood и алгоритмов, реализованных в пакете программ TREECON и MEGA 4.

### Результаты и их обсуждение

Слабощелочные (рН 8,0–8,3) фильтрационные воды бикарбонатного типа «тепловодной секции» характеризовались высоким уровнем загрязнения по аммонии, нитратам, нитритам, фосфору, желе-

зу, хрома, никелю и метану (табл. 1). В «холодно-водной секции» по сравнению с «тепловодной секцией» наблюдалось резкое снижение цветности

раствора (в 40–60 раз), концентрации метана (32–260 раз), общего фосфора (35–56 раз), хрома (19–56), железа (7–20 раз) и натрия (6–14 раз).

Таблица 1

**Гидрохимическая характеристика фильтрационных вод обводного канала ПТБО «Софронь» в течение 2010–2013 гг. в «старой холодноводной секции» и в марте 2013 г. в «молодой тепловодной секции» (значения приведены в скобках)**

Параметр	Поверхностная вода	Придонная вода
Температура, °С	15±14 (3)	15±14 (23)
pH	8.3±0.3 (8.2)	8.0±0.3 (8.3)
Содержание метана, мл/л	0.23±0.18 (13.0)	1.51±0.66 (15.1)
Минеральные вещества, мг/л:		
Общий фосфор	0.35±0.08 (15.2)	2.5±0.6 (16.4)
Аммоний	39.2±18.3 (272.1)	48.7±17.7 (265.3)
Нитраты	47.6±14.6 (537.2)	45.1±15.3 (829.9)
Нитриты	1.9±0.5 (53.6)	2.2±1.1 (76.6)
Гидрокарбонаты	803±120 (8540)	842±105 (9760)
Натрий	582±224 (5054)	645±266 (5954)
Железо	0.41±0.20 (4.28)	3.23±1.45 (3.71)
Никель	0.12±0.02 (0.50)	0.14±0.03 (0.47)
Хром	0.02±0.01 (0.56)	0.02±0.01 (0.67)

Из фильтрационных вод ПТБО был выделен умеренно галофильный метилотрофный денитрификатор RS-MM3. По совокупности гено- и хемо-

таксономических признаков изолят был отнесён к представителям рода *Methylophaga* (табл. 2; рисунок).

Таблица 2

**Сравнительная таблица фенотипического сходства культуры RS-MM3 и некоторых членов рода *Methylophaga*. Штаммы: RS-MM3; *M. nitratireducenticrescens* JAM1<sup>T</sup> [Villeneuve et al., 2013]; *M. frappieri* JAM7<sup>T</sup> [Villeneuve et al., 2013]; *M. alcalica* M39<sup>T</sup> [Doronina, Darmaeva, Trotsenko, 2003]; *M. aminisulfivorans* MP<sup>T</sup> [Kim et al., 2007]; *M. lonarensis* MPL<sup>T</sup> [Antony et al., 2012]**

Параметр	<i>Methylophaga</i> sp. RS-MM3	JAM1 <sup>T</sup>	JAM7 <sup>T</sup>	M39 <sup>T</sup>	MP <sup>T</sup>	MPL <sup>T</sup>
D-Фруктоза	+	–	–	–	+	–
D-Глюкоза	+	ND	ND	ND	ND	ND
Метанол 1%	+	+	+	+	+	+
Метиламин	+	–	–	+	+	–
Диап. темп., °С	10–40	15–37	15–37	4–35	20–37	20–37
Оптм. темп., °С	30	30	34	25–29	30	28–30
pH диапазон	6.0–9.5	6.0–11.0	6.0–11.0	7.0–11.0	6.0–8.0	7.0–10.0
Оптимум pH	7.5–8.2	8.0	8.0	9.0–9.5	6.8–7.0	9.0–10.0
NaCl диап., %	0.2–10	0.5–8.0	0.5–8.0	0.05–10.0	1.5–9.0	0.05–10.0
Оптм. NaCl, %	3.0	3.0	3.0	ND	3.0	0.5–2.0
Нитрат редукция	+	+	–	+	+	+
Морфология клеток	Палочки	Палочки	Палочки	Палочки	Палочки	Палочки
Размер клеток, мкм	0.3–0.5 ×1.0–2.0	0.6×1.5	0.7×1.5	0.6–0.8 ×1.4–2.8	0.2–0.4 ×0.8–1.2	1.2–2.0 ×0.2
Подвижность	+	+	+	+	–	+
G+C (mol %)	43.9	44.7	47.8	48.3	44.9	50.0
Доминирующие ЖК	C <sub>16:1</sub> , C <sub>16:0</sub> , C <sub>18:1</sub>	C <sub>16:0</sub> , C <sub>16:1</sub> , C <sub>18:1</sub>	C <sub>16:0</sub> , C <sub>16:1</sub> , C <sub>18:1</sub>	C <sub>16:0</sub> , C <sub>16:1</sub> , C <sub>18:1</sub>	C <sub>16:0</sub> , C <sub>16:1</sub>	C <sub>16:0</sub> , C <sub>16:1</sub> , C <sub>18:1</sub>

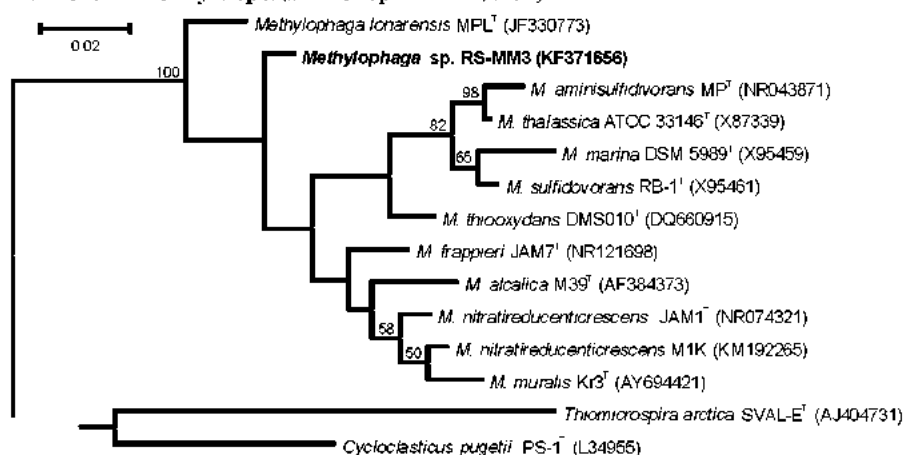
Филогенетическое дерево, показывающее положение штамма RS-MM3 относительно видов рода *Methylophaga*, представлено на рисунке. Филогенетическое сходство с различными видами рода достигало лишь межвидового уровня (95.3–96.7%). Изолят RS-MM3 сильнее связан с *Methylophaga lonarensis* MPL<sup>T</sup>, но значительно слабее – с груп-

пой метилобактерий, включающей *M. frappieri* JAM7<sup>T</sup>, *M. nitratireducenticrescens* JAM1<sup>T</sup>, *M. nitratireducenticrescens* MIK и *M. thiooxydans* DMS 010.

Колонии на среде с агаром и метанолом бледно-розовые, круглые, выпуклые до 1–2 мм в диаметре. Клетки грамотрицательные аспорогенные

подвижные палочки ( $0.3-0.5 \times 1.0-2.0$  мкм), умеренно галофильные, нейтрофильные и мезофильные. Растёт в среде с 0.02–5%  $\text{CH}_3\text{OH}$  (оптимум 0.6–0.8%) и 0.2–10%  $\text{NaCl}$  (оптимум 3–5%), при 10–40°C (оптимум 28–33°C) и pH 6.0–9.5 (оптимум pH 7.5–8.2). Аэроб, или факультативный анаэроб, оксидазо- и каталазо-положителен. Активную денитрификацию осуществляет в среде с пируватом, но значительно слабее с метанолом, лактатом, малатом и ацетатом. Факультативный метилотроф; метанол, метиламин, фруктозу и сахарозу использует в качестве источников углерода и энергии.

Содержит *txaF* ген, кодирующий метанолдегидрогеназу. Метан, глюкозу, дрожжевой экстракт не утилизирует. Продуцирует кислоты из метанола, но не из фруктозы и сахарозы. Гидролизует крахмал, но не казеин или желатин. В качестве источников азота использует аммоний, нитрат, триптон и метиламин. Добавка витамина  $\text{B}_{12}$ , дрожжевого экстракта (0.005%) и микроэлементов ускоряет рост. Чувствителен к эритромицину (15 мкг /диск) и стрептомицину (10 мкг /диск), но устойчив к ампициллину (10 мкг /диск) и новобиоцину (30 мкг /диск).



Филогенетические отношения между изолятом денитрифицирующего метилотрофа RS-MM3 из фильтрационных вод ПТБО и представителями  $\gamma$ -протеобактерий рода *Methylophaga*. Дерево построено на основе выравнивания последовательностей гена 16S рРНК длиной 1420 нк при использовании алгоритма Maximum-Likelihood. Число над ветвью обозначает Bootstrap значения выше 50%. Последовательности гена 16S рРНК *Thiomicrospira arctica* SVAL-E<sup>T</sup> и *Cycloclasticus pugetii* PS-1<sup>T</sup> взяты как внегрупповые виды. Масштаб соответствует 2% дивергенции

При оптимальных условиях роста (30°C, pH 7.8) в среде с метанолом (5 мл/л, 30 г/л  $\text{NaCl}$ , 20 мкг/л витамин  $\text{B}_{12}$ ) преобладают следующие жирные кислоты (% от общего количества ЖК):  $\text{C}_{16:1\omega7c}$  (40.5),  $\text{C}_{16:0}$  (35.2) и  $\text{C}_{18:1\omega7c}$  (18.7). Содержание Г+Ц в ДНК составляет 43.9 мол.%. Основываясь на секвенировании гена 16S рРНК (GenBank No KF371656) организм филогенетически близок к ограниченно-галоалкалофильным метилотрофам рода *Methylophaga* (95.3–96.7% сходства).

### Заключение

В фильтрационных водах ПТБО с высоким уровнем загрязнения по нитратам и метану выявлено широкое распространение метилотрофных денитрифицирующих *Proteobacteria*. Выделена и описана умеренно галофильная метилотрофная денитрифицирующая *Gamma*-*proteobacteria* рода *Methylophaga* (изолят RS-MM3) с низким содержанием Г+Ц в ДНК 43.9 мол.%. Основываясь на секвенировании гена 16S рРНК, у изолята установили филогенетическую близость к ограниченно галоал-

калофильным метилотрофам рода *Methylophaga* (межвидовой уровень сходства составил 95.3–96.7%). По совокупности гено- и фенотипических признаков новый штамм идентифицирован как *Methylophaga* RS-MM3 sp. nov.

Работа выполнена в рамках Комплексной программы УрО РАН (проект № 15-4-4-2).

### Библиографический список

- Вайсман Я.И., Вайсман О.Я., Максимов С.В. Управление метаногенезом на полигонах твердых бытовых отходов. Пермь: Изд-во ПГТУ, 2003. 232 с.
- Паванова Ф.Г. и др. Факультативные и облигатные метиловобактерии синтезируют цитокинины // Микробиология. 2000. Т. 69. № 6. С. 764–769.
- Ножевникова А.Н., Калистова А.Ю., Кевбрина М.В. Эмиссия и окисление метана на полигоне захоронения твердых бытовых отходов: сезонные измерения // Труды Института микробиологии им. С.Н. Виноградского. 2006. Т. 13. С. 172–191.

- Amann R.I., Ludwig W., Schleifer K.H. Phylogenetic identification and *in situ* detection of individual microbial cells without cultivation // *Microbiol. Rev.* 1995. Vol. 59. P. 143–169.
- Antony C.P. et al. *Methylophaga lonarensis* sp. nov., a moderately haloalkaliphilic methylotroph isolated from the soda lake sediments of a meteorite impact crater // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2012. Vol. 62. P. 1613–1618.
- Doronina N.V., Darmaeva T.D., Trotsenko Y.A. *Methylophaga alcalica* sp. nov., a novel alkaliphilic and moderately halophilic, obligately methylotrophic bacterium from an East Mongolian saline soda lake // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2003. Vol. 53. P. 223–229.
- Juretschko S. et al. The microbial community composition of a nitrifying-denitrifying activated sludge from an industrial sewage treatment plant analyzed by the full-cycle rRNA approach // *Syst. Appl. Microbiol.* 2002. Vol. 25. P. 84–99.
- Kim H.G. et al. *Methylophaga aminisulfidivorans* sp. nov., a restricted facultatively methylotrophic marine bacterium // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2007. Vol. 57. P. 2096–2101.
- Knief C. et al. Cultivation-independent characterization of methylobacterium populations in the plant phyllosphere by automated ribosomal intergenic spacer analysis // *Appl. and Environ. Microb.* 2008. Vol. 74, № 7. P. 2218–2228.
- Lane D.J. 16S/23S rRNA sequencing // Stackebrandt E., Goodfellow M. (eds) *Nuc. Acids Tech. in Bact. Syst.* Chichester: Academic Press, 1991. P. 115–167.
- Lau E. et al. The methanol dehydrogenase gene *mxhF*, as a functional phylogenetic marker for proteobacterial methanotrophs in natural environments // *PLOS ONE*. 2013. Vol. 8. e56993.
- Manz W. et al. Phylogenetic oligodeoxynucleotide probes for the major subclasses of proteobacteria: problems and solutions // *Syst. Appl. Microbiol.* 1992. Vol. 15. P. 593–600.
- McDonald I.R., Murrell J.C. The methanol dehydrogenase structural gene *mxhF* and its use as a functional gene probe for methanotrophs and methylotrophs // *Appl. Environ. Microbiol.* 1997. Vol. 63. P. 3218–3224.
- Snaidr J. et al. Phylogenetic analysis and *in situ* identification of bacteria in activated sludge // *Appl. Environ. Microbiol.* 1997. Vol. 63. P. 2884–2896.
- Villeneuve C. et al. *Methylophaga nitratireducens* sp. nov. and *Methylophaga frappieri* sp. nov., isolated from biofilm of the methanol-fed denitrification system treating the seawater at the Montreal Biodome // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2013. Vol. 63. P. 2216–2222.
- ### References
- Vaisman Ya.I., Vaisman O.Ya., Maksimov S.V. [Methanogenesis control at municipal landfills]. Perm: PGTU, 2003. 232 p. (In Russ.)
- Ivanova E.G. et al. [Facultative and obligate aerobic methylobacteria synthesize cytokinins]. *Microbiologiya*. 2000. V. 69, № 6. P. 764–769. (In Russ.)
- Nozhevnikova A.N., Kallistova A.Yu., Keybrina M.V. [Methane emission and microbial methane oxidation at municipal landfill]. *Proceedings of Winogradsky Institute of Microbiology*. 2006, pp. 172–191. (In Russ.)
- Amann R.I., Ludwig W., Schleifer K.H. [Phylogenetic identification and *in situ* detection of individual microbial cells without cultivation] *Microbiol. Rev.* 1995. V. 59, pp. 143–169.
- Antony C.P. et al. [*Methylophaga lonarensis* sp. nov., a moderately haloalkaliphilic methylotroph isolated from the soda lake sediments of a meteorite impact crater] *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2012, V. 62, pp. 1613–1618.
- Doronina N.V., Darmaeva T.D., Trotsenko Y.A. [*Methylophaga alcalica* sp. nov., a novel alkaliphilic and moderately halophilic, obligately methylotrophic bacterium from an East Mongolian saline soda lake] *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2003, V. 53, pp. 223–29.
- Juretschko S. et al. [The microbial community composition of a nitrifying-denitrifying activated sludge from an industrial sewage treatment plant analyzed by the full-cycle rRNA approach] *Syst. Appl. Microbiol.* 2002, V. 25, pp. 84–99.
- Kim H.G. et al. [*Methylophaga aminisulfidivorans* sp. nov., a restricted facultatively methylotrophic marine bacterium] *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2007, V. 57, pp. 2096–2101.
- Knief C. et al. [Cultivation-independent characterization of methylobacterium populations in the plant phyllosphere by automated ribosomal intergenic spacer analysis] *Appl. and Environ. Microb.* 2008, V. 74, N. 7, pp. 2218–2228.
- Lane D.J. [16S/23S rRNA sequencing] In: Stackebrandt E., Goodfellow M. (eds) *Nuc. Acids Tech. in Bact. Syst.* Academic Press: Chichester, UK, 1991. pp. 115–167.
- Lau E. et al. [The methanol dehydrogenase gene *mxhF*, as a functional phylogenetic marker for proteobacterial methanotrophs in natural environments] *PLOS ONE* 2013, V. 8, e56993.
- Manz W. et al. [Phylogenetic oligodeoxynucleotide probes for the major subclasses of proteobacteria: problems and solutions] *Syst. Appl. Microbiol.* 1992, V. 15, pp. 593–600.
- McDonald I.R., Murrell J.C. [The methanol dehydrogenase structural gene *mxhF* and its use as a functional gene probe for methanotrophs and methyl-

lotrophs] *Appl. Environ. Microbiol.* 1997, V. 63, pp. 3218 – 3224.  
Snaidr J. et al. [Phylogenetic analysis and *in situ* identification of bacteria in activated sludge] *Appl. Environ. Microbiol.* 1997, V. 63, pp. 2884–2896.  
Villeneuve C. et al. [*Methylophaga nitratireducen-ticrescens* sp. nov. and *Methylophaga frappieri*

sp. nov., isolated from biofilm of the methanol-fed denitrification system treating the seawater at the Montreal Biodome] *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2013, V. 63, pp. 2216–2222.

Поступила в редакцию 17.11.2015

#### Об авторах

Шаравин Дмитрий Юрьевич, инженер лаборатории водной микробиологии ФГБУН Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН 614081, Пермь, ул. Голева, 13; dima-sharavin@yandex.ru (342)2808332

Саралов Александр Иванович, доктор биологических наук, профессор, зав. лабораторией водной микробиологии ФГБУН Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН 614081, Пермь, ул. Голева, 13; saralov@iegm.ru (342)2808332

#### About the authors

Sharavin Dmitry Yur'evich, engineer, laboratory of aquatic microbiology Institute of Ecology and Genetics of Microorganism UB RAS. 13, Golev str., Perm, Russia, 614081; dima-sharavin@yandex.ru (342)2808332

Saralov Alexander Ivanovich, doctor of biology, professor, laboratory of aquatic microbiology Institute of Ecology and Genetics of Microorganism UB RAS. 13, Golev str., Perm, Russia, 614081; saralov@iegm.ru (342)2808332



ЭКОЛОГИЯ

УДК 582.287.238

В. С. Боталов, Л. Г. Переведенцева

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

МОНИТОРИНГ ЭКТОМИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ СОСНЯКА БРУСНИЧНОГО

В Пермском крае с 1975 г. по настоящее время проводится мониторинг агарикоидных базидиомицетов в разных типах леса (подзона южной тайги). Исследования велись стационарным методом (пробные площади 50×20 м) в 3 этапа: I – 1975–1977 гг., II – 1994–1996 гг., III – 2010–2012 гг. Регулярно, один раз в декаду в августе и начале сентября, учитывался видовой состав грибов, количество базидиом каждого вида и их сырая биомасса. В статье обсуждаются результаты исследований, проведенных с 1975 по 2012 гг. в сосняке брусничном. К настоящему времени в сосняке брусничном обнаружено 182 вида и внутри-видовых таксона агарикоидных базидиомицетов, 101 из которых (55.5%) является эктомикоризными грибами, вступающими в симбиоз в основном с *Pinus sylvestris* L., отличающейся широким набором микоризообразователей. Грибы входят в состав 8 семейств и 19 родов. Преобладают представители сем. *Cortinariaceae*, *Russulaceae*, *Tricholomataceae* и *Boletaceae*. Наибольшее количество видов микоризных грибов содержится в 5 родах: *Cortinarius* (41 вид), *Russula* (16), *Lactarius* (9), *Amanita* (6), *Tricholoma* (5). Отмечено, что на фоне некоторого изменения видового состава высших растений (индексы общности по Жаккару:  $J_{I,II} = 69$ ;  $J_{II,III} = 61$ ;  $J_{I,III} = 50$ ) большей трансформации подверглась биота микоризных грибов. Индексы общности, вычисленные по появляющимся базидиомам, колебались от 43 до 46. Индексы общности, вычисленные с учетом выявленного мицелия, были довольно высокими и составляли 71–86. Количество доминантов грибов по биомассе в разные периоды варьировало от 7 до 10 видов, а по числу базидиом – от 5 до 7 видов. Ежегодно видовой состав доминантов значительно обновляется. Индекс общности по биомассе колеблется от 5 до 31; по количеству базидиом – от 5 до 7.

