

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2022

№ 57

Зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере
массовых коммуникаций, связи и охраны культурного наследия
(свидетельство о регистрации ПИ № ФС 77-29499 от 27 сентября 2007 г.)

Подписной индекс в объединённом каталоге «Пресса России» 44024

Журнал включен в «Перечень рецензируемых научных изданий, в которых
должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций
на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой
степени доктора наук» Высшей аттестационной комиссии

Учредитель – Томский государственный университет

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» публикует результаты завершённых оригинальных исследований (теоретические и экспериментальные статьи) в различных областях современной биологии, ранее нигде не публиковавшиеся и не представленные к публикации в другом издании; публикуются описания принципиально новых методов исследования, обзорные статьи по отдельным проблемам. Основные требования к представляемым рукописям: новизна и обоснованность фактического материала, ясность, сжатость изложения, воспроизводимость экспериментальных данных. Решение о публикации принимается редколлегией после рецензирования, учитывая соответствие материала тематике журнала, актуальность проблемы, научную и практическую новизну и значимость, профессионализм выполнения работы. Принимаются статьи на русском и английском языках. Средний срок публикации 3–6 месяцев. Журнал выходит ежеквартально. Публикации осуществляются на некоммерческой основе. Все опубликованные материалы находятся в свободном доступе.

Индексируется: SCOPUS; Web of Science (Biological Abstracts, BIOSIS Previews, Emerging Sources Citation Index, Zoological Record, RSCI); Google Scholar; eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA. Внесён в Ulrich's Periodicals Directory.

Адрес издателя и редакции: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, Национальный исследовательский Томский государственный университет, Биологический институт; сайт: <http://journals.tsu.ru/biology/>

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Кулижский С.П. – гл. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)

E-mail: kulizhskiy@yandex.ru

Покровский О.С. – зам. гл. редактора (Национальный центр научных исследований, Тулуза, Франция)

Баранова О.Г. – отв. редактор (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия)

Бобровский М.В. – отв. редактор (Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пушкино, Россия)

Громохов Т.П. – отв. редактор (Московский политехнический университет, Москва, Россия)

Денисов Е.В. – отв. редактор (НИИ онкологии Томского НИМЦ РАН, Томск, Россия)

Зверев А.А. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)

Иванов Ю.В. – отв. редактор (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия)

Лойко С.В. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)

Тарасов В.В. – отв. редактор (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия)

Шефтель Б.И. – отв. редактор (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия)

Акимова Е.Е. – отв. секретарь (Томский государственный университет, Томск, Россия)

E-mail: biotsu@rambler.ru, biotsu@gmail.ru

Волокитина А.В. (Институт леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН, Красноярск); **Воробьев Д.С.** (Томский государственный университет, Томск); **Дюкарев А.Г.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Кривец С.А.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Минеева Н.М.** (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН, пос. Борок); **Штерншис М.В.** (Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений, Краснодар).

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Александровский А.Л. (Институт географии РАН, Москва, Россия); **Ананьева Н.Б.** (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия); **Афтанас Л.И.** (НИИ физиологии и экспериментальной медицины СО РАМН, Новосибирск, Россия); **Васильев В.П.** (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия); **Васильева Е.Д.** (Зоомузей МГУ, Москва, Россия); **Дюбуа А.** (Национальный музей естественной истории, Париж, Франция); **Зеллер Б.** (Национальный институт агрономических исследований, Нанси, Франция); **Зинченко Т.Д.** (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия); **Кингма Г.** (Маастрихтский университет, Маастрихт, Нидерланды); **Крюков В.Ю.** (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия); **Кузнецов В.В.** (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия); **Лодыгин Е.Д.** (Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Коми научный центр УрО РАН, Сыктывкар, Россия); **Лупашин В.В.** (Университет Арканзаса медицинских наук, Арканзас, США); **Максимов Т.Х.** (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия); **Носов А.М.** (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия); **Одеников Д.Н.** (Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ, Россия); **Пердигес А.** (Национальный Музей естественных наук, Мадрид, Испания); **Смирнова О.В.** (Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия); **Соколова Ю.Я.** (Университет Луизианы, Батон Руж, Луизиана, США); **Степанов В.А.** (НИИ медицинской генетики Томского НЦ СО РАМН, Томск, Россия); **Шарахов И.В.** (Политехнический университет Вирджинии, Вирджиния, США).

Издательство: Издательство Томского государственного университета. Редактор К.Г. Шилько; редактор-переводчик М.Б. Кузьменко; оригинал-макет А.И. Лелююр; дизайн обложки Л.Д. Кривцова

Подписано в печать 29.03.2022 г. Формат 70×108¹/₁₆. Усл. печ. л. 10,8. Тираж 50 экз. Заказ № 4997. Цена свободная.