**Ключевые слова:** мониторинг; эктомикоризные агарикоидные базидиомицеты; Пермский край; сосняк брусничный.

V. S. Botalov, L. G. Perevedentseva

Perm State University, Perm, Russian Federation

MONITORING OF ECTOMYCORRHIZAL FUNGI IN THE RED WHORTLEBERRY PINE FOREST

The monitoring of agarics on the Perm Territory has been done since 1975 till the present time in the different types of forests (the southern taiga subzone). The research has been carried out by a stationary method (the test areas are 50×20 m) in 3 stages: I period – 1975–1977; II period – 1994–1996; III period – 2010–2012. Regularly, every decade in August and at the beginning of September, we picked up mushrooms and kept records of the species composition, the quantity of mushroom bodies of each species and their raw biomass. The results of the research in the red whortleberry pine forest (1975–2012) are given in the article. By the present time, 182 species and intraspecific taxa of agarics have been found in the red whortleberry pine forest, 101 of them (55.5%) are ectomycorrhizal fungi. The latter have symbiotic relationships mostly with *Pinus sylvestris* L. that has a wide range of mycorrhizal fungi. The mushrooms belong to 8 families and 19 genera. Families *Cortinariaceae*, *Russulaceae*, *Tricholomataceae* and *Boletaceae* prevail. The majority of species are in 5 families: *Cortinarius* (41 species), *Russula* (16), *Lactarius* (9), *Amanita* (6) and *Tricholoma* (5). We have noted that biota of the mycorrhizal fungi has changed more than that of the higher plants ( $J_{I,II} = 69$ ;  $J_{II,III} = 61$ ;  $J_{I,III} = 50$ ). Jaccard index calculated by appearing mushrooms varies from 43 to 46. Jaccard index determined by mycelium is rather high (71–86). The quantity of dominant fungi in different periods has varied from 7 to 10 species by biomass, and from 5 to 7 species - by mushroom bodies. The species composition of dominant fungi changes greatly every year. Jaccard index by biomass varies from 5 to 31, by mushroom bodies – from 5 to 7.

**Key words:** monitoring; ectomycorrhizal fungi; Perm Territory; red whortleberry pine forest.

Эктомикоризные грибы в лесных ценозах составляют большую часть всех видов агарикоидных базидиомицетов. Они играют значительную роль в устойчивости экосистем через влияние на устойчивость высших растений к негативным воздействи-

ям экологических факторов путем регуляции их водоснабжения, обеспечения элементами минерального питания, восстановления нарушенной поверхностной корневой системы. Видовой состав микоризных грибов, их численность, соотношение

доминирующих видов, являются визуальным отображением типа леса, его возраста и состояния. Для выявления закономерностей влияния экологических факторов на биогеоценозы и познания функционирования экосистем необходимы многолетние стационарные исследования.

Целью работы является мониторинг эктомикоризных агарикоидных базидиомицетов сосняка брусничного. Для достижения цели были определены следующие задачи: 1) выявление биоты эктомикоризных агарикоидных базидиомицетов сосняка брусничного; 2) таксономический анализ выявленного видового состава агарикоидных грибов и мониторинг изменений во времени; 3) определение доминирующих видов грибов по числу базидиом и по биомассе.

### Объект и методы исследований

Планомерное изучение агарикоидных базидиомицетов на территории Пермского края было начато в 1975 г. и продолжается до настоящего времени. Исследования проводятся стационарным методом в подзоне южной тайги в 10 типах леса (Добрянский административный район, окрестности ООПТ «Верхняя Кважва»), в том числе в сосняке брусничном. Первый период исследований был проведен в 1975-1977 гг., второй – в 1994-1996 гг., третий – в 2010-2012 гг. [Переведенцева, 2004; Грибные..., 2014]. Степень сходства биогеоценозов по видовому составу вычислялась по формуле Жаккара [Грейг-Смит, 1967]:

$$J = \frac{c}{a+b-c} \times 100,$$

где  $J$  – индекс общности,  $c$  – число общих видов в двух сравниваемых ценозах;  $a$ ,  $b$  – количество видов грибов в каждом из биогеоценозов. Индекс общности варьирует от 0 (полное несходство) до 100 ( $J \times 100$  – полное сходство). Считается, что сходство сравниваемых биогеоценозов значительное, если индекс общности равен 50 и более.

Для установления доминирующих видов грибов по биомассе и числу базидиом использовался индекс доминирования, предложенный в работе Бохуса и Бабоша [Bochus, Babos, 1960]:

$$D = \frac{a \times 100}{b},$$

где  $D$  – индекс доминирования,  $a$  – количество базидиом (или биомасса) грибов данного вида,  $b$  – количество базидиом (или биомасса), собранных на всей учетной площади. К доминантам отнесены те виды грибов, которые имеют индекс доминирования, равный или более 5, что составляет 5% или более от общего числа плодовых тел или их биомассы.

Список видов агарикоидных базидиомицетов расположен по системе, принятой М. Мозером

[Moser, 1983], так как первые списки видов грибов были составлены в соответствии с этой системой. Определение грибов проводилось с использованием современных определителей, но латинские названия видов грибов приведены, в основном, согласно М. Мозеру [Moser, 1983]. Геоботаническое описание пробных площадей, начиная с 1975 г. [Переведенцева, 1980, 1999], проводилось по В.Н. Сукачеву и Е.В. Зонну [1961]. Латинские названия растений приводятся по «Иллюстрированному определителю растений Пермского края» [2007].

Сосняк брусничный расположен на дюнных всхолмлениях третьей бортовой террасы р. Камы, образовался на месте выгоревшего соснового леса. В настоящее время возраст древостоя – 75–95 лет. Состав древостоя ЮС. Сомкнутость крон 0.5. В подросте, преимущественно *Pinus sylvestris*, в подлеске встречается *Sorbus aucuparia*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, в котором доминирует *Vaccinium vitis-idaea*, составляет примерно 50%. Моховой покров представлен зелеными мхами, проективное покрытие, которого около 80%. Валежника мало. Почва дерново-подзолистая, супесчаная.

За все время исследований произошло некоторое изменение видового состава высших растений, о чем свидетельствуют индексы общности по Жаккару ( $J_{I-II} = 69$ ;  $J_{II-III} = 61$ ;  $J_{I-III} = 50$ ). Изменения в основном коснулись видового состава травянистых растений. Проективное покрытие кустарничково-травяного яруса оставалось с 1975 г. примерно одинаковым. Было отмечено, что во II период, по сравнению с I периодом, увеличилось обилие зеленых мхов и осталось почти без изменений в III период.

Погодные условия в каждый период исследований отличались от средних многолетних данных. Повышенная температура воздуха была отмечена в августе 1976, 1995, 2010 и 2012 гг. Наименьшее количество осадков за июль зафиксировано в 1975 и 2010 гг. За август количество осадков, чаще всего, было ниже нормы, за исключением 1976, 1994 гг. и 3 декады августа 2010 г. Таким образом, самыми неблагоприятными сезонами для развития грибов следует считать 1975 г. (мало осадков, пониженная температура воздуха) и 2010 г. (мало осадков в июле и в первых двух декадах августа, а также повышенная температура воздуха).

### Результаты и их обсуждение

Видовой состав эктомикоризных грибов в сосняке брусничном за все время исследований (1975–2012 гг.) выявлено 182 вида и внутривидовых таксона агарикоидных базидиомицетов. Эктомикоризные грибы являются преобладающей группой данного ценоза, к которой принадлежит

101 вид грибов (55.5% общего количества выявленных видов), относящихся к 8 семействам и 19 родам. В основном это микоризообразователи сосны обыкновенной – *Pinus sylvestris*, являющейся высокомикотрофной породой с широким набором грибов-симбионтов. Лидирующее положение эктомикоризных грибов отмечается почти для всех голарктических микобиот, в частности, для сосновых лесов таёжной зоны [Грибные сообщества..., 2000; Паламарчук, 2005; Кириллов, Переведенцева, Егошина, 2011 и другие].

В III период исследований отмечено 29 видов микоризных грибов, ранее не встречавшихся на обследуемой территории, и 4 вида, ранее не отмечавшихся на территории Пермского края: *Cortinarius depressus* Fr., *Cortinarius damascenus* Fr.,

*Cortinarius balaustinus* Fr., *Tricholoma sciodes* (Pers.) C. Martin.

Наиболее крупным по количеству видов микоризных грибов является порядок Agaricales (65 видов). На втором месте находится порядок Russulales (25 видов). Ведущими семействами по числу видов микоризных грибов оказались сем. *Cortinariaceae* (48 видов), *Russulaceae* (25 видов) и *Tricholomataceae* (10 видов). Велика доля сем. *Boletaceae* (9 видов). В меньшей степени представлено сем. *Amanitaceae* (6 видов). Сем. *Paxillaceae*, *Gomphidiaceae* и *Entolomataceae* являются одновидовыми. Указанные семейства содержат 82,2% от общего количества выявленных в сосняке брусничном видов эктомикоризных грибов (таблица).

Таксономический состав эктомикоризных грибов сосняка брусничного

Порядок	Семейство (кол-во родов/видов)	Роды (с указанием кол-ва видов и внутривидовых таксонов)
Boletales	<i>Boletaceae</i> (5/9)	<i>Boletus</i> (1), <i>Leccinum</i> (3), <i>Chalciporus</i> (1), <i>Suillus</i> (3), <i>Xerocomus</i> (1)
	<i>Paxillaceae</i> (1/1)	<i>Paxillus</i> (1)
	<i>Gomphidiaceae</i> (1/1)	<i>Chroogomphus</i> (1)
Agaricales	<i>Tricholomataceae</i> (4/10)	<i>Laccaria</i> (2), <i>Tricholoma</i> (5), <i>Collybia</i> (2), <i>Lepista</i> (1)
	<i>Entolomataceae</i> (1/1)	<i>Clitophus</i> (1)
	<i>Amanitaceae</i> (1/6)	<i>Amanita</i> (6)
	<i>Cortinariaceae</i> (4/48)	<i>Inocybe</i> (4), <i>Hebeloma</i> (2), <i>Cortinarius</i> (41), <i>Rozites</i> (1)
Russulales	<i>Russulaceae</i> (2/25)	<i>Russula</i> (16), <i>Lactarius</i> (9)
<b>Всего</b>	<b>8 семейств</b>	<b>19 родов (101 вид)</b>

Наибольшее количество видов микоризных грибов содержится в 5 родах: *Cortinarius* (41 вид), *Russula* (16), *Lactarius* (9), *Amanita* (6), *Tricholoma* (5). Остальные 14 родов содержат от 1 до 4 видов грибов. Лидирующие позиции указанных родов также характерны для микоризных грибов, обитающих в лесных ценозах Пермского края [Переведенцева, 2008]. Отличительной особенностью сосновых лесов, в том числе сосняка брусничного, является разнообразие родов *Leccinum* и *Suillus*, содержащих по 3 вида.

Сравнение видового состава микоризообразователей по периодам исследований. Сравнительная видовой состав эктомикоризных грибов по периодам исследований, отметим, что в разные периоды лидирующими по количеству видов также были сем. *Cortinariaceae*, *Russulaceae*, *Tricholomataceae* и *Boletaceae* (рис. 1). Но соотношение ведущих семейств изменялось. Так, в I период исследований ведущим было сем. *Russulaceae* (33.9% от общего количества видов за период), а на втором месте находилось сем. *Cortinariaceae* (32.3%). Во II период доли сем. *Cortinariaceae* и *Russulaceae* выравниваются (по 32.6%), увеличивается доля сем. *Tricholomataceae*. В III период значи-

тельно преобладающим становится сем. *Cortinariaceae* (48.7%), что, возможно, связано с возрастом древостоя. Доли других ведущих семейств уменьшаются. Остальные семейства составляли от 11.3 (I период) до 11.6% (III период).

В каждый период исследований ведущее положение занимали виды родов *Cortinarius*, *Russula*, *Lactarius*, *Amanita*. В I и II периоды доли ведущих родов были примерно равны, хотя во II период произошло снижение общего количества видов. В III период произошло увеличение количества видов рода *Cortinarius* почти в два раза, и доля этого рода увеличилась до 44.9%.

Отмечая общие тенденции в доминировании отдельных семейств и родов как в целом, так и по периодам исследований, мы провели сравнение видового состава эктомикоризных грибов. В первую очередь выявилось значительное изменение количества видов грибов в каждый период исследований. В I период наблюдений было отмечено 62 вида грибов (61.4% от общего числа микоризных грибов), во II период их количество уменьшилось до 43 видов (42.6%), и в III период было обнаружено 78 видов (77.2%), то есть, в каждый период выявлялось от 43 до 77% эктомикоризных грибов. Также происходило существенное изменение ви-

дового состава микоризных грибов, о чем свидетельствуют индексы общности Жаккара ( $J_{I-II}=46$ ;  $J_{II-III}=46$ ;  $J_{I-III}=43$ ), хотя видовой состав высших растений и другие характеристики биогеоценоза изменялись незначительно, то есть плодовые тела

в каждый период исследований формировались только у некоторой части микоризных грибов, причем их видовой состав не был похож на видовой состав других периодов.

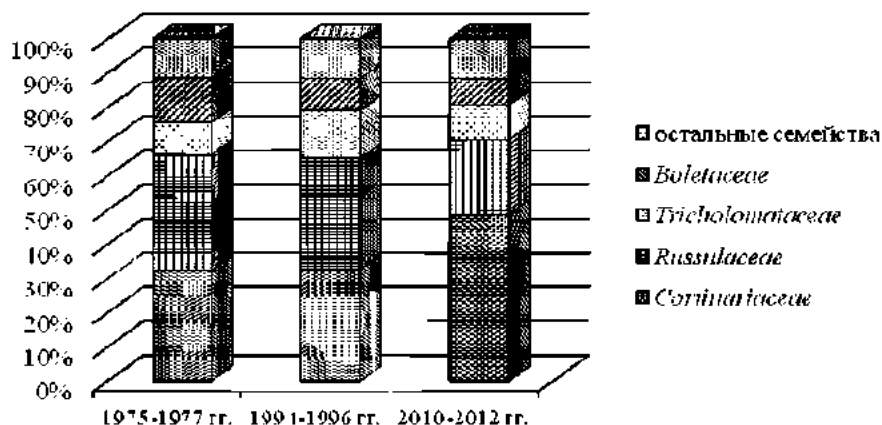


Рис. 1. Соотношение преобладающих семейств эктомикоризных грибов сосняка брусничного по периодам наблюдений, в процентах от общего количества микоризных грибов за период

Если учесть, что плодовые тела всех видов грибов могут появляться не каждый сезон, а мицелий остается в субстрате, то можно добавить раннее выявленные виды к списку видов, отмеченных в последующий период исследований. Тогда индекс общности между I и II периодами будет равен 86, а между II и III периодами – 71. Следовательно, с учетом мицелия, отмечается высокая степень сходства эктомикоризных грибов по видовому составу, и наблюдается мицелиальный континуум во времени.

Распределение микоризообразователей по годам исследований крайне неравномерно. Наименьшее количество видов микоризных грибов отмечено в засушливые 2010 г. (9 видов) и 1975 г. (22 вида), а также в теплый и дождливый 1995 г. (23 вида). Это, возможно, связано с «истощением» мицелия после массового появления базидиом в 1994 г. [Шубин, 2009; Иванов, 2014]. Наибольшее количество видов грибов зафиксировано в теплый и дождливый 2012 г. (67 видов). В целом, за годы исследований микоризные грибы составляли от 11.5 (2010) и 35.5% (1975) до 74.4 (1994) и 85.9% (2012 г.) видовой состава грибов, зафиксированных на изучаемой пробной площади. Общим для всех периодов исследований был 31 вид грибов. Большинство общих видов грибов было отмечено в наиболее благоприятные годы каждого периода исследований. Например, *Russula atropurpurea* (1976, 1977, 1994, 1995, 1996, 2012 гг.), *Tricholoma flavovirens* (1977, 1994, 1995, 2012 гг.), *Lactarius vietus* (1976, 1994, 1995, 1996, 2012 гг.) и др. Часть общих видов обладают широкой экологической амплитудой и появлялись почти в каж-

дый сезон наблюдений (*Chroogomphus rutilus*, *Lactarius rufus*, *Paxillus involutus*, виды родов *Amanita*, *Suillus* и др.). Кроме того, встречались виды симбиотрофных грибов, способные образовывать плодовые тела сапротрофно, например, *Laccaria laccata* [Переведенцева, 2004].

**Доминирующие виды грибов.** На микологический «облик» лесов ключевое влияние оказывают доминирующие виды грибов, а изменение их видовой состава может свидетельствовать об их экологической валентности, устойчивости к абиотическим и биотическим факторам среды, а также о сукцессионных процессах, происходящих в биогеоценозе [Грибные... 2000, 2012, 2014]. В исследуемом ценозе за все время наблюдений отмечено 13 видов грибов, доминирующих по количеству базидиом и 21 вид, доминирующий по биомассе. Большинство доминантов исследуемого ценоза имеют крупные плодовые тела. Микоризные грибы составляют 45% от общего количества доминантов по числу базидиом и 88% – от общего количества доминантов по биомассе.

По периодам исследований доминанты, относящиеся к группе микоризообразователей, составляли от 31 (III период) до 54% (I период) общего количества выявленных доминантов по числу базидиом и от 46 (II период) до 100% (I период) общего количества выявленных доминантов по биомассе. К доминантам по биомассе относятся *Lactarius rufus*, *Suillus variegatus*, *Russula atropurpurea* и др. К доминантам по количеству базидиом относятся *Lactarius rufus*, *Cortinarius semisanguineus*, *Lactarius helvus* и др. К III периоду исследований

происходит существенное изменение видового состава доминантов как по биомассе ( $J_{I-II} = 31$ ;  $J_{II-III} = 13$ ;  $J_{I-III} = 5$ ), так и по количеству базидиом ( $J_{I-II} = 33$ ;  $J_{II-III} = 22$ ;  $J_{I-III} = 8$ ), что связано с появлением на исследуемой территории новых видов, а также с массовым развитием грибов, ранее встречавшихся единично. Количество доминантов по биомассе

варьировало по периодам от 7 до 10 видов, по числу базидиом – от 5 до 7 видов.

**Количество базидиом и биомасса эктомикоризных грибов.** Ежегодные «урожаи» микоризных грибов отражают изменение погодных условий и существенно различаются по годам наблюдений (рис. 2).

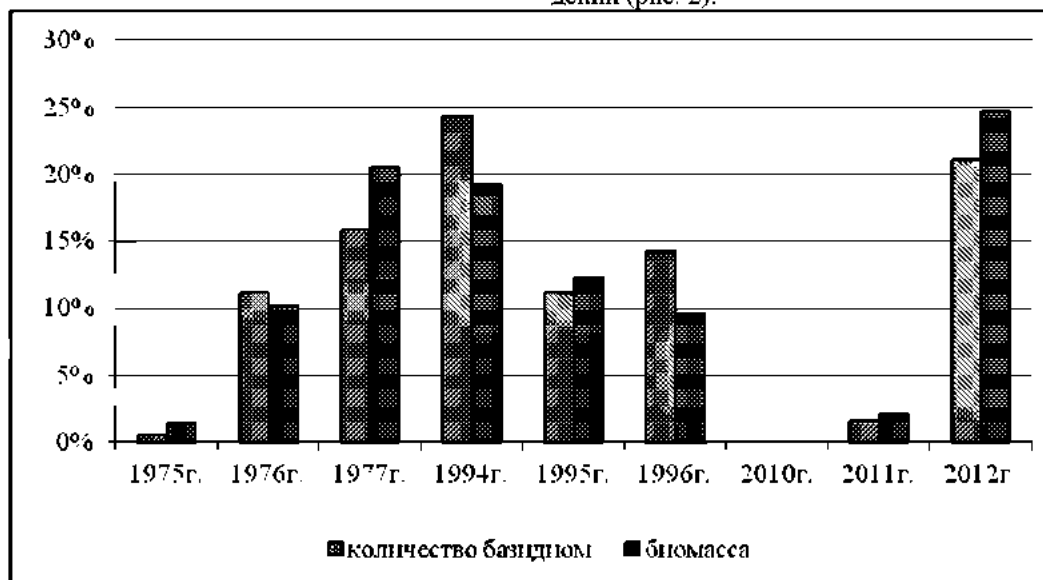


Рис. 2. Соотношение количества базидиом и воздушно-сухой биомассы грибов в разные годы исследований (данные за август), в процентах от суммы за все время исследований

Самым урожайным за все время исследований был II период, когда отмечалось массовое развитие грибов с крупными плодовыми телами, таких как *Lactarius rufus*, *Russula atropurpurea*, *Russula fragilis* и другие. Наиболее низкие урожаи грибов зафиксированы в III период наблюдений (особенно в 2010 г., когда были отмечены только единичные плодовые тела, составляющие и по биомассе, и по числу базидиом менее 1% от суммы за все время исследований). Самыми неблагоприятными для развития грибов были 1975, 2010 и 2011 гг., как наиболее засушливые. Наиболее урожайным оказался теплый и дождливый 2012 г., прохладный и дождливый 1994 г. и 1977 г., когда количество осадков и температура воздуха были близки к средним многолетним данным. Для 1995 г. отмечены пониженные урожаи грибов, хотя в июле и августе зафиксированы повышенные температуры воздуха и близкое к норме количество осадков, что может быть связано с «истощением» мицелия микоризных грибов после урожайного 1994 г. и восстановлением его в последующие годы [Шубин, 2009; Иванов, 2014].

Многие микоризные грибы известны как съедобные и обычно имеют крупные плодовые тела. В сосняке брусничном 51 вид относится к съедобным грибам. Ядовитыми грибами являются 9 видов: *Amanita pantherina*, *Inocybe rimosa*, *Inocybe lacera*,

*Tricholoma virgatum* и некоторые др. Остальные (41 вид) относятся к несъедобным. Они имеют либо небольшие размеры плодовых тел, либо обладают неприятным вкусом и запахом, либо их пищевые свойства неизвестны.

### Заключение

В сосняке брусничном за все время исследований выявлен 101 вид и внутривидовой таксон агарикоидных микризообразующих грибов, относящихся к 8 семействам и 19 родам, что составляет 55.5% от всей выявленной биоты агарикоидных базидиомицетов. Лидирующими по количеству видов микоризных грибов как за все время исследований, так и в каждый период были сем. *Cortinariaceae*, *Russulaceae*, *Tricholomataceae* и *Boletaceae*. Наибольшее количество видов грибов отмечено в родах: *Cortinarius*, *Russula*, *Lactarius*, *Amanita*, *Tricholoma*.

На фоне некоторого изменения видового состава высших растений ( $J_{I-II} = 69$ ;  $J_{II-III} = 61$ ;  $J_{I-III} = 50$ ) большей трансформации подверглась биота микоризных грибов ( $J_{I-II} = 46$ ;  $J_{II-III} = 46$ ;  $J_{I-III} = 43$ ). При учете выявленного мицелия отмечается высокая степень сходства эктомикоризных грибов по видовому составу ( $J_{I-II} = 86$ ;  $J_{II-III} = 71$ ), что может свидетельствовать о наличии мицелиального континуума во времени.

Микоризные грибы составляют 45% от общего количества доминантов по числу базидиом и 88% от общего количества доминантов по биомассе. Видовой состав доминантов в значительной степени изменяется по периодам исследований (индексы Жаккара по биомассе:  $J_{I-II}=31$ ;  $J_{II-III}=13$ ;  $J_{I-III}=5$ , по количеству базидиом:  $J_{I-II}=33$ ;  $J_{II-III}=22$ ;  $J_{I-III}=8$ ). Количество доминантов по биомассе варьировало по периодам от 7 до 10 видов, по числу базидиом – от 5 до 7 видов.

Ежегодные «урожаи» микоризных грибов существенно различаются по годам наблюдений и отражают изменение погодных условий не только текущего года, но и предыдущих лет. Среди микоризных грибов 51 вид является съедобным, 41 вид несъедобен и 9 видов ядовиты.

### Библиографический список

- Грейг-Смит И.* Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 359 с.
- Грибные сообщества лесных экосистем / под ред. В.Г.Стороженко, В.И. Крутова, Н.Н. Селочник. М.: Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2000. 321 с.
- Грибные сообщества лесных экосистем / под ред. В.И. Крутова, В.Г.Стороженко. М.: Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2012. Т. 3. 192 с.
- Грибные сообщества лесных экосистем / под ред. В.Г.Стороженко, А.В. Руоколайнен. М.: Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2014. Т. 4. 145 с.
- Иванов А.И.* Агарикомицеты Приволжской возвышенности. Порядок Boletales. Пенза: РИО ПГСХА, 2014. 178 с.
- Иллюстрированный определитель растений Пермского края / С.А. Овеснов, Е.Г. Ефимик, Т.В. Козьминных и др.: под ред. С.А. Овеснова. Пермь: Кн. мир, 2007. 743с.
- Кириллов Д.В., Переведенцева Л.Г., Егوشина Т.Л.* Конспект агарикоидных базидиомицетов Кировской области: монография. Киров: Изд-во ГНУ ВНИИОЗ им. проф. Б. М. Житкова, 2011. 68 с.
- Наламарчук М.А.* Агарикоидные базидиомицеты бассейна верхнего течения р. Печора (Печоро-Ильчский заповедник): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2005. 18 с.
- Переведенцева Л.Г.* Агариковые грибы как компоненты лесных биогеоценозов (Центральное Прикамье): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1980. 18 с.
- Переведенцева Л.Г.* Биота и экология агарикоидных базидиомицетов Пермской области: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1999. 48 с.
- Переведенцева Л.Г.* Агарикоидные микоризообразующие грибы Пермского Прикамья // Вестник Пермского университета. 2004. Вып. 2. Биология. С. 14–18.
- Переведенцева Л.Г.* Мониторинг видового состава агарикоидных микоризных грибов Пермского Прикамья // Высшие базидиальные грибы: индивидуумы, популяции, сообщества: материалы юбилейной конф., посвящ. 100-летию со дня рождения М.В. Горленко. М., 2008. С. 143–148.
- Сукачев В.Н., Зонн Е.В.* Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
- Шубин В.И.* О плодоношении эктомикоризных грибов // Хвойные бореальной зоны, 2009. Вып. 26. № 1. С. 29–32.
- Bochus G., Babos M.* Coenology of terricolous macroscopic fungi of deciduous forests. Contributions to our knowledge of their behavior in Hungary // Bot. Jahrb. System. Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 1960. B. 80. № 1. S. 1–100.
- Moser M.* Die Rohrlinge und Blätterpilze (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales) // Kleine Kryptogamenflora. Stuttgart, New York, 1983. Bd. 2b. 2. 533 S.

### References

- Graig-Smith P.* *Količestvonnaja žrastenij* [Quantitative ecology of plants]. Moscow, Mir Publ., 1967. 359 p. (In Russ.)
- Storozhenko V.G., Bondartseva M.A., Vasilyauskas R.A. and others.* *Gribnye soobščestva lesnykh ekosistem* [Fungal communities in forest ecosystems]. Storozhenko V.G., Krutova V.I., Syolochnik N.N. (ed.). Moscow-Petrozavodsk, KarRC RAS, 2000. 321 p. (In Russ.)
- Krutov V.I. and Storozhenko V.G. (ed.)* *Gribnye soobščestva lesnykh ekosistem* [Fungal communities in forest ecosystems]. Vol. 3. Moscow-Petrozavodsk, KarRC RAS, 2012. 192 p. (In Russ.)
- Storozhenko V.G. and Ruokolainen A.V. (ed.)* 2014 *Gribnye soobščestva lesnykh ekosistem* [Fungal communities in forest ecosystems]. Vol. 4. Moscow-Petrozavodsk, KarRC RAS, 2014. 145 p. (In Russ.)
- Ivanov A.I.* *Agarikomicety Privolžskoj vozvyšennosti. Porjadok Boletales* [Agarics of the Volga upland. Order Boletales]. Penza, PPD PSAA, 2014. 178 p. (In Russ.)
- Ovesnov S.A., Efimik E.G., Kozminykh T.V. and others.* *Iljustrirovannaj opredelitel' rastenij Permskogo kraja* [Illustrated index of plants on the Perm Territory], Ovesnov S.A. (ed.), Perm, (Knizhny mir Publ., 2007. 743 p. (In Russ.)
- Kirillov D.V., Perevedentseva L.G., Yegoshina T.L.* *Konspekt agarikoidnykh bazidiomicetov Kirovskoj oblasti* [Summary of agarics in the Kirov Region],

- Kirov, Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, 2011. 68 p. (In Russ.)
- Palamarchuk M.A. *Agarikoidnye bazidiomicety bassejna verhnego tečenija r. Pečera (Pečero-Ilyčskij zapovednik)* [Agarics of the Pechora upstream (Pechora-Ilych reserve)], Abstract of Candidate of Science dissertation. Syktyvkar, 2005. 18 p. (In Russ.)
- Perevedentseva L.G. *Agarikoidnye griby kak komponenty lesnyh biogeocenozov (Central'noe Prikam'e)* [Agarics as components of forest biogeocenoses (Central Prikamye)], Abstract of Candidate of Science dissertation. Sverdlovsk, 1980. 18 p. (In Russ.)
- Perevedentseva L.G. *Biota i ekologija agarikoidnyh bazidiomicetov Permskoj oblasti* [Biota and ecology of agarics in the Perm Region], Abstract of Ph. D. Dissertation. Moscow, 1999. 48 p. (In Russ.)
- Perevedentseva L.G. [Agarics forming mycorrhiza in Perm Prikamye]. *Vestnik Permskogo universiteta. Ser. Biologija*, 2014, iss. 2, pp. 14-18. (In Russ.)
- Perevedentseva L.G. () [Monitoring of the species composition of agarics in Perm Prikamye]. *Vysšie bazidial'nye griby: individuумы, populjacji, soobščestva* [Higher basidial fungi: individuals, populations, communities. Proc. of the Conference dedicated to Gorlenko's centenary], Moscow, Vostok-Zapad Publ., 2008, pp. 143-148. (In Russ.)
- Sukachev V.N., Zonn E.V. *Metodičeskie ukazanija k izučenija tipov lesa* [Methodical manual to the study of forest types]. Moscow, USSR Academy of Sciences Publ., 1961. 144 p. (In Russ.)
- Shubin V.I. [On fruiting of ectomycorrhizal fungi]. *Chvojnye boreal'noj zony*. 2009, Vol. 26, N 1, pp. 29-32. (In Russ.)
- Bochus G., Babos M. Coenology of terricolous macroscopic fungi of deciduous forests. Contributions to our knowledge of their behavior in Hungary. *Bot. Jahrb. System. Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 1960, vol. 80, N 1, pp. 1-100.
- Moser M. *Die Rohrlinge und Blätterpilze (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales)* [The boletes and agarics (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales)]. *Kleine Kryptogamenflora*. Stuttgart, New York, 1983. 533 p.

Поступила в редакцию 10.11.2015

#### Об авторах

Боталов Виталий Сергеевич, аспирант кафедры ботаники и генетики растений ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614990, Пермь, ул. Букирева, 15; vitalywc@yandex.ru; (342)2396233

Переведенцева Лидия Григорьевна, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники и генетики растений ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614990, Пермь, ул. Букирева, 15; perevperm@mail.ru; (342)2396233

#### About the authors

Botalov Vitalij Sergeevich, postgraduate student at Department of botany and genetics of plants Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; vitalywc@yandex.ru; (342)2396233

Perevedentseva Lydia Grigorjevna, doctor of biology, professor at Department of botany and genetics of plants Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; perevperm@mail.ru; (342)2396233

УДК 581.19

**А. В. Григоренко, А. И. Грибов**

Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова, Абакан, Россия

**МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ХВОИ,  
ЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ ХВОИ И КОМПОНЕНТНЫЙ  
СОСТАВ ЭФИРНОГО МАСЛА *PINUS SYLVESTRIS* L.  
МИНУСИНСКОГО БОРА В УСЛОВИЯХ  
АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ**

Исследовано состояние хвои сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L., *Pinaceae*) Минусинского ленточного бора в условиях антропогенного загрязнения. Проведено сравнение некоторых морфометрических параметров хвои на 10 пробных площадях, включая контрольный участок. Проведен анализ содержания тяжелых металлов и фтора в хвое. Выявлены наиболее подверженные негативному влиянию участки. Проведено сравнение содержания компонентов эфирного масла хвои на участке с ее наиболее угнетенными параметрами с фоновым участком. Выявлена взаимосвязь морфологического состояния хвои и содержанием некоторых химических элементов. Подтверждено представление о том, что содержание и компонентный состав эфирного масла коррелируют с уровнем загрязнения среды.

*Ключевые слова:* загрязнение; морфометрические параметры хвои; тяжелые металлы; эфирное масло.

**A. V. Grigorenko, A. I. Gribov**

Katanov Khakass State University, Abakan, Russian Federation

**MORPHOMETRIC PARAMETERS OF NEEDLES, ELEMENT  
STRUCTURE OF NEEDLES AND COMPONENT  
COMPOSITION OF *PINUS SYLVESTRIS* L. ESSENTIAL OIL  
MINUSINSK PINE FOREST IN THE CONDITIONS OF  
ANTHROPOGENOUS POLLUTION**

In work the condition of Minusinsk tape pine forest in the conditions of anthropogenous pollution is investigated. Comparison of some morphometric parameters of needles on 10 trial squares, including a control site is carried out. The analysis of the content of heavy metals and fluorine in needles is carried out. The most subject are revealed to negative influence sites. Comparison of the maintenance of components in essential oil of needles of a site with the most oppressed studied parameters in relation to a background site is carried out. The interrelation between a morphological condition of needles and the content of some chemical elements is revealed. Representation about volume is confirmed the contents and component composition of essential oil correlates with the level of pollution of the environment.

*Key words:* pollution; morphometric parameters of needles; heavy metals; essential oil.

**Введение**

Стабильность существования и развития лесных экосистем зависит от ряда взаимосвязанных определяющих факторов, одним из которых является загрязнение среды. Антропогенное загрязнение неблагоприятно сказывается на состоянии лес-

ных экосистем, поэтому на сегодняшний день немаловажное значение имеет их изучение в зонах аэротехногенного воздействия.

В данной работе исследования проводились в Минусинском ленточном бору, расположенном на правобережной части р. Енисей.

Минусинский ленточный бор – уникальная при-



родная экосистема юга Сибири, тянется в виде ленты с северо-востока на юго-запад, пересекая лесостепной и степной участки центральной части Минусинской впадины между  $53^{\circ}49'42.66''$ – $53^{\circ}36'54.42''$  с.ш. и  $91^{\circ}34'43.54''$ – $92^{\circ}26'33.22''$  в.д., сформирован на переотложенных супесчаных и песчаных озерно-речных отложениях нижнечетвертичного возраста, вскрытых водотоками древних речных систем р. Енисей и Тубы [Плешиков, 1977]. Расположение насаждений бора в пределах Минусинской котловины приводит к тому, что здесь часто повторяются приземные инверсии и штילים, способствующие застою воздуха. Это приводит к накоплению загрязняющих веществ в приземной атмосфере и их аккумуляции самим древостоем, живым надпочвенным покровом, и проникновению загрязнителей в почву.

В районе исследования расположены крупные техногенные объекты – ОАО «Енисейская ТГК (ТГК-13)» Филиал «Минусинская ТЭЦ» и АО «РУСАЛ Саяногорск», деятельность которых оказывает негативное воздействие на Минусинский бор.

Предприятия цветной металлургии и энергетики являются наиболее мощными источниками атмосферных выбросов загрязняющих веществ, токсичных для растительных организмов [Васильева и др., 2000].

Исходя из этого, цель нашего исследования – на основе изучения изменения ряда морфометрических параметров древостоя, элементного состава хвои, компонентного состава эфирного масла оценить состояние хвои сосны Минусинского ленточного бора в условиях антропогенного воздействия.

### Объект и методы исследования

В качестве объекта исследования выбрана основная лесобразующая порода Минусинского ленточного бора – сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.).

Обследование ее насаждений осуществлялось с помощью инструкций и методик, утвержденных органами лесного хозяйства [Инструкция..., 1983; Методика..., 1987].

Для исследования состояния Минусинского бора было заложено 10 пробных площадей на всем его протяжении в типичных по условиям местопроизрастания участках с высокой однородностью насаждений [Тимченко и др., 2009]. Контрольным выбран участок, расположенный на расстоянии 49 км от г. Минусинска.

В качестве диагностического материала использовали ассимиляционный аппарат (хвою) сосны, в котором раньше всего проявляются изменения, вызванные неблагоприятным техногенным воздействием [Фуксман и др., 1997].

Образцы хвои второго года жизни отбирали из средней части кроны во второй половине вегетаци-

онного периода в начале августа.

Исследовали морфометрические показатели хвои, содержание и состав минеральных компонентов. Элементный состав определяли методами атомно-абсорбционной спектрометрии и ионометрическим методом. Хвою с наиболее загрязненного участка и фонового участка сравнивали по составу и содержанию компонентов эфирного масла. Эфирное масло получали методом гидродистилляции (перегонка с водяным паром). Выход масла определяли волнометрически.

Качественное определение компонентного состава образцов выполняли на хромато-масс-спектрометре «Agilent 5975C-7890A» фирмы Agilent (США) с использованием автоматического пробоотборника для жидких образцов Agilent 7683. Идентификацию компонентов проводили путем сравнения масс-спектров исследуемых образцов с данными библиотеки «NIST05a.L».

Математическую обработку результатов проводили с помощью Microsoft Excel 2010.

### Результаты и их обсуждение

Значительную долю выбросов от организованных источников предприятий по производству теплоэнергии, электроэнергии и алюминия составляют тяжелые металлы.

Адсорбируясь на поверхности растительных организмов, тяжелые металлы способны проникать внутрь клеток, оказывая влияние на физико-химические процессы, приводя к видимым изменениям [Павлов, 2005].

Опыт предшествующих исследований показал, что наиболее переменными морфологическими показателями изменения состояния лесных экосистем являются длина и площадь хвои [Вишнякова, Аткина, Фролова, 2008; Колясникова, Карнажицкая, Паршакова, 2011; Марушак, 2011].

Площадь поверхности хвои вычисляли по формуле [Вишнякова, Аткина, Фролова, 2008]

$$S = P \times L, \quad (1)$$

где  $P$  – периметр поперечного сечения хвои, мм;  $L$  – длина хвои, мм.

Периметр поперечного сечения рассчитывали по формуле Тирена

$$P = 2\sqrt{a^2 + b^2}, \quad (2)$$

где  $a$  – толщина хвои, мм;  $b$  – ширина хвои, мм.

Все полученные данные обработаны статистически и представлены в табл. 1.

Максимальная продолжительность жизни хвои на всех участках, включая фоновый, не превышает 5 лет. Согласно исследованиям, проведенным в Сибири, продолжительность жизни хвои *Pinus sylvestris* L. может достигать 6–8 лет [Морозова, 2003].

Как видно из табл. 1, наибольшая длина и площадь хвои наблюдаются на фоновом участке, а самые низкие значения ее морфологических параметров выявлены на пробной площади № 3, расположенной на станции Крупская в 16 км от г.

Минусинска. Разница морфологических параметров между фоновым и указанным участком составляет: по длине хвои – 26%, по площади хвои – 48.7%.

Таблица 1

Морфологические параметры хвои *Pinus sylvestris* L. второго года жизни

№ п/п	Характеристика пробной площади	Продолжительность жизни хвои (лет), max-min/средняя	Длина хвои, мм	Площадь хвои, мм <sup>2</sup>
1	5 км от г. Минусинска, за кафе «Полянка»	5–2/3.63	55.3±0.43	198.7±1.67
2	в 10 км от г. Минусинска	4–2/2.65	44.8±0.48	122.34±1.77
3	ст. Крупская – в 16 км от г. Минусинска	4–1.5/2.5	42.9±0.29	108.54±1.09
4	ст. Коньгино – в 22 км от г. Минусинска	4–2/2.6	47.4±0.35	154.31±1.93
5	до оз. Большой Кызыкуль – в 25 км от г. Минусинска	4–2/2.7	47.9±0.36	155.14±1.56
6	после оз. Большой Кызыкуль – в 30 км от г. Минусинска	4–2/2.94	49.08±0.44	165.78±1.25
7	оз. Малый Кызыкуль – в 35 км от г. Минусинска	4–2/2.9	54.32±0.36	186.57±1.83
8	40 км от г. Минусинска	4–2/3.1	55.12±0.4	196.7±1.67
9	ст. Жерлык – в 45 км от г. Минусинска	4–2/3.23	55.18±0.43	197.84±1.49
Фон	в 49 км от г. Минусинска	5–2/3.71	57.98±0.31	211.63±1.78

Наименьшему значению длины хвои соответствует наименьшее значение площади и наоборот.

Уменьшение длины и площади хвои может являться ответной реакцией растительного организма на неблагоприятное воздействие внешней среды [Прожерина, 2001], что способно привести к сни-

жению аккумулирующей способности фитоценоза [Сибиркина, 2014].

Результаты лабораторных исследований по анализу содержания химических элементов в хвое представлены в табл. 2.

Таблица 2

## Содержание химических элементов в хвое второго года жизни Минусинского бора

№ п/п	Химические элементы, мг/кг											
	Fe	Cu	Mn	Zn	Pb	Ni	Cd	Si	V	Mo	Co	F
1	49.42 ± 0.98	2.99±0.08	69.4±0.76	55.7±1.02	0.348±0.01	1.56±0.17	0.037±0.008	1300.2±89.1	0.69±0.05	0.98±0.09	0.85±0.01	5.27±0.7
2	50.53 ± 1.02	2.83±0.2	67.8±0.9	62.47±1.11	0.138±0.07	1.67±0.09	0.037±0.006	1356.87±67.8	0.98±0.04	0.79±0.03	0.94±0.03	2.52±0.37
3	74.29 ± 0.99	2.51±0.14	44.89±0.67	70.08±0.98	0.253±0.09	1.79±0.1	0.076±0.004	1370.5±54.3	1.10±0.09	0.76±0.08	0.89±0.01	2.85±0.27
4	67.42 ± 0.87	2.21±0.25	44.99±0.39	53.51±0.76	0.075±0.009	1.73±0.06	0.031±0.004	1389.87±65.8	0.97±0.08	0.84±0.07	0.91±0.02	2.22±0.28
5	54.55 ± 0.92	2.32±0.34	53.50±0.76	52.19±0.88	0.074±0.011	1.69±0.08	0.03±0.003	1420.87±43.2	0.96±0.09	0.85±0.07	0.92±0.03	2.21±0.41
6	53.32 ± 0.74	2.45±0.19	63.2±1.45	53.24±1.06	0.063±0.007	1.65±0.1	0.029±0.004	1450.8±96.4	0.74±0.05	0.87±0.06	0.87±0.03	2.19±0.19
7	55.54 ± 0.86	2.56±0.25	64.77±1.19	51.07±1.18	0.061±0.004	1.65±0.13	0.027±0.001	1600.07±101.1	0.86±0.04	0.97±0.11	0.88±0.05	2.26±0.14
8	49.87 ± 0.76	2.56±0.21	66.99±1.08	50.09±1.16	0.056±0.007	1.54±0.15	0.027±0.002	1790.8±99.6	0.64±0.02	0.96±0.09	0.91±0.04	2.07±0.27
9	47.07 ± 0.85	2.59±0.3	77.8±0.92	47.48±0.97	0.032±0.003	1.53±0.1	0.025±0.004	1708.98±89.7	0.56±0.01	0.98±0.04	0.87±0.02	2.01±0.21
Фон	41.34 ± 0.74	2.61±0.31	79.7±1.02	41.12±0.85	0.017±0.001	1.42±0.12	0.023±0.001	1986.59±69.9	0.47±0.02	1.01±0.01	0.89±0.03	2.01±0.13

Тяжелые металлы даже в небольших концентрациях токсичны для растительных организмов. Вместе с тем многие тяжелые металлы в низких

концентрациях являются микроэлементами, без которых нормальный рост и развитие растения невозможны. Железо, марганец, цинк, медь, молиб-

ден, кобальт являются необходимыми микроэлементами для жизнедеятельности растений [Колясников, Карнажицкая, Паршакова, 2011].