Дата выхода в свет 20.05.2022 г.

Журнал отпечатан на полиграфическом оборудовании Издательства ТГУ. 634050, Ленина, 36, Томск, Россия. Тел. 8+(382-2)-52-98-49. Сайт: <http://publish.tsu.ru>. E-mail: rio.tsu@mail.ru

**About *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya* =
Tomsk State University Journal of Biology**

Founder – Tomsk State University

Tomsk State University Journal of Biology is a quarterly international and peer-reviewed scientific journal publishing the results of the completed experimental research, reviews and novel methods of research in Agricultural & Biological Sciences on the basis of its originality, importance, scientific character, validity, precision and clarity. The Journal is intended for a broad range of scientists and experts in biology, agriculture and ecology.

The editorial board of the *Tomsk State University Journal of Biology* commits to the internationally accepted principles of publication ethics expressed.

International standard serial edition number: EISSN 2311-2077, ISSN 1998-8591

Language: Russian, English

Publications are on non-commercial basis (FREE)

Open access

Publication timeframe: 3-6 months

All manuscripts are to be reviewed: double blind peer review (2-10-weeks)

Abstracting and Indexing: SCOPUS; Web of Science (Biological Abstracts, BIOSIS Previews, Emerging Sources Citation Index, Zoological Record, RSCI); Google Scholar; eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Ulrich's Periodicals Directory

Contact the Journal

Tomsk State University, Institute of Biology, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation

<http://journals.tsu.ru/biology/en/>

Editor-in-Chief - Sergey P Kulizhskiy, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Tomsk State University (Tomsk, Russia), kulizhskiy@yandex.ru

Co Editor-in-Chief - Oleg S Pokrovsky, National Centre for Scientific Research (Toulouse, France).

EDITORIAL COUNCIL

Akimova EE - Associate Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

biojournaltsu@gmail.com, biotsu@mail.ru

Baranova OG - Editor, Komarov Botanical Institute, RAS, St. Petersburg, Russia

Bobrovsky MV - Editor, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, RAS, Pyshchino, Russia

Gromovyykh TI - Editor, Moscow Polytechnic University, Moscow, Russia

Denisov EV - Editor, Cancer Research Institute of Tomsk NPMC, Tomsk, Russia

Zverev AA - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Ivanov YuV - Editor, Timiryazev Institute of Plant Physiology, RAS, Moscow, Russia

Loyko SV - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Tarasov VV - Editor, Institute of Plant and Animal Ecology, RAS, Yekaterinburg, Russia

Sheftel BI - Editor, AN Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, Russia

Volokitina AV (Sukachev Institute of Forest, SB RAS, Krasnoyarsk, Russia); **Vorobiev DS** (Tomsk State University, Tomsk, Russia); **Dukarev AG** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia); **Krivets SA** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia); **Mineeva NM** (Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS, Borok, Russia); **Shternshis MV** (All-Russian Research Institute of Biological Plant Protection, Krasnodar, Russia).

EDITORIAL BOARD [In Russian Alphabetical order]

Alexandroviskiy AL, Institute of Geography RAS (Moscow, Russia); **Ananjeva NB**, Zoological Institute RAS (St. Petersburg, Russia); **Aftanas LI**, State Research Institute of Physiology SB RAMS (Novosibirsk, Russia); **Vasil'ev VP**, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS (Moscow, Russia); **Vasil'eva ED**, Zoological Museum, MV Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia); **Dubois A**, French National Museum of Natural History (Paris, France); **Zeller B**, French National Institute for Agricultural Research (Nancy, France); **Zinchenko TD**, Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS (Togliatti, Russia); **Kingma H**, Maastricht University (Maastricht, Netherlands); **Kryukov VY**, Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS (Novosibirsk, Russia); **Kuznetsov VIV**, Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS (Moscow, Russia); **Lodygin ED**, Institute of Biology of Komi Scientific Centre UB RAS (Syktyvkar, Russia); **Lupashin VV**, University of Arkansas for Medical Sciences (Arkansas, USA); **Maximov TC**, Institute for Biological Problems of the Cryolithozone SB RAS (Yakutsk, Russia); **Nosov AM**, MV Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia); **Olennikov DN**, Institute of General and Experimental Biology SB RAS (Ulan-Ude, Russia); **Perdices A**, National Museum of Natural Sciences (Madrid, Spain); **Smirnova OV**, Center of Ecology and Productivity of Forests RAS (Moscow, Russia); **Sokolova YY**, Louisiana State University (Baton Rouge, Louisiana, USA); **Stepanov VA**, Research Institute of Medical Genetics SB RAMS (Tomsk, Russia); **Sharakhov IV**, Virginia Polytechnic Institute and State University (Blacksburg, Virginia, USA)

PUBLISHER: TSU Press (Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation). Editor KG Shilko; Translator/Editor MB Kuzmenko; camera-ready copy AI Leloyur; cover design LD Krivtsova.