Недостаточное количество микроэлементов, наряду с их избытком, способно привести к понижению синтеза органических веществ, хлорозу и даже гибели растения.

Как видно из табл. 2, марганец и железо ведут себя противоположным образом: при увеличении содержания железа наблюдается снижение концентрации марганца. Выявлена отрицательная корреляция между содержанием в хвое вышеуказанных элементов ( $r = -0.93 \pm 0.04$ ). Возможно, это связано с процессами антагонизма между микроэлементами. Так, железо способно вытеснять другие микроэлементы, заменяя их в процессе жизнедеятельности [Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989].

Максимальные значения микроэлементов (марганец, кремний, молибден) зафиксированы на фоновом участке. Минимальное значение указанных элементов выявлено на пробной площади № 3, где наблюдалось наибольшее угнетение морфологических параметров хвои. Содержание цинка, железа, никеля, ванадия, напротив, максимально на данном участке и минимально – на фоновом.

Содержание кобальта варьирует в пределах 0,85–0,94 и не зависит от расстояния до источников загрязнения.

Содержание меди максимально на участке № 1, затем мы видим плавное снижение ее количества до минимального значения на участке № 4 и постепенный рост до значения 2,61 мг/кг на фоновом участке.

Проведенный корреляционный анализ показывает, что в изменении длины хвои наиболее выражены составляющие: цинк, никель, вольфрам, молибден. Выявлена отрицательная зависимость между длиной хвои и цинком ( $r = -0.83 \pm 0.1$ ), никелем ( $r = -0.9 \pm 0.06$ ) и ванадием ( $r = -0.9 \pm 0.06$ ). Между значением длины хвои и содержанием молибдена наблюдается положительная связь ( $r = 0.99 \pm 0.002$ ).

Кадмий и свинец не являются необходимыми для растения элементами, они оказывают токсическое воздействие на растительный организм [Шубина, Юрьев, 2009]. Наибольшая концентрация Cd в хвое обнаружена на пробной площади № 3, Pb – на площадях № 1, 3. Концентрация кадмия на пробной площади № 3 превышает содержание указанного элемента на фоновом участке в 3,3 раза. Концентрация свинца в хвое на участке № 1 больше фонового в 20,5 раз, на станции Крупская – в 14,9 раз. Наши исследования показали, что содержание свинца в хвое не оказывает влияние на ее морфологические показатели, а между содержанием кадмия и значениями длины хвои выявлена отрицательная связь ( $r = -0.66 \pm 0.18$ ).

Наиболее опасным для растительного организма компонентом газовой смеси, отходящей от организованных источников предприятий по производству алюминия, являются высокоагрессивные фториды, некоторое количество фтора попадает в атмосферу и при сгорании каменного угля [Танделов, 2012].

Фтор не является необходимым элементом для жизнедеятельности растений. Исследованиями установлено, что по влиянию на растения соединения фтора являются одними из самых токсичных. Так, фтористый водород токсичнее диоксида серы, хлора или оксидов азота в 3–1000 раз [Рожков, Михайлова, 1989]. Угнетающее действие фтора выражается в изменении структуры РНК и ДНК, нарушении активности ферментов, подавлении синтеза АТФ, повреждении клеточных мембран [Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989].

Наибольшая концентрация фтора – 5,27 мг/кг наблюдается на участке № 1, возможно, это связано с расстоянием от основного источника поступления фтора в окружающую среду – АО «РУСАЛ Саяногорск» и розой ветров.

Указанная концентрация фтора в хвое характерна для зоны сильного загрязнения лесных экосистем [Рунова, Чжан, Пузанова, 2015].

Как видно из табл. 2, даже на участке с наиболее угнетенными морфологическими параметрами, хвоя сосны сохраняет способность аккумулировать загрязняющие вещества.

Данная информация необходима при оценке состояния лесных экосистем. Однако отклонения в морфологических параметрах хвои и в содержании химических элементов в ней проявляются со значительной задержкой. Для своевременного принятия решений полезно располагать данными по изменчивости соединений, участвующих в метаболизме растительного организма.

По результатам сравнения параметров хвои и содержания в ней химических элементов пробная площадь № 3 оказалась участком с ее наибольшим угнетением – возраст, длина и площадь хвои здесь были минимальны (см. табл. 1).

Хвою с этого участка мы сравнили по составу и содержанию компонентов эфирного масла с хвоей фонового участка.

Исследования качественного и количественного состава метаболитов растений показывают, что при повышении аэротехногенной нагрузки у хвойных срабатывает механизм образования защитных, в том числе терпеноидных веществ [Рошина, Рошина, 1989].

В результате проведенных нами исследований установлено, что хвоя сосны участка № 3, на 38,7% богаче эфирным маслом по сравнению с хвоей фонового участка (табл. 3).

Таблица 3  
Содержание эфирного масла в хвое сосны обыкновенной, % от абсолютно сухой массы (а.с.м.)

Место отбора пробы	Содержание эфирного масла, % от а.с.м.
Фоновый участок – в 49 км от г. Минусинска	0.19
Участок №3, ст. Крупская – в 16 км от г. Минусинска	0.31

Следствием активизации биосинтеза эфирного масла может являться необходимость противодействия растительного организма неблагоприятному воздействию антропогенных факторов. Исследования показывают, что накопление терпеноидов в хвое коррелирует с уровнем загрязнения воздушной среды [Сотникова, Степень, 2001].

Диагностировать состояние древостоя оказалось возможно и по компонентному составу эфирного масла (табл. 4).

Таблица 4  
Компонентный состав эфирного масла хвои сосны на участках с наибольшими и наименьшими параметрами хвои

Наименование компонента	Содержание компонентов, % от цельного масла	
	Участок № 3, ст. Крупская – в 16 км от г. Минусинска	Фоновый участок – в 49 км от г. Минусинска
Tricyclene C <sub>10</sub> H <sub>16</sub>	0.93	0.57
$\alpha$ -Pinene C <sub>10</sub> H <sub>16</sub>	26.42	17.13
Camphene C <sub>10</sub> H <sub>16</sub>	4.12	2.73
$\beta$ -Pinene C <sub>10</sub> H <sub>16</sub>	3.99	3.18
$\beta$ -Myrcene C <sub>10</sub> H <sub>16</sub>	1.31	1.05
$\Delta^3$ -Carene C <sub>10</sub> H <sub>16</sub>	8.72	5.82
Limonene C <sub>10</sub> H <sub>16</sub>	0.94	0.89
Terpinolen C <sub>10</sub> H <sub>16</sub>	0.82	0.77
Всего монотерпенов	78.87	75.89
Всего кислородсодержащих веществ	3.45	2.25
Всего сексвитерпенов	11.87	14.83

Преобладающим компонентом монотерпенов в эфирном масле хвои сосны является  $\alpha$ -пинен (C<sub>10</sub>H<sub>16</sub>). На участке с выраженным техногенным воздействием (ст. Крупская) наблюдается увеличение вклада монотерпенов в состав эфирного масла. Предположительно причиной этого является то, что монотерпены представляют основное средство защиты у хвойных растений. Результаты нашей работы согласуются с исследованиями И.И. Бардышева [1978]; А.С. Рожкова, Г.И. Массель [1982]; О.В. Сотниковой и Р.А. Степень [2001].

При переходе от чистого фонового участка к загрязненному в эфирном масле хвои сосны возрастает доля кислородсодержащих соединений. Фракция секвиптерпенов в образцах, взятых на загрязненной территории, сократилась с 14.83 до 11.87%. Возможно, такие изменения связаны с химическими превращениями внутри растительного организма под воздействием загрязняющих веществ, что может быть связано с особенностями биосинтеза.

С увеличением техногенной нагрузки компонентный состав монотерпенов исследованных эфирных масел остался постоянным, изменился только их количественный вклад.

Некоторые ученые связывают изменение в биосинтезе компонентов эфирного масла и перераспределении его отдельных компонентов с воздействием на растительный организм тяжелых металлов [Владыкина, Ламоткин, 2011].

## Заключение

В результате исследования некоторых морфометрических характеристик хвои сосны обыкновенной Минусинского бора выявлено ее угнетение по отношению к фоновому участку. Наибольшее снижение обнаружено по длине и площади хвои – на 26 и 48.7% соответственно, на участке, расположенном в 16 км от г. Минусинска.

В хвое сосновых древостоев выявлены различия и в содержании химических элементов. На участке с наиболее угнетенными параметрами хвои наблюдается пониженное содержание таких элементов, как марганец, кремний, молибден и, напротив, происходит аккумуляция цинка, железа, никеля, ванадия, кадмия и свинца.

В результате исследования количественного и качественного состава компонентов эфирного масла фонового участка и участка бора с наиболее угнетенными параметрами древостоя установлено, что при повышении загрязнения среды в хвое сосны увеличивается содержание эфирного масла и доля монотерпенов в нем. Эти показатели могут служить индикаторами при диагностике состояния лесных экосистем.

Авторы выражают искреннюю благодарность директору Института леса им В.Н. Сукачева СО РАН Онучину Александру Александровичу и со-

трудникам Лоскутову Сергею Реджинальдовичу, Анискиной Антонине Александровне, Плящечник Марии Анатольевне, за помощь в определении содержания и компонентного состава эфирного масла хвои.

### Библиографический список

- Бардышев И.И. Изменение химического состава эфирных масел индивидуальных деревьев сосны во время вегетационного периода // Доклады АН БССР. 1978. Т. 22, № 10. С. 947–950.
- Васильева И.П. и др. Мониторинг поврежденных загрязняющими веществами лесных экосистем России // Лесоведение. 2000. № 1. С. 23–31.
- Вишнякова С.В., Аткина Л.И., Фролова Т.И. Влияние степени загрязнения выбросами автотранспорта на параметры хвои ели сибирской различных морфологических форм // Леса России и хозяйство в них. 2008. Вып. 1. С. 80–84.
- Владыкина Д.С., Ламоткин С.А. Мониторинг состояния словых насаждений г. Минска на основе терпеноидного состава эфирных масел // Вестник ИРГСХА. 2011. С. 42–50.
- Инструкция по экспедиционному лесопатологическому обследованию лесов СССР. М.: Гослесхоз СССР. 1983. 234 с.
- Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 498 с.
- Колясникова Н.Л., Карнажицкая Т.Д., Паршакова К.А. Влияние аэротехногенного загрязнения на морфологические и эмбриологические признаки сосны обыкновенной // Вестник Удмуртского университета. 2011. Вып. 2. С. 31–35.
- Марущак В.Н., Максимов С.А. Наследуемость основных хозяйственно-ценных признаков у сосны обыкновенной на примере географических культур сосны Кокчетавской области Республики Казахстан // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2011. № 8. С. 45–48.
- Методика организации и проведения работ по мониторингу лесов СССР. М.: ВНИИЛМ. 1987. 45 с.
- Морозова Г.Ю. Растения в урбанизированной среде. Хабаровск: Изд-во ХГТУ, 2003. 104 с.
- Павлов И.Н. Древесные растения в условиях техногенного загрязнения. Улан-Удэ, 2005. 370 с.
- Плешиков Ф.И. Генетические особенности и лесорастительные свойства почв сосновых боров Минусинской котловины // Лесные почвы Алтая-Саянской области. Красноярск, 1977. 173 с.
- Прожерина Н.А. Морфофизиологическая диагностика состояния хвойных в условиях аэротехногенного загрязнения: на примере Архангельского промышленного узла: дис. ... канд. биол. наук. Архангельск, 2001. 170 с.
- Рожков А.С., Массель Г.И. Смолистые вещества хвойных и насекомые-ксилофаги. Новосибирск: Наука, 1982. 148 с.
- Рожков А.С., Михайлова Т.Д. Действие фторсодержащих эмиссий на хвойные деревья. Новосибирск: Наука. 1989. 159 с.
- Рощина В.Д., Рощина В.В. Выделительная функция высших растений. М.: Изд-во МГУ, 1989. 214 с.
- Рунова Е.М., Чжан С.А., Пузанова О.А. Влияние длительного загрязнения промышленными выбросами на жизнеспособность светлохвойных таежных лесов // Системы. Методы. Технологии. 2015. № 1(25). С. 162–168.
- Сибиркина А.С. Особенности содержания цинка, стронция и марганца в органах и тканях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) соснового бора семипалатинского Прииртышья (Республика Казахстан): дис. ... д-ра биол. наук. Омск, 2014. 496 с.
- Сотникова О.В., Степень Р.А. Эфирные масла сосны как индикатор загрязнения среды // Химия растительного сырья. 2001. № 1. С. 79–84.
- Танделов Ю.П. Фтор в системе почва–растение. Красноярск, 2012. 146 с.
- Тимченко Н.А. и др. Методика закладки пробных площадей: учеб. пособие. Благовещенск: Изд-во ДальГАУ, 2009. 60 с.
- Фуксман П.Л. и др. Физиолого-биохимическая индикация состояния сосны обыкновенной в связи с воздействием промышленных поллютантов // Экология. 1997. №3. С. 213–217.
- Шубина Н.В., Юрьев Ю.Л. Влияние выбросов металлургического производства на микроэлементный состав хвои сосны // Химия растительного сырья. 2009. № 3. С. 173–176.

### References

- Bardyshev I.I. [Change of a chemical composition of essential oils of individual trees of a pine during the vegetative period]. *Doklady AN BSSR*. 1978. Vol. 22, N 10. pp. 947-950. (In Russ.)
- Vasilyeva N.P., Gitarsky M. L., Karaban R.T., Nazarov I.M. [Monitoring damaged by the polluting substances of forest ecosystems of Russia]. *Lesovedenie*. 2000, N 1, pp.23-31. (In Russ.)
- Vishnyakova S.V., Atkina L.I., Frolova T.I. [Influence of extent of pollution by emissions of motor transport on parameters of needles of a fir-tree Siberian various morphological forms]. *Lesa Rossii i hozyaistvo v nih*. 2008. iss. 1, pp. 80-84. (In Russ.)
- Vladykina D.S., Lamotkin S.A. [Monitoring of a condition of fir-tree plantings of Minsk on the basis of terpenoidny composition of essential oils]. *Vestnik IrGSHA*. 2011. pp. 42-50. (In Russ.)
- Instrukciya po ekspedicionnomu lesopatologicheskomu obsledovaniju lesov SSSR* [Instructions for forwarding ecopathological-based survey of the forests of the USSR]. Moscow, The forestry of the USSR Publ., 1983. 234 p. (In Russ.)
- Kabata-Pendias A., Pendias H. *Mikroelementy v pochvach i rastenijach* [Microcells in soils and plants]. Moscow. Mir Publ., 1989. 498 p. (In

- Russ.)  
 Kolyasnikova, N.L., Karnazhitskaya T.D., Parshakova K.A. [Influence of aero technogenic pollution on morphological and embryological features of a pine ordinary]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta*. 2011, Vol. 2, pp. 31-35. (In Russ.)  
 Marushchak V.N., Maksimov S.A. [Heritability of the main economic and valuable signs at a pine of a pine of the Kokchetav area of the Republic of Kazakhstan, ordinary on the example of geographical cultures]. *Vestnik Altajskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2011, N 8, pp. 45-48. (In Russ.)  
 Metodika organizacii i provedeniya rabot po monitoring lesov SSSR [Methodology of organization and conducting of works on monitoring of forests of the USSR]. Moscow, 1987. 45 p. (In Russ.)  
 Morozova G.Yu. *Rastenija v urbanizirovannoj srede* [Plants in the urbanized environment]. Khabarovsk, Publishing house Khabarovsk state technical university, 2003. 104 p. (In Russ.)  
 Pavlov I.N. *Drevesnye rastenija v uslovijach tehnogennoho zagrijaznenija* [Wood plants in the conditions of technogenic pollution] Ulan-Ude, 2005. 370 p. (In Russ.)  
 Pleshikov F.I. [Genetic features and forest vegetation properties of soils of pine pine forests of Minusinsk Depression] *Lesnye pochvy Altae-Sajanskaj oblasti* [Forest soils of Altai-Sayansk area]. Krasnoyarsk, 1977. 173 p. (In Russ.)  
 Prozherina N.A. *Morfofiziologičeskaja diagnostika sostojanija chvojnych v uslovijach aërotehnogennoho zagrijaznenija* [Morfofiziologičeskij diagnostics of a state coniferous in the conditions of aero technogenic pollution: On the example of the Arkhangelsk promyshlennogouzl, Ph.D. dissertation]. Arkhangelsk, 2001. 170 p. (In Russ.)  
 Rozhkov A.S., Massel G.I. *Smolistye veščestva chvojnych i nasekomye-ksilofagi* [Resinous substances coniferous and insects-ksilofagi]. Novosibirsk: Nauka Publ., 1982. 148 p. (In Russ.)  
 Rozhkov A.S., Mihajlova T.D. *Dejstvie storso-deržaščich ėmissij na chvojnye derev'ja* [Action of fluorinated issues on coniferous trees]. Novosibirsk: Nauka Publ., 1989. 159 p. (In Russ.)  
 Roshchina V.D., Roshchina V.V. *Vydelitel'naja funkcija vvsšich rastenij* [Secretory function of the higher plants]. Moscow, MSU publishing house, 1989. 214 p. (In Russ.)  
 Runova E.M., Cheung S.A., Puzanova O.A. [Influence of long pollution by industrial emissions on viability of the light-coniferous taiga forests]. *Sistemy. Metody. Technologii*. 2015, N 1 (25). pp. 162-168. (In Russ.)  
 Sibirskina A.S. *Osobennosti soderžanija cinka, stroncija i marganca v organach i tkanjach sosny obyknovnoho (Pinus sylvestris L.) sosnovogo bora semipalatinskogo Priirtys'ja* [Features of the content of zinc, strontium and manganese in bodies and fabrics of a pine ordinary (Pinus sylvestris L.) pine forest of Semipalatinsk Priirtyshe (Republic of Kazakhstan). Ph.D., dissertation]. Omsk, 2014. 496 p. (In Russ.)  
 Sotnikova O.V., Stepen R.A. [Essential oils of a pine as indicator of pollution of the environment]. *Chimija rastitelnogo syrja*. 2001, N 1. pp. 79-84. (In Russ.)  
 Tandelov Y.P. *Ftor v sisteme počva-rastenie* [Fluorine in system the soil plant]. Krasnoyarsk, 2012. 146 p. (In Russ.)  
 Timchenko N. A., Dyadchenko O.S., Bobenko V.F., Ratkevich I.A. *Metodika zakladki probnych ploščadej* [Technique of a laying of the trial areas]. Blagoveshchensk, Publishing house of DalGAU, 2009. 60 p. (In Russ.)  
 Fuksman I.L., Poykalaynen Ya., Shreders S.M. etc. [Fiziologo-biokhimičeskij indicacion of a condition of a pine ordinary in connection with influence of industrial pollutant]. *Ekologiya*. 1997, N 3. pp. 213-217. (In Russ.)  
 Choubina N.V., Yuryev Y.L. [Influence of emissions of metallurgical production on microelement structure of needles of a pine]. *Himiya rastitelnogo syrja*. 2009, N 3, pp. 173-176. (In Russ.)

Поступила в редакцию 21.11.2015

#### Об авторах

Григоренко Алена Валерьевна, аспирант кафедры зоологии и биоэкологии ФГБОУВПО «Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова» 655017, Россия, Республика Хакасия, Абакан, ул. Ленина, д. 92; [alena\\_grigorenko@list.ru](mailto:alena_grigorenko@list.ru); (3902)343490

Грибов Александр Ильич, доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и биоэкологии ФГБОУВО «Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова» 655017, Россия, Республика Хакасия, Абакан, ул. Ленина, д. 92; [univer@khsu.ru](mailto:univer@khsu.ru)

#### About the authors

Grigorenko Alena Valer'evna, postgraduate student of the Department of Zoology and Bioecology Katanov Khakass State University, 92, Lenin str., Abakan, Republic Of Khakassia, Russia, 655017; [alena\\_grigorenko@list.ru](mailto:alena_grigorenko@list.ru); (3902)343490

Gribov Aleksandr Il'ich, doctor of biology, professor of the Department of Zoology and Bioecology Katanov Khakass State University, 92, Lenin str., Abakan, Republic Of Khakassia, Russia, 655017; [univer@khsu.ru](mailto:univer@khsu.ru)

УДК 574.583

**Е. В. Преснова, А. В. Хулапова**

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

## СТРУКТУРА И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА В ЦЕНТРАЛЬНОМ РАЙОНЕ ВОТКИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Рассматриваются результаты стационарных исследований зоопланктонных сообществ центрального района Воткинского водохранилища, проведенных в течение вегетационных сезонов 2004, 2005, 2012 гг. Установлены особенности таксономического состава, пространственного распределения, сезонная и многолетняя динамика развития зоопланктона в целом и его основных групп: коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных. Ракообразные составляют основную часть таксономического состава зоопланктона Воткинского водохранилища. По количественным показателям развития клadoцеры доминируют во всех зонах водоема и формируют лимнический планктон. В течение вегетационного сезона численность и биомасса зоопланктонного сообщества достигает максимального развития в зарослях макрофитов левобережного мелководья, в остальных зонах водохранилища животный планктон крайне беден. По уровню развития зоопланктонных сообществ центральный район Воткинского водохранилища можно отнести к водоемам  $\alpha$ -олиготрофного класса.

*Ключевые слова:* зоопланктон; таксономический состав; количественное развитие; распределение; динамика развития; Воткинское водохранилище.

**E. V. Presnova, A. V. Khulapova**

Perm State University, Perm, Russian Federation

## STRUCTURE AND DISTRIBUTION OF ZOOPLANKTON IN THE CENTRAL DISTRICT OF VOTKINSK RESERVOIR

The article discusses the results of stationary investigations of the zooplankton community in the Central district of Votkinsk reservoir, conducted during the growing seasons of 2004, 2005, 2012. The features of the taxonomic composition, spatial distribution, seasonal and long-term dynamics of zooplankton in General and its major groups: rotifers, cladocera and copepods. Crustaceans constitute the bulk of the taxonomic composition of the zooplankton of the Votkinsk reservoir. Cladocera dominated by quantitative indicators of development in all areas of the reservoir and form a limnological plankton. During the growing season, the abundance and biomass of the zooplankton community reaches maximum development in macrophyte thickets shallow left Bank, in other zones of the reservoir animal plankton is very poor. The level of development of zooplankton communities of the central area of the Votkinsk reservoir can be attributed to the reservoirs  $\alpha$ -oligotrophic class.

*Key words:* zooplankton; taxonomic composition; quantitative development; distribution; seasonal and long-term development dynamics; Votkinsk reservoir.

### Введение

Составной частью комплексных исследований водохранилищ является изучение зоопланктона. Выступая как биологические фильтры, планктонные животные активно участвуют в самоочищении водоемов, особенно крупных, где невыгодное соотношение площади дна и объема воды обуславливает превали-

рующее значение зоопланктона в процессах самоочищения. Зоопланктон принимает активное участие в передаче энергии от продуцентов последующим трофическим уровням. Пресноводный зоопланктон представляет собой высококалорийную, богатую белками пищу и играет большую роль в формировании ихтиофауны водоема. Качественные и количественные характеристики планктоценозов для всего водохранилища приводятся в работах Т. А. Кортуновой.

А.А. Галановой [1988] и Н.Н. Наумовой, Е.Б. Селетковой [1993].

Значительную роль в формировании зоопланктонных сообществ водохранилищ играют такие факторы среды, как глубина, температура воды, скорость течения, уровенный режим, зарастание водоема высшей водной растительностью и др. Цель наших исследований – показать особенности качественного состава и количественного развития зоопланктона в зависимости от глубины, температурного режима водоема и его зарастания макрофитами. Стационарные наблюдения за распределением зоопланктона в центральной части водохранилища в течение вегетационного сезона проводятся впервые.

### Объект и методы исследования

Воткинское водохранилище является вторым в каскаде водохранилищ на р. Каме. Оно образовано в 1962 г. плотиной Воткинского гидроузла у г. Чайковского. Относится к простому типично долинному водохранилищу. В центральном районе водохранилища происходит снижение скорости течения, увеличивается ширина водоема, на залитой пойме левого берега наблюдается зарастание мелководий разнообразной растительностью. Среди воздушно-водной растительности преобладают рогозы узколистный и широколистный, манник водяной, тростник обыкновенный, частуха подорожниковая, сусак зонтичный и др. Водная растительность представлена рдестами (блестящий, гребенчатый), горцем земноводным, пузырчаткой обыкновенной [Сорокина, Новожилова, 1988].

Стационарные исследования зоопланктона проводились в центральном районе водохранилища в течение вегетационных сезонов 2004, 2005, 2012 гг. на базе Камской биологической станции (г. Оханск). Гидробиологический материал собирали сетью Джели, с мая по август через каждые 7 дней.

в осенний период (сентябрь – ноябрь) – через 10. В результате исследований рассмотрен таксономический состав, пространственное распределение, сезонная и многолетняя динамика развития зоопланктонных сообществ центрального района водохранилища. Всего собрано и обработано 193 пробы зоопланктона. Камеральную обработку материала проводили в лаборатории Камской биологической станции (г. Оханск) и на кафедре зоологии беспозвоночных и водной экологии ПГНИУ по общепринятой методике [Методика ..., 1975]. В сборе и обработке материала принимали участие студенты биологического факультета Пермского государственного университета К.В. Мильская, И.Н. Диева и авторы статьи.

### Результаты исследований

За период исследований в составе зоопланктона центрального района водохранилища отмечено 58 таксонов: это коловратки (Rotifera, Eurotatoria) – 20 видов, ветвистоусые (Cladocera: Branchiopoda) – 21 таксон и веслоногие ракообразные (Copepoda: Maxillopoda) – 17. Копеподы представлены рачками из отрядов Calaniformes (6) и Cyclopiformes (11) [Определитель зоопланктона..., 2010]. Таксономический список зоопланктона на 64–71% формируют ракообразные (табл. 1). Доминантный комплекс животного планктона составили эвритопные формы с широким географическим распространением: *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850, *Daphnia gr. longispina*, *Sida crystallina* (O.F. Muller, 1776), *Polyphemus pediculus* (L.), *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) [Пидгайко, 1984], а также клadoцеры из рода *Bosmina* и копеподы *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853). По таксономическому составу зоопланктон центрального района Воткинского водохранилища можно считать рачковым.

Таблица 1

Таксономический состав и доминантный комплекс зоопланктонного сообщества в центральном районе Воткинского водохранилища в 2004, 2005 и 2012 гг.

Параметры	Год		
	2004	2005	2012
Количество видов (Коловратки+ Кладоцеры+ Копеподы)	35 (10+11+14)	56 (20+26+10)	42 (12+15+15)
Виды-доминанты	<i>Sida crystallina</i> , <i>Mesocyclops leuckarti</i> , <i>Polyphemus pediculus</i>	<i>Asplanchna priodonta</i> <i>Eurytemora velox</i> , <i>Mesocyclops leuckarti</i>	<i>Bosmina coregoni</i>
Виды-субдоминанты	<i>Asplanchna priodonta</i> , <i>Bosmina longirostris</i> , <i>Daphnia gr. longispina</i>	<i>Daphnia gr. longispina</i> , <i>Sida crystallina</i>	<i>Daphnia gr. longispina</i> , <i>Polyphemus pediculus</i> , <i>Mesocyclops leuckarti</i> , <i>Eurytemora velox</i>

За исследованный период в животном планктоне преобладали ветвистоусые ракообразные, они образуют 88–94% биомассы и 75–81% численно-

сти всего зоопланктона. В 2005 г. наблюдается значительное увеличение численности и биомассы зоопланктона за счет массового развития веслоно-



гих рачков и коловраток, которые составляют 50 и 32% численности всего зоопланктона (табл. 2). Ветвистоусые рачки преобладают в весовом отношении (72%). По показателям количественного развития зоопланктон центрального района водохранилища является кладоцерным. К 2012 г. средняя за вегетационный сезон биомасса зоопланкто-

на снизилась в 6–7 раз, но соотношение биомассы основных групп зоопланктона изменяется незначительно. Согласно «шкале трофности» С.П. Китаева [2007] во все годы исследований центральный район водохранилища является низкопродуктивным.

Таблица 2

Средняя за вегетационный сезон численность и биомасса основных групп зоопланктона центрального района Воткинского водохранилища (по годам)

Группа	Численность, тыс. экз/м <sup>3</sup>			Биомасса, мг/м <sup>3</sup>		
	2004	2005	2012	2004	2005	2012
Коловратки	0.52	14.57	0.09	5.03	71.3	0.6
Кладоцеры	4.43	8.31	5.74	641.8	564.2	98.79
Копеподы	0.96	22.24	1.28	32.2	150.3	13.13
<b>Всего</b>	<b>5.91</b>	<b>45.12</b>	<b>7.11</b>	<b>679.03</b>	<b>785.8</b>	<b>112.52</b>

Нами отмечены особенности в распределении животного планктона в водоеме. Основная концентрация зоопланктона наблюдается в зарослях высшей водной растительности на левобережном мелководье, где он служит кормом для молоди всех видов рыб и взрослых рыб планктофагов [Пушкин,

1988]. Численность животного планктона на мелководьях, где заросли высшей водной растительности отсутствуют, на порядок, а в глубоководной зоне – на два меньше, чем в зарослях макрофитов (табл. 3).

Таблица 3

Зональное распределение численности и биомассы зоопланктона в центральном районе Воткинского водохранилища (по годам)

Зона		Численность, тыс. экз/м <sup>3</sup>			Биомасса, г/м <sup>3</sup>			
		2004	2005	2012	2004	2005	2012	
Глубоководная		0.81	17.81	0.77	0.028	0.15	0.01	
Мелководье	правобережное	2.41	35.9	3.15	0.04	0.32	0.034	
	левобережное	без зарослей	2.13	58.9	2.91	0.042	0.49	0.041
		заросли макрофитов	18.28	67.9	21.6	2.62	2.2	0.36

В 2005 г. зоопланктон в водоеме (по численности) распределяется равномернее. В левобережье, как в зарослях макрофитов, так и в мелководной зоне (без зарослей), численность животного планктона близка по значению, на правобережном мелководье она снижается в два и в русловой зоне в 4 раза. Биомасса зарослевого зоопланктона во все годы исследований в 10–100 раз выше биомассы зоопланктона в других зонах водохранилища.

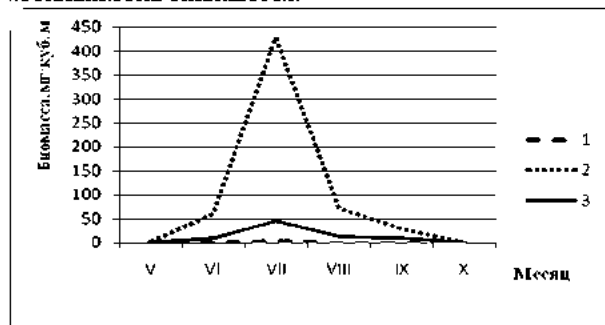
Сезонная динамика биомассы отдельных групп зоопланктона: коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных, обсуждается по результатам исследований 2012 г.

Одним из главных факторов, влияющих на развитие зоопланктона, является температура воды. В мае-начале июня, когда температура ниже 16°C, биомассу зоопланктона составляют мелкие коловратки *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1776, *Keratella quadrata* (Muller, 1786), кладоцеры *Bosmina coregoni* Baird, 1857, *B. longirostris* (O.F. Muller, 1785) и неполовозрелые формы веслоногих ракообразных. В конце июня, начале июля с по-

вышением температуры воды (+20°C) наблюдается массовое развитие коловраток (*Asplanchna priodonta*, *Polyarthra major* Burckhardt, 1900, *Keratella quadrata*, *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879)), ветвистоусых (*Daphnia gr. longispina*, *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine, 1820), *C. laticaudata* P.E. Muller, 1867) и половозрелых веслоногих рачков (*Eurytemora velox*, *Heterocope appendiculata* Sars, 1863, *Mesocyclops leuckarti*).

В течение вегетационного сезона в развитии зоопланктона наблюдается один летний максимум биомассы (рисунок), который приходится на самый теплый месяц года – июль (средняя температура воды +20...+22°C). В водоеме, как на мелководье, так и в глубоководной зоне наблюдается массовое развитие ветвистоусых и веслоногих ракообразных. Причем кладоцеры формируют до 90% биомассы зоопланктонного сообщества. В зарослях макрофитов, на левом берегу водохранилища, преобладают прибрежные и зарослевые формы ракообразных: *Sida cristallina*, *B. coregoni*, *Polyphemus pediculus*, представители сем.

*Chydoridae*, *Termocyclops crassus* (Fischer, 1853) *Megacyclops viridis* (Jurine, 1820), *Paracyclops fimbriatus* (Fischer, 1853), рачки сем. *Chydoridae* и др. В русловой зоне основную часть биомассы зоопланктона составляют ракообразные: *Daphnia gr. longispina*, *Bosmina coregoni*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Eurytemora velox*, *Mesocyclops leuckarti*. В августе-сентябре (при температуре воды +16...+12°C) таксономический состав и биомасса зоопланктона снижаются.



Сезонная динамика биомассы зоопланктона центрального района Воткинского водохранилища в 2012 г.:

1 — коловратки, 2 — кладоцеры, 3 — копепода

В осеннем планктоне встречаются коловратки *Asplanchna priodonta* и *Keratella quadrata*, кладоцеры рода *Bosmina*, вселонгис ракообразные *Eurytemora velox*, *Mesocyclops leuckarti* и неполовозрелые стадии развития копепод. В октябре (температура +7°C) в зоопланктоне центрального района водохранилища отмечены рачки рода *Bosmina* и неполовозрелые вселонгис ракообразные.

### Заключение

В центральном районе Воткинского водохранилища зоопланктон по таксономическому составу является рачковым, по показателям количественного развития во всех зонах водоема доминируют ветвистоусые ракообразные, которые формируют в водоеме лимнический (кладоцерный) планктон. В течение вегетационного сезона численность и биомасса зоопланктонного сообщества достигают максимальных значений в зарослях макрофитов левобережного мелководья. В остальных зонах водохранилища (глубоководной и правобережном мелководье) животный планктон крайне беден.

В целом, по уровню развития зоопланктонных сообществ центральный район водохранилища можно отнести к водоемам α-олиготрофного класса.

### Библиографический список

Китаев С.И. Основы лимнологии для гидробиологов и иктиологов. Петрозаводск: КНЦ РАН,

2007. 395 с.

Кортунова Т.А., Галанова А.А. Зоопланктон // Биология Воткинского водохранилища / под ред. М.С. Алексеевны. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1988. С. 50–65.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.

Наумова Н.Н., Селеткова Е.Б. Структурные и функциональные параметры зоопланктонных сообществ Воткинского водохранилища в районе г. Оханска // Комплексные экологические исследования водоемов и водотоков бассейна р. Камы. Пермь, 1993. С. 39-49.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России / под ред. В.Р. Алексеева и С.Я. Цалолыхина. СПб.: М., 2010. Т. 1. Зоопланктон. 495 с.

Пидгайко М.Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 208 с.

Пушкин Ю.А. Ихтиофауна и рыбное хозяйство // Биология Воткинского водохранилища / под ред. М.С. Алексеевны. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1988. С. 118–143.

Сорокина Н.Б., Новожилова Н.Н. Высшая водная растительность // Биология Воткинского водохранилища / под ред. М.С. Алексеевны. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1988. С. 37–50.

### References

Kitaev S.P. *Osnovy limnologii dlja hydrobiologov and ichtiologov* [Basics of limnology for Hydrobiology and ichthyology]. Petrozavodsk, 2007. 395 pp. (In Russ.)

Kortunova T.A., Galanova A.A. [Zooplankton]. Aleksevina M.S. (ed.) *Biologiya Воткинского vodochranilisha*, [Biology Votkinsk reservoir] Irkutsk, Irkut. University press, 1988, pp. 50–65. (In Russ.)

*Metodika izuchenija biogeocenzov vnutrennich vodoev* [Methods of studying the ecosystems of inland waters] Moscow, Nauka Publ., 1975. 240 p. (In Russ.)

Naumova N.N., Seletkova E.B. [Structural and functional parameters of zooplankton communities in the Votkinsk reservoir in the vicinity of the town of Okhansk]. *Kompleksnye ekologičeskie issledovanija vodoev i vodotokov bassejna r. Kamy* [Complex ecological research of the water reservoirs and drains of the Kama river basin]. Perm, 1993, pp. 39-49. (In Russ.)

*Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnych vod Evropejskoj Rossii* [The key of zooplankton and zoobenthos of freshwater European Russia] Vol. 1. The zooplankton in Alekseev V.R. and Tsalolikhin S.Y. (ed.) St. Petersburg-Moscow, 2010. 495 pp. (In Russ.)

Pidgaiko M.L. *Zooplankton vodoemov Evropejskoj chasty SSSR* [Zooplankton of reservoirs of the European part of the USSR]. Moscow, Nauka Publ., 1984. 208 pp. (In Russ.)

Pushkin Yu.A. [Fish Fauna and fisheries]. Alek-sevnina M.S. (ed.) *Biologiya Votkinskogo vodochranilisha* [Biology Votkinsk reservoir]

Irkutsk. Irkut. University press, 1988, pp.118–143. (In Russ.)

Sorokina N.B., Novozhilova N.N. [Higher aquatic vegetation] Aleksevnina M.S. (ed.) *Biologiya Votkinskogo vodochranilisha* [Biology Votkinsk reservoir] Irkutsk, Irkut. University press, 1988, pp. 37-50. (In Russ.)

Поступила в редакцию 12.11.2015

#### Об авторах

Преснова Елена Владимировна, кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614990, Пермь, ул. Букирева, 15; [elepresnova@yandex.ru](mailto:elepresnova@yandex.ru); (342)2396540

Хулапова Анастасия Владимировна, выпускник магистратуры по специальности Гидробиология биологического факультета ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614990, Пермь, ул. Букирева, 15; (342)2396540

#### About the authors

Presnova Elena Vladimirovna, candidate of biological Sciences, associate professor of the Department of invertebrate Zoology and aquatic ecology Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; [elepresnova@yandex.ru](mailto:elepresnova@yandex.ru); (342)2396540

Khulapova Anastasia Vladimirovna, a graduate of master's degree in Hydrobiology biological faculty Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; (342)2396540

**МЕДИКО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ**

УДК 557.175.6

**С. А. Заморина, М. Б. Раев**

Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, Пермь, Россия  
Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

**РОЛЬ ТРОФОБЛАСТИЧЕСКОГО  $\beta$ 1-ГЛИКОПРОТЕИНА ЧЕЛОВЕКА В РЕГУЛЯЦИИ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО СОЗРЕВАНИЯ НК- И НКТ-КЛЕТОК**

Изучено влияние физиологических концентраций трофобластического  $\beta$ 1-гликопротеина человека (ТБГ) на экспрессию маркеров натуральных киллеров (НК-) и Т-клеток с функциями натуральных киллеров (НКТ-) в системе *in vitro* на модели периферических клеток женщин. В работе использовали препарат ТБГ, полученный по авторской методике, который идентифицировали методом LS/MC. Препарат содержал несколько молекулярных форм белка: ТБГ-1, ТБГ-3, ТБГ-7, ТБГ-9, а также некоторые изоформы и прекурсоры, определяемые *in vivo*. В целом, полученный препарат максимально близок к изоформному составу ТБГ, обнаруживаемому в сыворотке беременных. Установлено, что ТБГ в высокой концентрации, экстраполируемой со II-III триместра беременности (100 мкг/мл) угнетал экспрессию CD16/56 на НК-клетках, ассоциированную с цитолитической активностью этих клеток. Показано, что ТБГ в низких концентрациях (1 и 10 мкг/мл, экстраполировали с I триместра беременности) усиливал экспрессию CD16/56 на НКТ-клетках, связанную с цитокинпродуцирующей активностью. В целом, полученные результаты демонстрируют новые иммуномодулирующие эффекты ТБГ.

**Ключевые слова:** трофобластический  $\beta$ 1-гликопротеин человека (ТБГ); НК-клетки; НКТ-клетки; периферическая кровь.

**S. A. Zamorina, M. B. Rayev**

Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms UB RAS, Perm, Russian Federation  
Perm State University, Perm, Russian Federation

**THE ROLE OF HUMAN PREGNANCY SPECIFIC  $\beta$ 1-GLYCOPROTEIN IN THE PHENOTYPIC MATURATION OF NK-, AND NKT-CELLS**

Effect of human pregnancy specific  $\beta$ 1-glycoprotein (PSG) in physiological concentrations was analyzed against the expression of natural killer (NK)-, T-cells with natural killer functions (NKT-) in *in vitro* model using female peripheral cells. The study used PSG preparation being obtained with the authors' methodology and identified by LS/MC method. This preparation was made of several molecular forms of the protein namely PSG-1, PSG-3, PSG-7, PSG-9, as well as some isoforms and precursors detectable *in vivo*. In general, this preparation maximally approaches the isoform composition of PSG in the serum of a pregnant woman. It was revealed that PSG in high concentration (100  $\mu$ g/ml) suppressed the CD16/56 expression by NK-cells, while inhibiting the cytolytic activity of these cells. Apparently, PSG suppressing effect against NK cell expression of CD16/56 may have role in semiallogenic fetus protection from the attack of cytotoxic NK cells. Meanwhile, PSG in low concentrations (1 and 10  $\mu$ g/ml) enhanced the CD16/56 expression by NKT-cells that was related to the cytokine-producing activity. It is possible that PSG effects being revealed relatively to NKT cells are one of probable mechanisms of PSG involvement in maintaining of cytokine balance and formation of peripheral tolerance in pregnancy. Collectively, results obtained demonstrate new immunomodulating effects of pregnancy-specific  $\beta$ 1-glycoprotein.