Passed for printing 29.03.2022. Format 70×108¹/₁₆. Conventional printed sheets 10.8. Circulation is 50 copies. Orders No 4997. Open price. Date of publication 20.05.2022.

36 Lenin Ave, Tomsk 634050, Russian Federation. Tel. +7 (382-2)-52-98-49. <http://publish.tsu.ru>.

E-mail: rio.tsu@mail.ru

СОДЕРЖАНИЕ

БОТАНИКА

Журамуродов И.Ж., Бялт В.В., Мирзалиева Д.У., Тожибаев К.Ш. Типовые образцы названий таксонов рода <i>Hedysarum</i> L. (Fabaceae) из Средней Азии, хранящиеся в Национальном Гербарии Узбекистана (TASH)	6
Седаева М.И., Экарт А.К., Степанов Н.В., Кривобоков Л.В., Кравченко А.Н. Характеристика изолированных популяций <i>Tilia nasczokinii</i> Stepanov (Tiliaceae) в окрестностях Красноярска	28

ЗООЛОГИЯ

Гашков С.И., Бастрикова А.Е., Москвитина Н.С. Структура песенных репертуаров томской популяции мухоловки-пеструшки (<i>Ficedula hypoleuca</i>) и их возрастная изменчивость	46
Куранов Б.Д., Нехорошев О.Г., Килин С.В. Гнездовая биология обыкновенной горихвостки <i>Phoenicunis phoenicurus</i> (L., 1758) на юго-востоке Западной Сибири	67
Первушина Е.М. Население и особенности размещения рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) г. Екатеринбург	89

КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

Казакова А.Д., Ракина М.А., Ларионова И.В. Фенотипическое разнообразие макрофагов при раке яичников	109
--	-----

ЭКОЛОГИЯ

Сергеева С.Г., Бугаев Л.А., Войкина А.В., Цыбульская М.А. Физиолого-биохимические адаптационные показатели азовской тарани <i>Rutilus rutilus</i> (L.) на разных этапах жизненного цикла	131
---	-----

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Тупицына Н.Н., Хозяинова Н.В. Находка <i>Polygonum arenarium</i> Waldst et Kit. в Западной Сибири	158
--	-----

CONTENTS

BOTANY

- Juramuradov IJ, Byalt VV, Mirzalieva DU, Tojibaev KSh.** Type specimens of names of taxa of genus *Hedysarum* L. (Fabaceae) from Central Asia kept in the National Herbarium of Uzbekistan (TASH) 6
- Sedaeva MI, Ekart AK, Stepanov NV, Krivobokov LV, Kravchenko AN.** Characteristics of isolated *Tilia nasczokinii* Stepanov (Tiliaceae) populations near Krasnoyarsk 28

ZOOLOGY

- Gashkov SI, Bastrikova AE, Moskvitina NS.** The structure of song repertoires of the Tomsk population of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) and their age-related variability 46
- Kuranov BD, Nekhoroshev OG, Kilin SV.** Breeding biology of the common redstart *Phoenicurus phoenicurus* (L., 1758) in the south-east of Western Siberia 67
- Pervushina EM.** Community and spatial distribution of bats (Chiroptera, Vespertilionidae) in the industrial city Yekaterinburg 89

CELL BIOLOGY & GENETICS

- Kazakova AD, Rakina MA, Larionova IV.** Phenotypic diversity of macrophages in ovarian cancer 109

ECOLOGY

- Sergeeva SG, Bugaev LA, Voykina AV, Tsybul'skaya MA.** Physiological and biochemical adaptation indicators of the Azov sea roach *Rutilus rutilus* (L.) at various stages of its life cycle 131

BRIEF COMMUNICATIONS

- Tupitsyna NN, Khozyainova NV.** Finding *Polygonum arenarium* Waldst et Kit. in the West Siberia 158

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 582.736

doi: 10.17223/19988591/57/1

Типовые образцы названий таксонов рода *Hedysarum* L. (Fabaceae) из Средней Азии, хранящиеся в Национальном Гербарии Узбекистана (TASH)

Ином Жалилович Журамуродов¹, Вячеслав Вячеславович Бялт²,
Дилафруз Усмоналиевна Мирзалиева³, Комилжон Шаробитдинович Тожибаев⁴

^{1, 3, 4} Институт ботаники АН Республики Узбекистан, Ташкент, Узбекистан

² Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

¹ ijuramurodov@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4972-8919>

² byalt66@mail.ru; VByalt@binran.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2529-4389>

³ dil-lafruz@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1785-2851>

⁴ ktojibaev@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2846-5777>

Аннотация. Приведен аннотированный список типовых образцов названий 27 видов рода *Hedysarum* L. из Средней Азии, хранящихся в Национальном Гербарии Узбекистана (TASH). Для каждого образца указаны категория типа, цитата оригинальной этикетки и протолога. В результате ревизии более 1 000 типовых образцов основной коллекции TASH выявлен 71 типовой образец рода *Hedysarum*, из них 11 голотипов, 20 изотипов, 20 паратипов, 5 лектотипов, 11 изолектотипов и 4 автентика. Выбраны лектотипы для 5 названий копеечников – *Hedysarum drobovii* Korotkova, *H. hemithamnoides* Korotkova, *H. jaxarticum* Popov, *H. magnificum* Kudr. и *H. baldshuanicum* Fedtsch.

Ключевые слова: *Hedysarum*, Fabaceae, систематика и номенклатура растений, типификация, типовые образцы, TASH, Средняя Азия

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного гранта «Таксономическая ревизия полиморфных семейств флоры Узбекистана» (ФЗ-20200929321) и государственной программы «Сеточное картирование флоры Узбекистана» на 2021–2025 гг. Института ботаники АН РУз, частично в рамках выполнения государственного задания согласно тематическому плану Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по теме «Гербарные фонды БИН РАН (история, сохранение, изучение и пополнение)» (№ АААА-А18-118022090078-2).

Благодарности: авторы выражают благодарность куратору коллекций апомиктических цветковых растений канд. биол. наук А.Н. Сенникову (Ботанический музей Хельсинкского университета, г. Хельсинки, Финляндия) за критические замечания, полезные комментарии и предложения по тексту статьи. Мы также признательны заведующему лабораторией флоры, д-ру биол. наук Г.А. Лазькову (Институт биологии НАН Кыргызстана, Бишкек, Кыргызстан) за предоставленную фотографию голотипа *Hedysarum cumuschtanicum* из фонда FRU, а также м.н.с. М. Шелудяковой и м.н.с. И. Татанову (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН) за отсканированное изображение голотипа *Hedysarum alaicum* из фонда LE.

Для цитирования: Журамуродов И.Ж., Бялт В.В., Мирзалиева Д.У., Тожибаев К.Ш. Типовые образцы названий таксонов рода *Hedysarum* L. (Fabaceae) из Средней Азии, хранящиеся в Национальном Гербарии Узбекистана (TASH) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 57. С. 6–27. doi: 10.17223/19988591/57/1

**Type specimens of names of taxa of genus *Hedysarum* L. (Fabaceae)
from Central Asia kept in the National Herbarium of Uzbekistan (TASH)**

**Inom J. Juramurodov¹, Vyacheslav V. Byalt²,
Dilafuz U. Mirzalieva³, Komiljon Sh. Tojibaev⁴**

^{1, 3, 4} *Institute of Botany, Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan,
Tashkent, Uzbekistan*

² *Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences,
St. Petersburg, Russian Federation*

¹ *ijuramurodov@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4972-8919>*

² *byalt66@mail.ru; VByalt@binran.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2529-4389>*

³ *dil-lafruz@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1785-2851>*

⁴ *ktojibaev@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2846-5777>*

Summary. The main aim of this research is to fill in the missing taxonomic information on *Hedysarum* L. for the new edition of "Flora of Uzbekistan". Currently, one of the main scientific areas of botanical research in Uzbekistan is a fundamental project to prepare a new edition of the Flora of Uzbekistan. More than 50 years after the first edition of the national flora, new volumes of the second edition of the "Flora of Uzbekistan" were published, which continues the best traditions of the classical floras of Central Asia. The previous edition of the "Flora of Uzbekistan" was the first detailed summary of the vascular plant species of the Republic, which in many respects surpassed similar "Flora" of neighboring countries. This fundamental work, once awarded the prestigious scientific prize named after Abu Raykhan Beruni, included information on 4148 plant species of the flora of Uzbekistan (of which 3663 are native and 485 are introduced). Since 2016, the first three volumes of the new flora have been published, which marks the beginning of a new stage in the study of the plant diversity of Uzbekistan.

A large international team, including a number of Russian botanists, is involved in the implementation of the fundamental project "Flora of Uzbekistan". At the moment, the revision of some polymorphic families, such as Fabaceae, Apiaceae, Caryophyllaceae, Brassicaceae, is ongoing, modern abstracts of these families with additions have been compiled, critical processing of a number of genera has been performed, as well as maps of the distribution of individual groups have been compiled on the basis of GIS. Particular attention is paid to the selection of type samples and typification.