**Key words:** pregnancy specific  $\beta$ 1-glycoprotein; NK-cells; NKT-lymphocytes; peripheral blood.

**Введение**

Трофобластический  $\beta$ 1-гликопротеин (ТБГ) является онкофетальным белком, который продуцируется во время беременности клетками цито-

синцитиотрофобласта. ТБГ играет значимую роль в эмбриональном развитии, инвазии трофобласта и плацентарном ангиогенезе [Посисеева, Назаров, Татаринов, 2004; Терентьев, Молдогазиева, Комаров, 2009]. Известно, что ТБГ обладает выражен-

ными иммуномодулирующими эффектами [Заморина, Раев, 2015a; Martinez et al., 2013; Wu et al., 2008]. Однако, изучение эффектов ТБГ затруднено в силу отсутствия в открытом доступе препарата этого белка. Для исследований доступны только рекомбинантные формы ТБГ, которые имеют свои недостатки (структурные отличия, неполный фолдинг, неравноценная посттрансляционная модификация и т.д.). В лаборатории экологической иммунологии (ФГБУН ИЭГМ УРО РАН, г. Пермь) разработана и запатентована авторская технология выделения и очистки ТБГ [Раев, 2008]. Получаемый препарат максимально близок к изоформному составу ТБГ, обнаруживаемого в сыворотке беременных. Известно, что *in vivo* ТБГ представлен целым белковым подсемейством, состоящим из более чем 30 белков, которое в международных базах данных называется PSG (pregnancy-specific glycoprotein) [Терентьев, Молдогазиева, Комаров, 2009]. У человека доминирующим продуктом экспрессии является PSG1, который и был идентифицирован в 1970 г. как ТБГ [Татаринов, Масюкевич, 1970].

В последнее время большое внимание уделяется исследованию функций клеток врожденного иммунитета. Натуральные киллеры (НК) являются клетками врожденной защиты, которые без предварительной иммунизации или активации могут распознавать и лизировать клетки-мишени. Все НК-клетки периферической крови делятся на две субпопуляции по уровням экспрессии молекул CD56 и CD16. Около 90% НК-клеток незначительно экспрессируют CD56 (dim) и одновременно являются позитивными для CD16 (CD56<sup>dim</sup>CD16<sup>+</sup>). CD16 представляет собой низкоаффинный рецептор для Fc-фрагмента IgG1 и IgG3 (FcγRIII) и участвует в обеспечении реакции антителозависимой клеточной цитотоксичности. Оставшиеся 10% НК-клеток экспрессируют высокие уровни CD56 (bright) и не экспрессируют CD16 (CD56<sup>bright</sup>CD16<sup>-</sup>) [Trundley, Moffet, 2004]. Эти субпопуляции различаются функционально: так, CD56<sup>dim</sup> НК-клетки обладают выраженной цитотоксичностью, а CD56<sup>bright</sup>-клетки являются основными цитокин-продуцирующими НК-клетками [Cooper et al., 2001].

Натуральные киллерные Т-клетки (НКТ) являются отдельной субпопуляцией Т-лимфоцитов. Реализуя функции, свойственные НК-клеткам, они одновременно являются мощными продуцентами цитокинов [Collucci, Caligiuri, Di Santo, 2003]. В силу этого факта НКТ-клетки принимают участие в отторжении опухоли, предупреждении аутоиммунных реакций, защите от паразитарных или бактериальных инфекций. НКТ-клетки способны распознавать антигены в комплексе с CD1d или молекулой главного комплекса гистосовместимости класса G (HLA-G), представленными на клетках плаценты, что может привести к аборт, а при повышении процента CD3<sup>+</sup>CD16<sup>+</sup> клеток в I тримест-

ре беременности увеличивается риск развития гестоза [Борзова и др., 2005]. Очевидно, именно поэтому в период физиологически протекающей беременности функции как НКТ-, так и НК-клеток периферического пула, супрессированы [Mahmoud et al., 2004; Clark et al., 2008]. Кроме того, во время беременности число НК-клеток существенно снижается [Watanabe, Iwatani, Keneda, 1997].

Учитывая важную роль НК- и НКТ-клеток при беременности как эффекторов неспецифической резистентности организма, целью работы являлось изучение иммуномодулирующих эффектов ТБГ на экспрессию CD16/56 этими клетками в системе *in vitro*.

## Материалы и методы

**Получение ТБГ.** ТБГ получали методом хроматографии с использованием биоспецифического сорбента с последующим освобождением от иммуноглобулиновой контаминации на колонке HiTrap<sup>TM</sup> Protin G HP («Amersham Biosciences», Швеция) [Раев, 2008]. В качестве биоспецифического сорбента использовали сефарозу CL 4B, гранулы которой конъюгировали с моноклональными антителами к ТБГ, продуцируемыми гибридомой ВАРЗ («Genovac», Германия). Предварительно отцентрифугированную при 25000 g сыворотку крови беременных женщин со сроками беременности свыше 36 недель смешивали с сорбентом и инкубировали в течение 36–48 ч. при +4°C. Сорбент переносили в колонку, отмывали фосфатно-солевым буфером с pH 7.25 до нулевых значений оптической плотности. Элюцию осуществляли 0.1M глицин-HCl буфером с pH 2.6. Фракции, содержащие белок, объединяли и немедленно подвергали концентрирующей диалфильтрации против физиологического раствора, после чего проводили негативную хроматографию на колонке HiTrap<sup>TM</sup> Protin G HP.

Содержание ТБГ в препарате, получаемом в ходе выделения и очистки, определяли при помощи иммуноферментного анализа наборами ТБГ-ИФА-Бест («Вектор-Бест», Россия).

Данные электрофореза в 10%-ном полиакриламидном геле по Лэмбли представлены на рис. 1; молекулярная масса полученного препарата определяется в диапазоне от 50 до 75 kD, что соответствует известным данным [Терентьев, Молдогазиева, Комаров, 2009]. Широкий диапазон молекулярной массы объясняется как гетерогенностью ТБГ, так и его способностью образовывать олигомерные формы в результате агрегации. Для точной идентификации полученной серии препарата ТБГ оценивали его состав методом LC/MS (комбинация жидкостного хроматографа с масс-спектрометром). Исследование было проведено в Израильском технологическом институте (Smoler Proteomics Center, руководитель профессор А. Эдмон. «Technion». Хайфа, Израиль) на приборе

LTQ-Orbitrap («Thermo Fisher», США). На рис. 1 представлены данные LC/MS для трех исследуемых диапазонов, отмеченных на электрофореграмме, из которых следует, что препарат содер-

жит несколько молекулярных форм белка: ТБГ-1, ТБГ-3, ТБГ-7, ТБГ-9, а также некоторые изоформы и прекурсоры, определяемые *in vivo*.



Рис. 1. Идентификация полученного препарата ТБГ:

а) электрофоретическое разделение препарата ТБГ в 10%-ном полиакриламидном геле по Лэмбли: 1 – маркеры; 2 – пулированная сыворотка крови беременных женщин; 3 – препарат после сульфат-аммонийного фракционирования и диализующей ультрафильтрации; 4 – препарат после аффинной хроматографии.

б) идентифицированные белки семейства PSG в полученном препарате ТБГ по данными LC/MS (название белка по базе <http://www.uniprot.org/>)

В работе использовали физиологические концентрации ТБГ, соответствующие его уровню в периферической крови матери в период беременности – 1, 10 и 100 мкг/мл. Уровень ТБГ растет с минимальных значений (1–10 мкг/мл) в первые недели беременности, достигая максимума на 33–36 неделе (100–200 мкг/мл) [Посисеева, Назаров, Татаринов, 2004].

**Объекты исследования.** В работе использовали фракционированные мононуклеары периферической крови (МПК) практически здоровых доноров, которыми являлись небеременные женщины репродуктивного возраста (n=21). МПК получали центрифугированием в градиенте плотности фиколл-верографина (1.077 г/см<sup>3</sup>) («Sigma», США; «Спофа», Чехия, соответственно), после чего клетки отмывали и подвергали воздействию ТБГ (1, 10 и 100 мкг/мл).

**Иммунологические методы.** После суточной инкубации МПК с ТБГ (полная питательная среда, 5% CO<sub>2</sub>, 37°C) оценивали фенотип лимфоцитов, определяя содержание NK-клеток с фенотипом CD3<sup>+</sup>CD16<sup>+</sup>CD56<sup>+</sup> и NKT-клеток с фенотипом CD3<sup>+</sup>CD16<sup>+</sup>CD56<sup>+</sup> (CD3-FITC/CD16,56-PE), согласно методике производителя антител («Beck-

man Coulter», США). Результаты учитывали на проточном цитофлуориметре FACSCalibur («Becton Dickinson», США).

Статистическая обработка данных проводилась с помощью парного *t*-критерия Стьюдента.

## Результаты и их обсуждение

Известно, что CD56/16-позитивные NK-клетки обладают выраженной цитотоксичностью и принимают активное участие в деструкции аллотрансплантантов, именно поэтому их уровень в периферической крови беременных существенно снижен [Seshadri, Sunkara, 2014].

Установлено, что суточная инкубация клеточных культур с ТБГ в низких концентрациях (1 и 10 мкг/мл) не влияет на экспрессию CD16<sup>+</sup>CD56<sup>+</sup> NK-клетками (рис. 2). Однако в высокой концентрации (100 мкг/мл) ТБГ угнетает уровень CD16<sup>+</sup>CD56<sup>+</sup> NK-клеток (рис. 2, 3). Известно, что NK-клетки с фенотипом CD16<sup>+</sup> являются наиболее зрелыми и обладают высокой цитолитической активностью [Mittag et al., 2005]. Кроме того, повышение процента клеток CD56<sup>+</sup> в периферической крови связано с ранним прерыванием кариотипически нормальной беременности [Coulam et al., 1995].

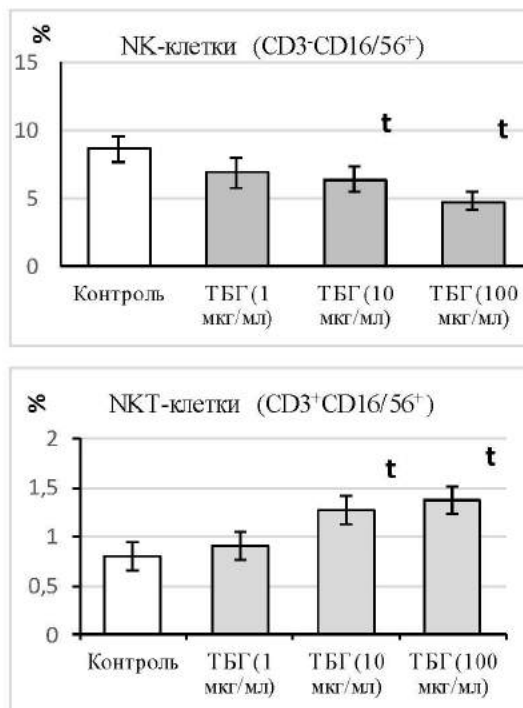


Рис. 2. Влияние ТБГ на экспрессию CD16/56 NK- и NKT-клетками (n=8)

Возможно, депрессивный эффект ТБГ опосредован интерлейкином (IL)-10, который снижает функциональную активность NK-клеток, а ТБГ стимулирует продукцию этого цитокина [Wu et al., 2008; Заморина, Раев, 20156].

Таким образом, угнетающее действие ТБГ в отношении экспрессии CD16<sup>+</sup>CD56<sup>+</sup> NK-клетками может иметь значение в протекции полуаллогенного плода от атаки цитотоксических NK клеток. Кроме того, известно, что ТБГ оказывает эффекты в тесной функциональной связке с TGF- $\beta$ , непосредственно активируя продукцию этого цитокина [Ballesteros et al., 2015]. Известно, что клетки трофобласта устойчивы к лизису цитотоксическими Т-лимфоцитами и NK-клетками, но не резистентны к лизису активированными NK (LAK-клетки). TGF- $\beta$ , в свою очередь, подавляет активацию NK-клеток и их превращение в LAK-клетки. Именно TGF- $\beta$ , в свою очередь, способствует трансформации периферических CD16<sup>+</sup>CD9<sup>+</sup>NK-клеток в децидуальные CD16<sup>+</sup>CD9<sup>+</sup>uNK-клетки [Keskin et al., 2007]. Важно отметить, что CD9 (тетраспонин) рассматривается как потенциальный рецептор для ТБГ [Ha et al., 2005], он присутствует на Т-лимфоцитах, но слабо экспрессируется на периферических NK-клетках. В то же время именно его экспрессия характеризует трансформацию клетки в dNK. Довольно интересно, что CD9 может в небольшом проценте коэкспрессироваться с CD56 на периферических NK-клетках [Sánchez-Rodríguez et al., 2011]. В целом ТБГ, вероятно, воздействует на эти процессы через вовлечение TGF- $\beta$ , что в итоге приводит к трансформации NK-клеток в децидуальные CD16<sup>+</sup>CD9<sup>+</sup>uNK.

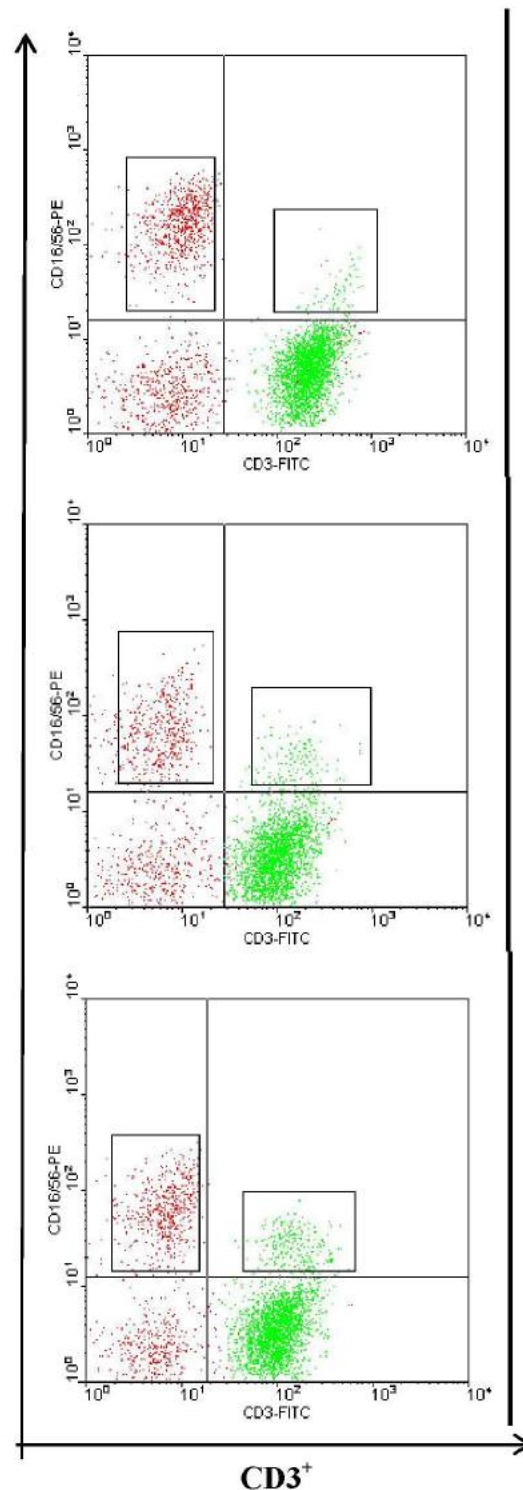


Рис. 3. Влияние ТБГ на экспрессию CD16/56 NK- и NKT-клетками на примере одного эксперимента.

В правом верхнем квадранте указан процент CD3<sup>+</sup>CD16/56<sup>+</sup> - в гейте лимфоцитов, в левом верхнем – CD3<sup>-</sup>CD16/56<sup>+</sup>. По оси X – интенсивность флуоресценции по каналу FL1 (окрашивание FITC); по оси y - интенсивность флуоресценции по каналу FL2 (окрашивание PE)

NKT-клетки являются отдельной субпопуляцией Т-лимфоцитов. Реализуя функции, свойствен-

ные NK-клеткам, они одновременно являются мощными продуцентами цитокинов. Кроме того, NKT-клетки составляют субпопуляцию регуляторных Т-лимфоцитов, которые наряду с дендритными клетками играют ведущую роль в Th1/Th2 девиации и формировании периферической толерантности [Boyson et al., 2002]. Известно, что NKT-клетки периферической крови имеют большое значение в период имплантации, индуцируя цитокиновое окружение Th2-типа [Boyson et al., 2002].

Установлено, что ТБГ в низкой концентрации (1 мкг/мл) не влиял на уровень CD16<sup>+</sup>CD56<sup>+</sup>NKT-клеток (рис. 2, 3). В то же время, в концентрациях 10 и 100 мкг/мл ТБГ увеличивает процент CD16<sup>+</sup>CD56<sup>+</sup>NKT-клеток. Важно отметить, что повышение процента CD3<sup>+</sup>CD16<sup>+</sup> клеток в ранние сроки беременности, когда уровень ТБГ еще невысок, может увеличивать риск развития гестоза [Борзова и др., 2005]. Однако такой зависимости для II-III триместра не обнаружено.

Таким образом, ТБГ в высоких концентрациях, экстраполированных с II-III триместра беременности, способствует фенотипическому созреванию NKT-клеток, ассоциированному с усилением их цитокин-продуцирующей активности. Вероятно, выявленные эффекты ТБГ в отношении CD16<sup>+</sup>CD56<sup>+</sup> NKT-клеток являются одним из возможных механизмов участия ТБГ в поддержании баланса цитокинов и формировании периферической толерантности при беременности.

В целом полученные результаты демонстрируют новые иммуномодулирующие эффекты ТБГ. Известно, что у женщин с такими аутоиммунными заболеваниями, как ревматоидный артрит или рассеянный склероз, отмечается улучшение состояния во время беременности, а повышенные уровни сывороточного ТБГ коррелировали с улучшением состояния [Терентьев, Молдогазиева, Комаров, 2009]. Дальнейшее изучение влияния роли ТБГ в формировании иммунной толерантности откроет возможности его применения в качестве перспективного средства для лечения аутоиммунных заболеваний.