In the family Fabaceae, along with the polymorphic genera *Astragalus* L. and *Oxytropis* DC., critical processing of species of the genus *Hedysarum* L. is carried out. In the first edition of the Flora of Uzbekistan, E.E. Korotkova listed 19 species of this genus. Subsequent field studies and study of the National Herbarium of Uzbekistan (TASH) collection made it possible to identify 4 species new to Uzbekistan. In 2021, one new species was described. The main collection of TASH contains more than 1080 specimens of the genus *Hedysarum* belonging to 51 Central Asian species. Their first herbarium samples were collected by Karelin and Kirilov in 1841. And also, most of the herbariums of the genus were collected by M.G. Popov, V.P. Drobov, A.Ya. Butkov, E.P. Korovin, E.E. Korotkova, V.V. Lepeshkin, M.P. Tishchenko, N.P. Gomolitsky, M.M. Arifkhanova, M.M. Nabiev and others from 1915 to 1965.

The paper contains an annotated list of type specimens of the genus *Hedysarum* from the Fabaceae family from Central Asia kept in TASH. For each taxon, the following is given: Latin name with reference to the publication of its original description; category of the type specimen(s); citation of label; citation from protologue; required notes

(if any). Additional information and corrections made to the text of the label are given in square brackets. When typifying the names, the recommendations of the International Code of Botanical Nomenclature (ICBN), section “typification of taxa” were taken into account. Information about the types of both names accepted in the “Conspectus Florae Asiae Mediae” and online resources (<http://www.worldfloraonline.org>, <https://powo.science.kew.org>), and the names mentioned as synonyms are given. The spelling of the names and abbreviations of the surnames of the authors of the taxa are corrected according to the “IPNI. International Plant Name Index” (<http://www.ipni.org>). The names and authors indicated on the labels of herbarium specimens are quoted verbatim. Species are listed in alphabetical order. The names we have adopted in the list are in bold italics, while synonyms are in plain italics.

During the revision of the genus *Hedysarum*, 71 type specimens of 27 taxa were identified from the TASH collection. The type specimens are represented by 11 holotypes, 20 isotypes, 20 paratypes, 5 lectotypes, 11 isolectotypes, and 4 specimina autentica. Lectotypes of 5 names: *Hedysarum drobovii* Korotkova (See Fig. 2), *H. hemithamnoides* Korotkova (See Fig. 3), *H. magnificum* Kudr. (See Fig. 4) and *H. baldshuanicum* Fedtsch. are designated in the Herbarium TASH. In addition, holotypes stored in FRU (Institute for Biology of National Academy of Sci., Bishkek, Kyrgyzstan) for *H. cumushtanicum* (See Fig. 1) were given, because these holotype specimens were not presented in their initial description.

The results of the research were applied in the preparation of a new volume of the Flora of Uzbekistan, dedicated to Fabaceae family.

The paper contains 4 Figures and 55 References.

Keywords: *Hedysarum*, Fabaceae, systematics and nomenclature of plants, typification, type specimens, TASH, Middle Asia

Funding: The present study has been performed within the framework of the state research project “Taxonomic revision of polymorphic plant families of the flora of Uzbekistan” (FZ-20200929321) and the State Programs for 2021-2025 years “Grid mapping of the flora of Uzbekistan” of the Institute of Botany of the Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan, and partly within the framework of the institutional research project (№ AAAA-A18-118022090078-2) of Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences.

Acknowledgments: The authors are grateful to the curator of the collections of apomictic vascular plants of the Botanical Museum of the University of Helsinki, PhD Alexander N. Sennikov, for revising the manuscript, as well as for useful comments and suggestions. We also thank the head of the Flora Laboratory of the Institute of Biology of the National Academy of Sciences of Kyrgyzstan, Dr. Georgy Lazkov, for providing the picture of the holotype of *Hedysarum cumushtanicum*. As well, we are thankful to the Russian Academy of Sciences, junior researchers Maria Sheludyakova and Ivan Tatanov (V.L. Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences) for providing the scanned image of the holotype of *Hedysarum alaicum* from the collection LE.

For citation: Juramuradov IJ, Byalt VV, Mirzalieva DU, Tojibaev KSh. Type specimens of names of taxa of genus *Hedysarum* L. (Fabaceae) from Central Asia kept in the National Herbarium of Uzbekistan (TASH). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;57:6-27. doi: 10.17223/19988591/57/1

Введение

В настоящее время одним из приоритетных направлений ботанических исследований в Узбекистане выступает научный проект по подготовке но-

вого издания «Флора Узбекистана» [1]. Предыдущее издание национальной «Флоры» [2] – фундаментальный труд, удостоенный престижной научной премии имени Абу Райхана Беруни. Это первая детальная сводка видов сосудистых растений Республики включает сведения по 4 148 видам растений (из них 3 663 – нативные, 485 – интродуценты). Начиная с 2016 г., более 50 лет спустя, вышли в свет первые три тома новой «Флоры» [3], ознаменовав начало нового этапа в изучении растительного разнообразия Узбекистана.

В реализации фундаментального проекта «Флора Узбекистана» участвует большая международная команда, в составе которой целый ряд российских ботаников. В данный момент продолжается ревизия некоторых полиморфных семейств, таких как Fabaceae, Ariaceae, Caryophyllaceae, Brassicaceae, составлены современные конспекты этих семейств с дополнениями [4, 5], выполнена критическая обработка ряда родов [6, 7], на основе ГИС составлены карты распространения отдельных групп [3]. Особое внимание уделяется выделению типовых образцов и проведению типификации [9, 10].

В семействе Fabaceae, наряду с полиморфными родами *Astragalus* L. и *Oxytropis* DC., осуществляется критическая обработка видов рода *Hedysarum* L. В первом издании «Флоры Узбекистана» Е.Е. Короткова перечисляет 19 видов данного рода [2]. Последующие полевые исследования и изучение коллекции TASH позволили выявить 4 новых для Узбекистана вида [5, 11]. В 2021 г. описан новый вид для науки [12]. Настоящая статья посвящена типификации названий видов рода *Hedysarum*, хранящихся в Национальном Гербарии Узбекистана (TASH). Установлено, что в основной коллекции TASH имеется более 1 080 экземпляров рода *Hedysarum*, относящихся к 51 среднеазиатскому виду. Наиболее старый из этих образцов собран Г.С. Карелиным и И.П. Кириловым в 1841 г. Значительная часть гербарных экземпляров *Hedysarum* собрана в период с 1915 по 1965 г. М.Г. Поповым, В.П. Дробовым, А.Я. Бутковым, Е.П. Коровиным, Е.Е. Коротковой, В.В. Лепешкиным, М.П. Тищенко, Н.П. Гомолицким, М.М. Арифхановой, М.М. Набиевым и другими ведущими ботаниками того периода. При ревизии рода *Hedysarum* из основной коллекции выделен 71 типовой образец 27 таксонов. Типовые образцы представлены 11 голотипами, 20 изотипами, 20 паратипами, 5 лектотипами, 11 изолектотипами и 4 автентиками.

Цель данного исследования – выделение типовых образцов названий видов рода *Hedysarum* Средней Азии, хранящихся в TASH, и проведение типификации для восполнения недостающих таксономических и номенклатурных данных по роду *Hedysarum*, а также составление аннотированного списка. Результаты данного исследования – составная часть проекта «Флора Узбекистана» [1].

Материалы и методики исследования

Материал для исследования – гербарные образцы видов рода *Hedysarum*, хранящиеся в TASH. Выполнена оцифровка типовой коллек-

ции с использованием сканирующего устройства Epson Expression 11000XL (Epson Seiko Corporation, Nagano, Japan). Все типовые образцы снабжены штрих-кодами и внесены в базу данных в формате MS Excel. Для каждого таксона приведены: латинское название со ссылкой на публикацию его первоописания; категория типового образца (образцов); цитата этикетки; цитата из протолога; необходимые примечания (если есть). Дополнительные сведения и исправления, внесённые в текст этикетки, приведены в квадратных скобках. При типификации названий учтены рекомендации Международного кодекса номенклатуры водорослей, грибов и растений «International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Shenzhen Code)» (ICN), раздел «Типификация таксонов» [13].

Приведены сведения о типах как названий, принятых в «Определителе растений Средней Азии» [14] и онлайн-ресурсах (www.worldfloraonline.org, powo.science.kew.org), так и названий, упомянутых в качестве синонимов; орфография названий, написание и сокращение фамилий авторов таксонов скорректированы по международному указателю научных названий растений (International Plant Name Index: <http://www.ipni.org>). Названия и авторы, указанные на этикетках гербарных образцов, цитированы дословно. Таксоны перечислены в алфавитном порядке. Принятые нами названия в списке выделены полужирным курсивом, а синонимы – простым курсивом.

Результаты исследования и обсуждение

1. ***Hedysarum alaicum*** B. Fedtsch. 1949, Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР 11: 116.

Isotypus: Кыргызстан, «Ферганская обл[ась], Скобелевский уезд, Анхорский участок, овраг Арпа, каменистый склон в зоне арчи. 22 V 1916, fl., № 1021, В. Дробов. Гербарий Туркестанского песчано-овражного округа» (sub nom. *Hedysarum obscurum* L. var. *lasiocarpum* Teste W. Drobow) (TASH001948).