### Библиографический список

Борзова Н.Ю. и др. Способ прогнозирования гестоза легкой степени тяжести с ранних сроков беременности. Патент РФ № 2265221 от 27.11.05.  
Заморина С.А., Раев М.Б. Роль трофобластического  $\beta$ 1-гликопротеина человека в регуляции факторов, ассоциированных с иммунологической толерантностью // Доклады Академии наук. 2015а. Т. 6(2). С. 232–235.  
Заморина С.А., Раев М.Б. Изучение иммуномодулирующих эффектов трофобластического  $\beta$ 1-

гликопротеина человека // Физиология человека. 2015б. Т. 41(1). Р. 117–123.  
Посисеева Л.В., Назаров С.Б., Татаринов Ю.С. Трофобласт-специфический бета-гликопротеин в акушерстве и гинекологии. Иваново: Иваново, 2004. 240 с.  
Раев М.Б. Способ выделения и очистки трофобластического  $\beta$ 1-гликопротеина. Патент РФ № 2367449 от 21.02.2008.  
Татаринов Ю.С., Масюкевич В.Н. Иммунохимическая идентификация нового  $\beta$  1-глобулина в сыворотке крови беременных женщин // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 1970. Т. 69. № 6. С. 66–68.  
Терентьев А.А., Молдогазиева Н.Т., Комаров О.С. Изучение трофобластического бета-глобулина человека – некоторые итоги и перспективы // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2009. № 6. С. 30–33.  
Ballesteros A. et al. Induction and activation of latent transforming growth factor- $\beta$ 1 are carried out by two distinct domains of pregnancy-specific glycoprotein 1 (PSG1) // J Biol. Chem. 2015. Vol. 290, № 7, P. 4422–4431.  
Boyson J.E. et al. CD1d and invariant NKT cells at the human maternal-fetal interface // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2002. Vol. 99. P. 13741–13746.  
Clark D.A. et al. CD200-dependent and nonCD200-dependant pathways of NK cell suppression by human IVIG // J. Assist. Reprod. Genet. 2008. Vol. 25. P. 67–72.  
Collucci F., Caligiuri M.A., Di Santo J.P. What does it take to make a natural killer? // Nature Rev. Immunol. 2003. Vol. 3. P. 413–425.  
Cooper M.A. et al. Human natural killer cells: a unique innate immunoregulatory role for the CD56bright subset // Blood. 2001. Vol. 97. P. 46–51.  
Coulam C.B. et al. Systemic CD56+ cells can predict pregnancy outcome // Am. J. Reprod. Immunol. 1995. Vol. 33. P. 40–46.  
Ha C.T. et al. Binding of pregnancy-specific glycoprotein 17 to CD9 on macrophages induces secretion of IL-10, IL-6, PGE<sub>2</sub>, and TGF- $\beta$ 1 // J. Leukoc. Biol. 2005. Vol. 77, № 6. P. 948–957.  
Keskin D.B. et al. TGF-beta promotes conversion of CD16+ peripheral blood NK cells into CD16- NK cells with similarities to decidual NK cells // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2007. Vol. 104, № 9. P. 3378–3383.  
Mahmoud F. et al. Effect of IgG therapy on lymphocyte subpopulations in the peripheral blood of Kuwaiti women experiencing recurrent pregnancy loss // Gynecol. Obstet. Invest. 2004. Vol. 58(2). P. 77–83.  
Martinez F.F. et al. The role of pregnancy-specific



- glycoprotein 1a (PSG1a) in regulating the innate and adaptive immune response // *Am. J. Reprod. Immunol.* 2013. Vol. 69, № 4. P. 383–394.
- Mittag A., Lenz D.V., Gerstner A.O. et al. Polychromatic (eight-color) slide-based cytometry for the phenotyping of leukocyte, NK, and NKT subsets // *Cytometry.* 2005. Vol. 65, № 2. P. 103–115.
- Sánchez-Rodríguez E.N. et al. Persistence of decidual NK cells and KIR genotypes in healthy pregnant and preeclamptic women: a case-control study in the third trimester of gestation // *Reprod Biol. Endocrinol.* 2011. Vol. 9, № 9. doi: 10.1186/1477-7827-9-8.
- Seshadri S., Sunkara S.K. Natural killer cells in female infertility and recurrent miscarriage: a systematic review and meta-analysis // *Hum. Reprod.* 2014. Vol. 20, № 3. P. 429–438.
- Watanabe M., Iwatani Y., Keneda T. Changes in T, B and NK lymphocytes subsets during and after normal pregnancy // *Am. J. Reprod. Immunol.* 1997. Vol. 37. P. 368–377.
- Wu J.A. et al. Murine pregnancy-specific glycoprotein 23 induces the proangiogenic factors transforming-growth factor beta 1 and vascular endothelial growth factor a in cell types involved in vascular remodeling in pregnancy // *Biol. Reprod.* 2008. Vol. 79, № 6. P. 1054–1061.
- References**
- Ballesteros A., Mentink-Kane M., Warren J., Kaplan G.G., Dveksler G.S. Induction and activation of latent transforming growth factor- $\beta$ 1 are carried out by two distinct domains of pregnancy-specific glycoprotein 1 (PSG1). *J. Biol. Chem.* 2015. V. 290, N 7. pp. 4422-4431.
- Boyson J.E., Rybalov B., Koopman L.A. et al. CD1d and invariant NKT cells at the human maternal-fetal interface. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2002. V. 99, pp. 13741-13746.
- Clark D.A., Wong K., Banwait D. et al. CD200-dependent and nonCD200-dependant pathways of NK cell suppression by human IVIG. *J. Assist. Reprod. Genet.* 2008. V. 25, pp. 67–72.
- Collucci F., Caligiuri M.A., Di Santo J.P. What does it take to make a natural killer? *Nature Rev. Immunol.* 2003. V. 3, pp. 413-425.
- Cooper M.A., Fehinger T.A., Turner S.C. et al. Human natural killer cells: a unique innate immunoregulatory role for the CD56bright subset. *Blood.* 2001. V. 97, pp. 46-51.
- Coulam C.B., Goodman R.G., Roussev E.J. et al. Systemic CD56+ cells can predict pregnancy outcome. *Am. J. Reprod. Immunol.* 1995. V. 33, pp. 40-46.
- Ha C.T., Waterhouse R., Wessells J. et al. Binding of pregnancy-specific glycoprotein 17 to CD9 on macrophages induces secretion of IL-10, IL-6, PGE<sub>2</sub>, and TGF- $\beta$ 1. *J. Leukoc. Biol.* 2005. V. 77, N 6, pp. 948-957.
- Keskin D.B., Allan D.S., Rybalov B. et al. TGFbeta promotes conversion of CD16+ peripheral blood NK cells into CD16- NK cells with similarities to decidual NK cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2007. V. 104, N 9, pp. 3378-3383.
- Mahmoud F., Diejomaoh M., Omu A. et al. Effect of IgG therapy on lymphocyte subpopulations in the peripheral blood of Kuwaiti women experiencing recurrent pregnancy loss. *Gynecol. Obstet. Invest.* 2004. V. 58 (2), pp. 77-83.
- Martinez F.F., Cervi L., Knubel C.P. et al. The role of pregnancy-specific glycoprotein 1a (PSG1a) in regulating the innate and adaptive immune response. *Am. J. Reprod. Immunol.* 2013, V. 69, N 4, pp. 383-394.
- Mittag A., Lenz D.V., Gerstner A.O. et al. Polychromatic (eight-color) slide-based cytometry for the phenotyping of leukocyte, NK, and NKT subsets. *Cytometry.* 2005, V. 65, N 2, pp. 103-115.
- Sánchez-Rodríguez E.N., Nava-Salazar S., Mendoza-Rodríguez C.A. et al. Persistence of decidual NK cells and KIR genotypes in healthy pregnant and preeclamptic women: a case-control study in the third trimester of gestation. *Reprod Biol. Endocrinol.* 2011, V. 9, N 9. doi: 10.1186/1477-7827-9-8.
- Seshadri S., Sunkara S.K. Natural killer cells in female infertility and recurrent miscarriage: a systematic review and meta-analysis. *Hum. Reprod.* 2014, V. 20, N 3, pp. 429-438.
- Watanabe M., Iwatani Y., Keneda T. Changes in T, B and NK lymphocytes subsets during and after normal pregnancy. *Am. J. Reprod. Immunol.* 1997, V. 37, pp. 368-377.
- Wu J.A., Johnson B.L., Chen Y. et al. Murine pregnancy-specific glycoprotein 23 induces the proangiogenic factors transforming-growth factor beta 1 and vascular endothelial growth factor a in cell types involved in vascular remodeling in pregnancy. *Biol. Reprod.* 2008, V. 79, N 6, pp. 1054-1061.
- Borzova N.Yu., Panova I.A., Skripkina I.Yu. et al. A method of predicting preeclampsia mild early pregnancy. RF patent no. 2265221. 2005. (In Russ.)
- Zamorina S.A., Rayev M.B. [Role of Human Pregnancy-Specific  $\beta$ 1-Glycoprotein in the Regulation of Immunological Tolerance-Associated Factors]. *Doklady Akademii nauk.* 2015, V.6 (2), pp. 232–235. (In Russ.)
- Zamorina S.A., Rayev M.B. [Immunomodulating effects of human pregnancy-specific  $\beta$ 1-glycoprotein]. *Fiziologija čeloveka.* 2015, V. 41, N 1, pp. 117–123. (In Russ.)
- Posiseeva L.V., Nazarov S.B., Tatarinov Yu.S. *Trofoblast-spetsificheskii beta-glikoprotein v*

*akusherstve i ginekologii* [Pregnancy-Specific Beta Glycoprotein in Obstetrics and Gynecology].

Ivanovo: Ivanovo, 2004. 240 p. (In Russ.)

Raev M.B. [Method for recovering and purifying trophoblastic beta-1-glycoprotein]. RF patent no. 2367449, 2008. (In Russ.)

Tatarinov Yu.S., Masyukevich V.N. [Immunological identification of a novel [beta]1-globulin in blood plasma of pregnant women]. *Bulleten' eksperi-*

*mental'noj biologii i mediciny.* 1970, V. 69, № 6, pp. 66-68. (In Russ.)

Terent'ev A.A., Moldogazieva N.T., Komarov O.S. [A study of human pregnancy-specific beta-globulin: results and prospects]. *Mezhdunarodnyj zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy.* 2009, N 6, pp. 30-33. (In Russ.)

Поступила в редакцию 30.10.2015

#### Об авторах

Заморина Светлана Анатольевна, доктор биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологической иммунологии  
ФГБУН Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН  
614081, Пермь, ул. Голева, 13;  
mantissa7@mail.ru; (342)2807794  
доцент кафедры микробиологии и иммунологии  
ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»  
614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Раев Михаил Борисович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологической иммунологии  
ФГБУН Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН  
614081, Пермь, ул. Голева, 13; mraev@iegm.ru; (342)2807794  
профессор кафедры микробиологии и иммунологии  
ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»  
614990, Пермь, ул. Букирева, 15

#### About the authors

Zamorina Svetlana Anatol'evna, candidate of biology, senior researcher of laboratory of ecological immunology  
Institute of Ecology and Genetics of Microorganism UB RAS, 13, Golev str., Perm, Russia, 614081; mantissa7@mail.ru; (342)2807794  
associate professor of the Department of microbiology and immunology  
Perm State University, 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990

Rayev Mikhail Borisovich, doctor of biology, leading researcher of the laboratory of ecological immunology  
Institute of Ecology and Genetics of Microorganism UB RAS, 13, Golev str., Perm, Russia, 614081; mraev@iegm.ru; (342)2807794  
professor of the Department of microbiology and immunology  
Perm State University, 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990

УДК 612.018:612.017

С. В. Ширшев<sup>a,b</sup>, Е. Г. Орлова<sup>a</sup>, Ю. П. Сабанцева<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, Пермь, Россия

<sup>b</sup> Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

## РОЛЬ ГРЕЛИНА В РЕГУЛЯЦИИ ФАГОЦИТАРНОЙ И МИКРОБИЦИДНОЙ АКТИВНОСТИ НЕЙТРОФИЛОВ

Изучено влияние грелина в концентрациях, сопоставимых с его уровнем в периферической крови при беременности, на функциональную активность нейтрофилов. В работе использовались фракционированные нейтрофилы периферической крови здоровых небеременных женщин репродуктивного возраста, полученные в фолликулярную фазу менструального цикла. Нейтрофильные гранулоциты получали путем центрифугирования в двойном градиенте плотности фиколл – верографина. Фагоцитарную активность нейтрофилов оценивали по степени снижения свечения люминесцентного генно-инженерного штамма бактерий *E. coli lux<sup>+</sup>*. Оценку окислительной способности нейтрофилов проводили по интенсивности люминол-зависимой хемилюминесценции в спонтанном и стимулированном варианте. Гормон в концентрации, характерной как для I–II, так и для III триместра беременности угнетает поглощательную и окислительную активность нейтрофилов. Полученные результаты свидетельствуют об эффективном регуляторном действии грелина на функции нейтрофилов периферической крови.

**Ключевые слова:** грелин; нейтрофилы; фагоцитоз; окислительная активность.

S. V. Shirshov<sup>a,b</sup>, E. G. Orlova<sup>a</sup>, Y. P. Sabantseva<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the Ural Branch RAS, Perm, Russian Federation

<sup>b</sup> Perm State University, Perm, Russian Federation

## ROLES OF THE GHRELIN IN REGULATION OF PHAGOCYTTIC AND OXIDATIVE ACTIVITY OF NEUTROPHILS

The influence of ghrelin, corresponding to I, II and III pregnancy trimesters function activity of neutrophils. In work we used fractionated neutrophils peripheral blood non – pregnant healthy women in reproduct age, it were obtained in follicular phase of the menstrual cycle. Neutrophil granulocyte were obtained by centrifugation in the double gradient density ficoll – verografin. Phagocytic activity estimated in the degree of reduction luminescence genetically engineered strain of bacteria *E. coli lux<sup>+</sup>*. Estimate oxidative activity neutrophils by intensity luminal-dependent chemiluminescence in a spontaneous and stimulated versions. Hormon, corresponding to I, II and III pregnancy trimesters supresses phagocytic and oxidative activity of neutrophils. Thus, was installed that ghrelin has effective regulatory action on options of neutrophils peripheral blood.

**Key words:** ghrelin; neutrophils; phagocytosis; oxidative activity.

### Введение

Грелин – полипептидный гормон, вырабатываемый преимущественно слизистой оболочкой желудка [Ghrelin..., 1999]. Грелин усиливает чувство голода и аппетит, выступает важнейшим регулятором пищевого поведения и энергетического обмена [Ghrelin..., 1999; Tena – Sempere, 2007]. Участие грелина в регуляции репродуктивных процессов обусловлено экспрессией рецепторов к нему клетками эндометрия, плаценты, а также эм-

бриона. Уровень грелина повышается при беременности, достигая максимума к середине II триместра беременности, и снижается в поздние сроки [Tena – Sempere, 2007]. Литературные данные свидетельствуют о том, что грелин проявляет противовоспалительную активность в регуляции иммунных реакций [Gonzalez-Rey, Chorny, Delgado, 2006; Tena – Sempere, 2007; Delporte, 2013].

Рецепторы к грелину обнаружены на большинстве клеток иммунной системы, в том числе и на нейтрофилах [Tena – Sempere, 2007]. Нейтрофилы

являются важнейшими эффекторами воспаления. Это профессиональные охотники за микробами, обладающие самой высокой подвижностью среди всех клеток организма. Они первыми (в течение 30 мин.) приходят в очаг воспаления, где захватывают и поглощают чужеродные объекты, реализуют комплекс бактерицидных эффектов, продуцируют хемоаттрактанты и медиаторы, регулирующие активность других клеток [Шмагель, Черешнев, 2011]. При беременности активация нейтрофилов периферической крови матери может приводить к спонтанным абортam [Ширшев, 2009; Грелин..., 2011]. Поэтому исследование роли грелина в регуляции функциональной активности нейтрофилов в аспекте беременности является актуальным.

Цель работы – изучить влияние грелина в концентрациях, характерных для беременности, на функциональную активность нейтрофилов.

### Материалы и методы

Объектом исследования являлись нейтрофилы периферической крови здоровых небеременных женщин, находящихся в ранней фолликулярной фазе менструального цикла ( $n=7$ ). Нейтрофилы получали центрифугированием на двойном градиенте плотности фиколл – верографина. Плотность верхнего градиента составляла –  $1.077 \text{ г/см}^3$ , нижнего –  $1.112 \text{ г/см}^3$ . Нейтрофилы собирали с нижней интерфазы. Полученные клетки отмывали в избытке раствора Хэнкса и инкубировали с грелином («Sigma», Израиль) в течение часа при  $37^\circ\text{C}$ . Гормон использовали в концентрациях, соответствующих уровню гормона в периферической крови в I–II ( $1.25 \text{ нг/мл}$ ) и III ( $0.83 \text{ нг/мл}$ ) триместрах беременности [Fuglsang, Espelund, Frystyk, 2005]. После инкубации оценивали фагоцитарную активность нейтрофилов по степени снижения свечения люминесцентного генно-инженерного штамма бактерий *E.coli lux<sup>+</sup>*, которые являлись объектом фагоцитоза, в течение 30 мин. с интервалом в 5 мин. [Пат. № 2292553, 2007]. Оценку окислительной способности нейтрофилов проводили по интенсивности люминол-зависимой хемилюминесценции (ЛЗХЛ). Оценивали как спонтанную, так и стимулированную зимозаном ЛЗХЛ [Dahlgren, 1984]. Данные представлены в виде средней арифметической и ее ошибки ( $M \pm m$ ). Статистический анализ результатов выполняли по парному  $t$  – критерию Стьюдента.

### Результаты и их обсуждение

На первом этапе исследования оценивалось влияние грелина на фагоцитарную активность нейтрофилов по степени гашения биолюминесценции. В динамике исследований грелин, в концентрациях, характерных для беременности, приводит к

достоверному угнетению фагоцитарной активности нейтрофилов (рис. 1).

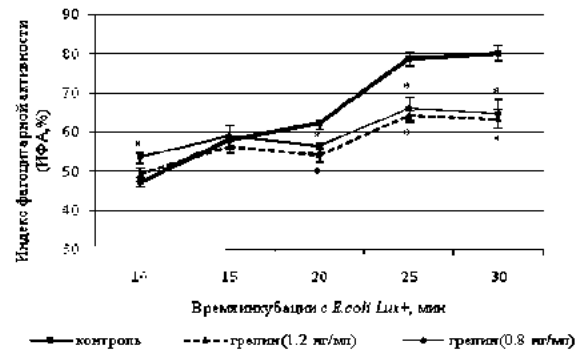


Рис. 1. Влияние грелина на фагоцитарную активность нейтрофилов.

Здесь и далее \* – достоверные отличия при  $p < 0.05$  по парному  $t$  – критерию Стьюдента

При оценке регулирующего действия грелина на окислительную активность нейтрофилов установлено, что гормон снижает интенсивность спонтанной ЛЗХЛ в концентрации  $1.2 \text{ нг/мл}$  (рис. 2).

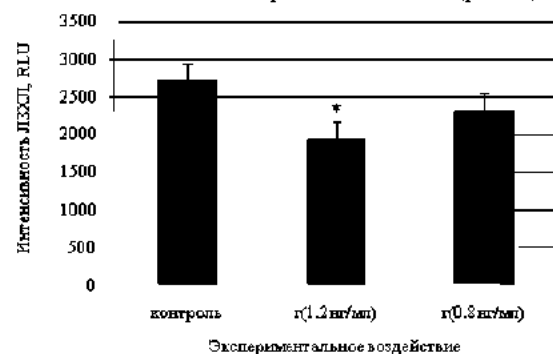


Рис. 2. Влияние грелина на спонтанную ЛЗХЛ нейтрофилов:  
г – грелин

Стимулированную зимозаном ЛЗХЛ грелин достоверно угнетает в концентрации, характерной для I – II триместра беременности в течение первых 20 мин. исследования, а в концентрации, соответствующей III триместру беременности, на всем протяжении (45 мин.) эксперимента (рис. 3).

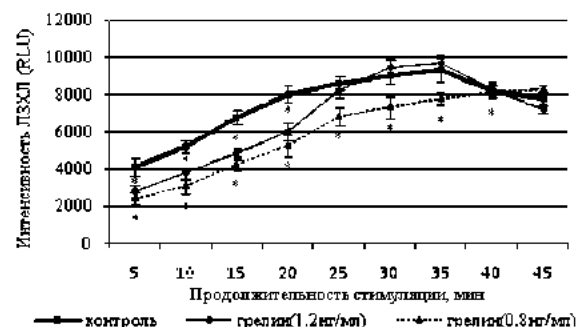


Рис. 3. Влияние грелина на стимулированную зимозаном ЛЗХЛ нейтрофилов

### Заключение

Таким образом, представленные данные свидетельствуют об эффективном регуляторном влиянии грелина на функции нейтрофилов периферической крови. В целом, грелин при беременности угнетает поглотительную и окислительную активность нейтрофилов в отношении бактериальных объектов. В аспекте беременности можно полагать, что грелин оказывает фетопротективное влияние, предотвращая как спонтанную, так и зимозан-индуцированную активацию нейтрофилов.

### Библиографический список

- Грелин, лептин и соматотропный гормон при физиологически протекающей беременности / А. Румашевский, А. Шестопапов, Е. Александрова и др. // Главный врач. 2011. № 3(26). С. 42–43.
- Пат. № 2292553 Российская Федерация. Способ определения фагоцитарной активности нейтрофилов периферической крови человека по степени гашения биolumинесценции / Ширшев С.В., Куклина Е.М., Заморина С.А. и др.; заявл. 10.06.2005; опубл. 27.01.2007. 3 с.
- Ширшев С.В. Иммунология материнско-фетальных взаимодействий. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 582 с.
- Шмагель К.В., Черешнев В.А. Клетки врожденного иммунитета: учеб. пособие. Пермь, 2011. С. 242.
- Dahlgren C., Stendahl O. Myeloperoxidase modulates the phagocytic activity of polymorphonuclear neutrophil leukocytes. Studies with cells from a myeloperoxidase deficient patient // *J. Clin. Invest.* 1984, Vol. 73, P. 366–373.
- Delporte C. Structure and Physiological Actions of Ghrelin // *Scientifica (Cairo)*. 2013, Vol. 2013, P. 25.
- Fuglsang J., Espelund U., Frystyk J. Ghrelin and its relationship to growth hormones during normal pregnancy // *Clin. Endocrinol.* 2005, Vol. 62, P. 554–559.
- Ghrelin is a growth-hormone-releasing acylated peptide from stomach / M. Kojima, H. Hosoda, Y. Date et al. // *Nature*. 1999, Vol. 402, P. 656–660.
- Gonzalez-Rey E., Chorny A., Delgado M. Therapeutic action of ghrelin in a mouse model of colitis // *Gastroenterology*. 2006, Vol. 30, P. 1707–1720.
- Tena – Sempere M. Roles of ghrelin and leptin in the control of reproductive function // *Neuroendocrinology*. 2007, Vol. 86, P. 229–241.
- Rumashevskii A, Shestopalov A., Aleksandrova E. et al. [Ghrelin, leptin and growth hormone during physiological pregnancy]. *Glavnyi vrach*. 2011. N 3(26). pp. 42-43. (In Russ.)
- Shirshov S.V. *Immunologija materinsko-fetal'nykh vzaimodejstvij* [Immunology of maternal-fetal interactions: monogr.]. Ekaterinburg, 2009. 582 p. (In Russ.)
- Shirshov S.V., Kuklina E.M., Zamorina S.A. et al. [Patent № 2292553 Russian Federation. The method of determination of phagocytic activity of neutrophils of peripheral human blood according to the degree of quenching of bioluminescence]. 2005. P. 3. (In Russ.)
- Shmagel K.V., Chereshev V.A. *Kletki vrozhennogo immuniteta* [Cells of innate immunity]. Perm, 2011. 242 p. (In Russ.)
- Dahlgren C., Stendahl O. Myeloperoxidase modulates the phagocytic activity of polymorphonuclear neutrophil leukocytes. Studies with cells from a myeloperoxidase deficient patient. *J. Clin. Invest.* 1984, Vol. 73, pp. 366–373.
- Delporte C. Structure and Physiological Actions of Ghrelin. *Scientifica (Cairo)*. 2013, Vol. 2013, p. 25.
- Fuglsang J., Espelund U., Frystyk J. Ghrelin and its relationship to growth hormones during normal pregnancy. *Clin. Endocrinol.* 2005, Vol. 62, pp. 554–559.
- Gonzalez-Rey E., Chorny A., Delgado M. Therapeutic action of ghrelin in a mouse model of colitis. *Gastroenterology*. 2006, Vol. 30, pp. 1707–1720.
- Kojima M., Hosoda H., Date Y. et al. Ghrelin is a growth-hormone-releasing acylated peptide from stomach. *Nature*. 1999, Vol. 402, pp. 656–660.
- Tena – Sempere M. Roles of ghrelin and leptin in the control of reproductive function. *Neuroendocrinology*. 2007, Vol. 86, pp. 229–241.