По протологу: «In fauce Arpa 32 km meridiem versus ab oppido Fergana lectus; in Herb. Inst. Bot. nom. Komarovii Acad. Sc. URSS conservatur».

Примечание. Согласно данным «Определителя растений Средней Азии» [14], вид был известен только по двум типовым экземплярам. Типовой образец, как было указано в протологе, хранится в LE – Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН (Holotypus: «Ферганская обл[ась], Скобелевский у[езд]. Северный склон Алайского хребта. Бассейн р[еки] Шахимардана. Овраг Арпа в 32 верстах к югу от г. Скобелева. Каменистый склон в зоне арчи. 22 V 1916, fl., № 1021, В. Дробов» (sub nom. *Hedysarum obscurum* L. var. *lasiocarpum* (Ldb.) B.F. (LE00054329!)). Изотип обозначен С.С. Ковалевской позже, в ходе обработки рода *Hedysarum* к «Определителю растений Средней Азии» – «Isotypus! *Hedysarum alaicum* B. Fedtsch. Determ.: S. Kovalevskaja». Текст этикетки гербарного образца, хранящегося в TASH (TASH001948), совпадает с протологом, за исключением того, что для дубликатов в разных учреждениях использовались разные бланки этикеток. Но оба образца были собраны в одном и том же месте, одним и тем

же коллектором и в одно и то же время. На этикетках название таксона (sub nom.), номер гербарного образца, дата сбора, а также уточняющая запись местонахождения сбора, т.е. «каменистый склон в зоне арчи», полностью совпадают и написана одним почерком (В. Дробова).

2. *Hedysarum amankutanicum* B. Fedtsch. 1949, Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР 11: 115.

Isotypus: Узбекистан, «Самаркандская область, Самаркандский уезд, северный склон Зеравшанского хребта, Аман-кутан. 25 IV 1913, fl., № 1071, А.И. Михельсон. Гербарий Переселенческого Управления, Б.А. Федченко: Самаркандско-Бухарская экспедиция 1913 г.» (sub nom. *Hedysarum amankutanicum* B. Fedtsch. III 1961, Determ. A. Borissova, Typus) (TASH001947).

По протологу: «Ad pagum Aman-Kutan in montibus ad viam inter Samarkand er Kitab. IV 1913, leg. A.I. Michelson; in Herb. Inst. Bot. Acad. Sc. URSS conservatur».

Примечание. В настоящее время единственными известными экземплярами вида можно считать хранящийся в LE типовой образец и выделенный изотип. Неоднократные специальные поиски данного растения были безуспешными, и *H. amankutanicum* считается вероятно исчезнувшим [15].

3. *Hedysarum angrenicum* Korotkova, 1947, Бот. матер. Герб. Инст. бот. и зоол. Акад. наук УзССР 9: 6.

Holotypus: Узбекистан, «Ангрен, сай Ительге, на северном склоне каменистых гор, обильно покрывает склоны, на южных не находили. 27 VI 1931, defl., № 203, А. Мацкевич. Herb. Hort. Bot. Univer. As. Med. sub № 172388» (sub nom. *Hedysarum angrenicum* E. Korot. sp. nova. Typus! 1939, Determ. E. Korotkova) (TASH001949).

По протологу: «Турпу: Ангрен. Сай Ительге. На северном склоне каменистых гор. Обильно покрывает склоны, на южных не находили. 1931 VII 27 defl. [А.] Мацкевич, 203 (in Herb. Hort. Bot. Univer. As. Med. sub № 172388 conservatur)».

4. *Hedysarum babatagicum* Korotkova, 1947, Бот. матер. Герб. Инст. бот. и зоол. Акад. наук УзССР 9: 12.

= *Hedysarum iomuticum* B. Fedtsch. 1902, Труды Имп. С.-Петербургск. Бот. Сада 19: 246.

Holotypus: Узбекистан или Таджикистан, «Юго-Западный Памиро-Алай, горы Баба-таг, осыпи сизых глин по саю Биби-чека. 14 VII 1936, fl., fr., № 576, С. Лепешкин, А. Мухамеджанов. Бабатагская экспедиция НИБИ САГУ 1936 г. Herb. Hort. Bot. Univ. As. Med. sub № 157050» (sub nom. *Hedysarum babatagicum* E. Korot. Determ. E. Korotkova) (TASH001915).

Isotypus: Узбекистан или Таджикистан, «Юго-Западный Памиро-Алай, горы Баба-таг, осыпи сизых глин по саю Биби-чека. 14 VII 1936, fl., fr., № 576, С. Лепешкин, А. Мухамеджанов. Бабатагская экспедиция НИБИ САГУ 1936 г. Herb. Hort. Bot. Univ. As. Med. sub № 157049» (sub nom. *Hedysarum babatagicum* E. Korot. Determ. E. Korotkova) (TASH001916).