Поступила в редакцию 30.11.2015

**Об авторах**

Ширшев Сергей Викторович, доктор медицинских наук, зав. лабораторией иммуорегуляции  
ФГБУН Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН  
614081, Пермь, ул. Голева, 13; (342)2808431  
профессор кафедры микробиологии и иммунологии  
ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»  
614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Орлова Екатерина Григорьевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории иммуорегуляции  
ФГБУН Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН  
614081, Пермь, ул. Голева, 13;  
orlova\_katy@mail.ru; (342)2808431

Сабанцева Юлия Павловна, студент биологического факультета  
ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»  
614990, Пермь, ул. Букирева, 15

**About the authors**

Shirshev Sergey Victorovich, doctor of medical science, head of laboratory immunoregulation  
Institute of Ecology and Genetics of Microorganism UB RAS. 13, Golev str., Perm, Russia, 614081; (342)2808431  
professor of the Department of microbiology and immunology  
Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990

Orlova Ecaterina Grigorievna, candidate of biology, senior research assistant of laboratory immunoregulation  
Institute of Ecology and Genetics of Microorganism UB RAS. 13, Golev str., Perm, Russia, 614081; orlova\_katy@mail.ru; (342)2808431

Sabantseva Yulia Pavlovna, student of the biology faculty  
Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990

## ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ СТАТЕЙ ДЛЯ ОПУБЛИКОВАНИЯ ИХ В ЖУРНАЛЕ «ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА. СЕРИЯ БИОЛОГИЯ»

Редакционная коллегия научного журнала «Вестник Пермского университета. Серия Биология» просит авторов руководствоваться следующими правилами при подготовке рукописи к печати.

### 1. Оформление рукописи

1.1. Статья должна быть представлена в электронном виде (на диске или по электронной почте) и обязательно в виде распечатанной на принтере копии формата А4. Электронная версия записывается в формате Microsoft Word (версии 6.0, 7.0, 97, 2003) или RTF. Размеры верхнего и нижнего полей – 2.6 см. правого и левого – 2.5 см. Расстояние до верхнего и нижнего колонтитулов – 1.25 см. Шрифт Times New Roman. Межстрочный интервал – одинарный. Абзацный отступ – 0.5 см. При оформлении статьи необходимо различать дефис (-) и тире (–). В качестве знака «минус» надо использовать тире, а в качестве разделителя в десятичных дробях – точку (а не запятую). В тексте статьи использовать кавычки «ёлочка». Переносы в словах делать только в тексте статьи, не допускаются переносы в названиях статьи, заголовках всех уровней и названиях таблиц. Страницы должны иметь сквозную нумерацию.

1.2. Статьи без списка процитированной литературы не рассматриваются. Список цитированной литературы должен включать, как правило, не менее 10–15 публикаций. Коэффициент самоцитирования не должен превышать 30%.

1.3. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы автором (авторами). При этом материал должен быть структурирован, изложен ясно и последовательно.

1.4. Рукопись статьи должна быть подписана авторами.

1.5. Объём рукописи статьи (включая таблицы, рисунки, подписи к рисункам, библиографический список) не должен быть более 15 с., для информационных публикаций и рецензий – 1–5 с., кратких

сообщений – 1–3 с. Суммарный объём таблиц и рисунков не должен превышать 1/3 объёма статьи.

1.6. Общий порядок расположения частей статьи и их оформление (смотри образец):

- УДК (размер шрифта 12, курсив).
- Инициалы, фамилия автора (авторов) (размер шрифта 12, полужирный).
- Места работы авторов (размер шрифта 10 пт).
- Название статьи (размер шрифта 16, полужирный, прописные).
- Аннотация (размер шрифта 10, объём не менее 200 слов; она должна включать краткую информацию о целях, объекте и методах исследования, краткие результаты и заключение).
- Словосочетание «Ключевые слова» (размер шрифта 10, полужирный курсив), сами ключевые слова (до 8 слов, прямым светлым шрифтом) должны отделяться друг от друга точкой с запятой.
- Инициалы, фамилии, места работы авторов, название статьи, её аннотация и ключевые слова на английском языке должны полностью соответствовать шрифтам и объёму на русском языке.
- Текст статьи. В статьях экспериментального характера должны быть выделены разделы: **Введение** (можно без заголовка), **Материалы (или Объект) и методы исследований, Результаты и их обсуждение, Выводы (или Заключение)**. Набор текста статьи производится в две колонки одинаковой ширины, расстояние между колонками – 0.5 см. Основной текст набирается шрифтом Times New Roman Cyr, размер – 10 пт. Латинские названия таксонов (до семейства включительно) должны быть набраны *курсивом* (кроме авторов таксонов). Литературные ссылки даются на фамилии авторов и располагаются в хронологическом порядке.
- Заголовки разделов набрать в левый край, размер шрифта 12, полужирн. строчные. Заголовки подразделов, если таковые есть, набираются в левый край (размер шрифта 10, жирн. курсив).
- Благодарности (размер шрифта 10).

- Библиографический список (размер шрифта 10). Литературные источники в списке приводятся по алфавиту: сначала на кириллице, затем на латинице.

- Пристатейный список литературы на латинице (References), помещается сразу за Библиографическим списком, либо вместе с другой англоязычной частью, размещаемой за статьей. Не допускается смешивать русскоязычную и англоязычную часть в одной ссылке, точно также как сокращать русскоязычный Библиографический список, перенося все англоязычные ссылки в References.

- Поступила в редакцию (дата ставится ответственным редактором выпуска, размер шрифта 10).

- Ф.И.О. автора или всех авторов (полностью, без сокращений), учёная степень, учёное звание и должность каждого автора, название учреждения, где выполнялась работа и его почтовый адрес, адрес электронной почты, телефон (размер шрифта 10) (на русском и английском языках).

**Оформление формул, рисунков и таблиц.** Формулы набираются в редакторе Microsoft Equation с выравниванием по центру и пробелами сверху и снизу по 6 пт (номер формулы, если формул несколько, выравнивается по правому краю колонки). Размеры и начертание всех элементов формул должны быть одинаковыми с их представлением в тексте (основной размер 10 пт, индексы 7 пт, например,  $A_i$ ). В тексте статьи и в математических уравнениях коэффициенты и аргументы функций набираются *наклонным* шрифтом, векторы – *наклонным жирным* шрифтом, цифры – обычным прямым шрифтом. Если уравнение не входит в одну строку, то его можно разбить на две или более строк. Химические символы и формулы набираются прямым шрифтом.

Таблицы и рисунки нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица и рисунок должны иметь свой заголовок. Заголовок таблицы обязателен и набирается полужирным строчным, размер шрифта 10 пт; текст таблицы набирается шрифтом размером 10 или 9 пт. Если в заголовке используются латинские названия таксонов, они набираются *курсивом*. Все столбцы должны иметь заголовки. Цифры в столбцах таблицы должны быть выровнены по точке десятичных дробей или по единице младшего разряда. Если таблица занимает по ширине две колонки, она должна быть расположена либо в начале, либо в конце страницы. Таблица может сопровождаться примечаниями.

Рисунки следует делать экономно, если они выполнены из отдельных элементов, то должны быть сгруппированы. Подписи к рисункам обязательны и набираются обычным прямым текстом размером шрифта 10 пт; обозначения и примечание к рисунку – размер шрифта 9 пт. Названия таксонов в подписях даются только по латыни,

подписях даются только по латыни, *курсивом*. Оригиналы рисунков должны представлять собой файлы форматов gif, jpg либо tif. Авторам следует учесть, что в журнале не предусмотрена цветная печать, поэтому рисунки, как правило, должны быть монохромными. За потерю качества при типографской печати цветных оригиналов редакция ответственности не несёт.

Следует избегать прямого импорта диаграмм в электронный оригинал статьи из редактора MS Excel и ему подобных путём копирования и вставки. Не допускается вставка со связью с оригиналом. Данные диаграммы должны быть доработаны автором в графическом редакторе.

При использовании для создания в тексте статьи схем и диаграмм встроенного графического редактора MS Word по окончании работы над изображением обязательно группируйте все его объекты в формате gif, jpg либо tif. Рамки вокруг изображений, в т. ч. диаграмм и легенд диаграмм, не допускаются. Рекомендуется обращать особое внимание на контрастность рисунков во избежание потерь информации при печати. В случае недостаточной контрастности исходных материалов она может быть повышена в графическом редакторе. Следует избегать большого числа цветов (полутонов) на изображении, а также выбора близких тонов заливки рядом расположенных элементов изображения.

Единственный в статье рисунок (*или* единственная таблица) должен иметь только заголовок и не обозначаться как рис. 1 (*или* табл. 1).

Если таблица не помещается на одну страницу, то на следующей странице – «Продолжение (*или* Окончание) табл. 1».

**Сокращения.** Разрешаются лишь общепринятые сокращения – названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т.п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение, при повторных упоминаниях даётся сокращённое название учреждений. *Пример:* Пермский государственный национальный исследовательский университет (ПГНИУ), повторно – ПГНИУ, в Гербарии ПГНИУ и т.д.

**Благодарности.** В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования научных исследований, если таковые имеются.

**Оформление списка литературы.** Убедительно просим при оформлении статей руководствоваться новыми правилами. Список литературы



должен быть оформлен строго в соответствии с ГОСТ Р 7.0.5-2008 «Библиографическая ссылка». Для связи библиографических ссылок с текстом статьи используют идентифицирующие сведения: фамилия автора (авторов) или название публикации, год издания, при необходимости страницу; отсылки в тексте заключают в квадратные скобки [Israeli, Shaffer, Lighthart, 1993, с. 142]. Названия периодических изданий не сокращаются. За правильность и полноту предоставления библиографических данных ответственность несёт автор.

**Оформление References.** Предлагается следующий порядок описания литературного источника:

- авторы (транслитерация);
- [перевод заглавия статьи на английский язык в квадратных скобках];
- название русскоязычного источника (транслитерация);
- [перевод названия источника на английский язык – парафраз (для журналов можно не делать)];
- выходные данные с обозначениями на английском языке;
- указание на язык статьи (In Russ.) после описания статьи.

Например:

Byzov A.L., Utina I.A. [The centrifugal effects on amacrine cells in the retina of frog]. *Neirofiziologiya*. 1971. № 3. p. 293-300 (In Russ.).

Это наиболее приемлемая схема, т.к. в ней даётся информация о содержании статьи и полные данные об источнике. Перевод заглавия приведён в квадратных скобках, имея в виду, что английское заглавие не является основным в этой статье.

Подробное руководство по оформлению References помещено на странице (<http://www.psu.ru/nauchnye-zhurnaly/metodicheskie-materialy/oforneniye-spiska-literaturny-v-latinitse-references>).

**Внимание!** Единственным критерием для публикации в журнале «Вестник Пермского университета. Серия Биология» является научный уровень работы, выявляемый при её рецензировании. Журнал не взимает плату за публикацию статей с аспирантов и соискателей учёных степеней.

## 2. Представление и редакционная подготовка рукописи

Рукопись может быть представлена лично, приложена на почтовый адрес редакции или по электронной почте ([vestnik\\_psu\\_bio@mail.ru](mailto:vestnik_psu_bio@mail.ru)). Рукопись регистрируется при получении ответственным секретарем журнала. К рукописи прикладываются:

1) выписка из протокола заседания кафедры (или другого научного подразделения вуза, иной научной организации) об апробации работы;

2) рекомендация доктора наук, чья научная специальность или перечень научных работ соответствует научному направлению статьи (если автор, или один из авторов – доктор наук, то соответствующая рекомендация не требуется);

3) статья аспиранта (без соавторов) должна иметь отзыв научного руководителя.

Вместе со статьей подается ее электронный вариант, названный по фамилии автора(ов), например, Иванов, Петров, Сидоров.doc. Для литературного и технического редактирования представляется печатный вариант статьи со всеми необходимыми элементами, с текстом, размещенным в одну колонку, отпечатанный 14 размером шрифта с межстрочным интервалом 1.5.

Рукопись должна быть тщательно выверена, отредактирована и подписана автором(ами).

После получения редакцией статьи, она направляется на рецензирование. При наличии замечаний к рукописи она отсылается автору (авторам) на доработку. Доработанный вариант статьи автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром не позднее чем через неделю после получения замечаний. В случае невозвращения рукописи автором в редакцию по истечении этого срока или необходимости более двух доработок, первоначальная дата её регистрации аннулируется. Датой поступления считается день получения окончательного варианта статьи.

Рукописи рассматриваются в порядке их поступления в течение 1–6 месяцев в зависимости от сложности ситуации и объема работы.

В редакционно-издательский отдел рукописи статей сдает ответственный редактор. После редакционной правки рукопись возвращается автору для согласования (срок – не более 7 дней). После исправления всех замечаний автор подписывает статью к печати.

Для правильного оформления статьи используйте электронную форму настоящих правил последнего выпуска, выложенного на сайте журнала.

## 3. Лицензионный договор

Авторами подписывается договор о согласии на использование статьи в открытой печати. Авторы гарантируют, что статья является оригинальным произведением, и они обладают исключительными авторскими правами на неё. Форма Лицензионного договора находится на сайте журнала (<http://www.psu.ru/nauchnye-zhurnaly/series-biology>).

*Редакционная коллегия*

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ СТАТЬИ

УДК 581.9

И. И. Иванов<sup>a</sup>, П. П. Петров<sup>b</sup>, С. С. Сидоров<sup>c</sup>

<sup>a</sup> Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

<sup>b</sup> Московский государственный университет, Москва, Россия

<sup>c</sup> Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, Пермь, Россия

## НАЗВАНИЕ СТАТЬИ

В аннотации (реферате) отражается основное содержание статьи. Аннотация должна содержать не менее 200 слов. Например: определён показатель жизнеспособности лиофилизированных культур *Rhodococcus* ssp. после длительного хранения, достаточный для восстановления клеточной популяции. Консервацию алканотрофных родококков рекомендовано производить в условиях предварительного их культивирования на питательных средах. Ключевых слов или словосочетаний должно быть не более 8; они должны отделяться друг от друга точкой с запятой.

**Ключевые слова:** оформление; статья; правила.

I. I. Ivanov<sup>a</sup>, P. P. Petrov<sup>b</sup>, S. S. Sidorov<sup>c</sup>

<sup>a</sup> Perm State University, Perm, Russian Federation

<sup>b</sup> Moscow State University, Moscow, Russian Federation

<sup>c</sup> Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the Ural Branch RAS, Perm, Russian Federation

## THE TITLE OF THE ARTICLE

Viability level necessary to recover cell populations upon long-term storage was measured. It is recommended to preserve alkanotrophic rhodococci pre-cultivated on nutrient hydrocarbon-containing media. The duration of rhodococci storage could be increased using protectants. The most effective lyoprotectants are shown to be a sucrose-gelatine agar or gelatine agar supplemented with *Rhodococcus*-biosurfactants.

**Key words:** actinobacteria; *Rhodococcus*; biosurfactants.

### Введение

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст [Автор. Автор, Автор, 2012; Автор, 2014].

Текст. Текст. Текст [Автор. Автор. Автор, 1992; Автор, 2001]. Текст. Текст.

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

### Материал и методы исследования

#### Материал

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

#### Методы исследования

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст [Автор, Автор, Автор, 1999, Author, 2012].

Текст. Текст. Текст [Author, Author, 1992; Автор, 2000]. Текст. Текст.

### Результаты и их обсуждение

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст (рис. 1). Текст. Текст. Текст.

Текст. Текст. Текст (рис. 2, табл. 1). Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст (формула 1).

$$a = \operatorname{th} x + \int_a^b f(x) dx + \operatorname{ch} x - 25 \sum_{i=1}^N k_i A_i. \quad (1)$$

где текст, текст, текст.

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

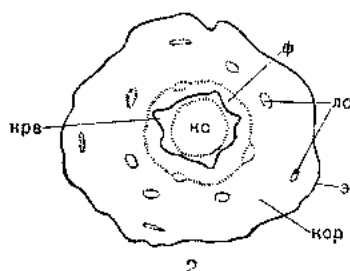


Рис. 1. Название рисунка:

кор – название, крв – название, кв – название, лс – название, ф – название, э – название

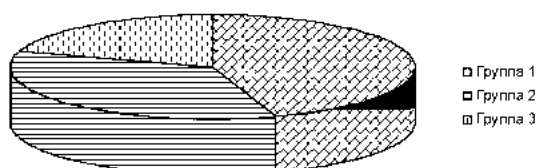


Рис. 2. Название рисунка:

1 – Группа 1 – название, 2 – Группа 2 – название, 3 – Группа 3 – название

Таблица 1

**Пример оформления таблицы и заголовка к ней для объекта X**

Область оценки	Дисперсия сигнала (D)	$v$ (МГц)	Среднее
А	79	8.91*	5.6
Б	170	13.0	208.0
В	165	12.8	124.05

\*Текст примечания.

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

**Об авторах**

Иванов Иван Иванович, доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой гистологии ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614099, Пермь, ул. Букирева, 15; ivanovii@mail.ru; (342)2396233

Петров Петр Петрович, кандидат биологических наук, доцент кафедры органической химии ФГБОУВО «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова» 119991, Москва, Ленинские горы, 123; PPetrov@yandex.ru

Сидоров Семен Семенович, инженер лаборатории адаптации микроорганизмов ФГБУН Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН 614081, Пермь, ул. Голева, 13; Sid709@iegm.ru

**Выводы**

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

**Благодарности.** Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

**Библиографический список**

- Автор И.О. Заголовок // Источник. Год публикации. Том, номер. Страницы.  
 Автор И.О., Автор И.О. Заголовок // Источник. Год публикации. Том, номер. Страницы.  
 Автор И.О. Заголовок // Источник. Место публикации, год публикации. Страницы.  
 Author N., Author N. Title // Place of publication. Year Published. Volume Number. Issue Number. Page Numbers.  
 Author N. Title // Place of publication, Year Published. Page Numbers.  
 Title // Place of publication, Year Published. Page Numbers.

**References**

- Last Name, First Name. *Title of Book*. Publisher City: Publisher Name, Year Published. Page Numbers.  
 Last Name, First Name. [Title]. *Journal Name* Volume Number. Issue Number (Year Published): Page Numbers. (In Russ.)  
 Last Name, First Name. [Title]. *Journal Name* Volume Number. Issue Number (Year Published): Page Numbers.  
 Last Name, First Name. *Title of Book*. Publisher City: Publisher Name, Year Published. Page Numbers. (In Russ.)

Поступила в редакцию 00.00.201\_ **About the authors**

Ivanov Ivan Ivanovich, doctor of biology, professor, head of the Department of histology Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; ivanovii@mail.ru; (342)2396233

Petrov Petr Petrovich, candidate of biology, associate professor of the Department of organic chemistry Lomonosov Moscow State University. 123, Leninskije gory str., Moscow, Russia, 119991; PPetrov@yandex.ru

Sidorov Semyon Semyonovich, engineer of the laboratory of microbial adaptation Institute of Ecology and Genetics of Microorganism UB RAS. 13, Golev str., Perm, Russia, 614081; Sid709@iegm.ru

*Вестник Пермского университета*  
**БИОЛОГИЯ**  
**2015. Выпуск 4**

*Bulletin of Perm University*  
**BIOLOGY**  
**2015. Issue 4**

---

*Научное издание*

Редактор *Л. Л. Савенкова*

Корректор *Л. Л. Соболева*

Компьютерная верстка *С. А. Овеснова*

Подписано в печать 18.12.2015. Выход в свет 25.12.2015. Формат 60×84<sup>1</sup>/<sub>8</sub>.  
Усл. печ. л. 11,51. Тираж 500 экз. Заказ 218/2015.

Издательский центр Пермского государственного национального исследовательского  
университета  
614990. Пермь, ул. Букирева, 15

Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии издательства «Книжный формат»  
614000, г. Пермь, ул. Пушкина, 80

Подписной индекс журнала в каталоге ОАО «Пресса России. Том 1. Газеты и журналы» 41000

Цена свободная.



Фото: Полудницын Анатолий