По протологу: «Typus: Юго-западный Памиро-Алай. Горы Бабатаг. Осыпи сизых глин по саю Баби-Чека, 14 VII 1936 fr. С.Лепешкин и А. Мухамеджанов, 576 (in Herb. Hort. Bot. Univ. As. Med. sub № 157050 conservatur)».

Примечание. В протологе название места сбора значителся как «сай Баби-Чека», однако на этикетке обоих типовых образцов вполне разборчиво написано – «Биби-чека». Поскольку граница между Узбекистаном и Таджикистаном проходит вдоль русла речки Бибиचेкасай, невозможно с достоверностью установить, с территории какой из этих двух стран был описан вид.

5. *Hedysarum czatkalense* Sultanova, 1970, во Фл. Кирг. ССР. Доп. 2: 36.
= *Hedysarum dmitrievae* Bajtenov, 1956, Вестн. АН КазССР 3: 100.

Isotypus: Кыргызстан, «Киргизская ССР, Ошская область, Чаткальский хребет, северный склон, урочище Терс, 6 км от Янги-Базара, высокоотравный луг. 22 VII 1936, fl., fr., № 1968, З. Арбаева, А. Мурсалиев, А. Убукеева, Б. Султанова» (sub nom. *Hedysarum czatkalense* Isotypus! Determ. B. Sultanova) (TASH001917).

По протологу: «Jugum Czatkalense, ad declive boreale, locus Ters dictus, 10 km ad occidentem a pago Jangi-Bazar, 22.VII 1968, Z. Arbaeva, A. Murssaliev, A. Ubukeeva, B. Sultanova Typus in herbario Acad. SciRSS Kirghiziae conservatur».

6. *Hedysarum cumuschtanicum* Sultanova, 1970, во Фл. Кирг. ССР. Доп. 2: 35, nom. inval.

Isotypi (2): Кыргызстан, «Таласский хребет. Среднее течение р[еки] Кумуштак (левый приток реки Талас). Уроч[ище] Кумуштак. 25 VI 1967, fl., Б.Султанова» (sub nom. *Hedysarum cumuschtanicum* B. Sultanova. Isotypus!) (TASH001918, TASH001919).

Примечание. При публикации этого вида в протологе была пропущена цитата с типовым образцом. Поскольку, согласно ICN с 1 января 1958 года при обнародовании вида тип должен быть процитирован, в отсутствии такового вид нельзя считать законно опубликованным. Типовой образец хранится в гербарии Института биологии НАН Республики Кыргызстан (FRU).

Holotypus: «Хребет Таласский, среднегорье. Урочище Кумуштак, зап[адный] скл[он]. Типчаковая степь, 25. 25 VI 1967, Б. Султанова (sub nom. *Hedysarum cumuschtanicum* B. Sult. sp. nova. Typus! Det. Б. Султанова)» (FRU) (рис. 1). Текст этикетки голотипа совпадает с текстом этикетки процитированных образцов, подписанных автором как изотипы.

7. *Hedysarum daraut-kurganicum* Sultanova, 1970, во Фл. Кирг. ССР. Доп. 2: 35.

Isotypus: Кыргызстан, «Ошская область, северный склон Заалайского хр[ебта]. Урочище Туздун-Суусу (напротив п. Дараут-Курган). Равнина в каменисто-щебнистых предгорьях, полынно-солонцеватая полупустыня. 9 VII 1968, fl., fr., З. Арбаева, А. Убукеева, А. Мурсалиев, Б. Султанова» (sub nom. *Hedysarum daraut-kurganicum* B. Sult. Isotypus!) (TASH001920).

По протологу: «In extremitate occidentali vallis Alaici; in viciniis pagi Kara-Schibak prope Daraut-Kurgan, 9.VII 1968, Z. Arbaeva, A. Ubukeeva, A. Mursaliev, B. Sultanova. Typus in herbario Acad. SciRSS Kirghiziae conservatur».

8. *Hedysarum drobovii* Korotkova, 1947, Бот. матер. Герб. Инст. бот. и зоол. Акад. наук УзбССР 9: 9.

Lectotypus (Juramurodov et al., hic designatus): Узбекистан, «Сыр-Дарьинская обл[ась]. Ташкентский у[езд]. Река Чоткал. У сел[ения] Брич-Муллы, склон по левому берегу, 18 VI 1921, fl., № 18, В.П. Дробов (in Herb. Hort. Bot. Univ. Asiae Mediae sub № 12661 conservatur)» (sub nom. *Hedysarum Drobovii* E. Korot. sp. nova.) (TASH001922).

Isolectotypus: Узбекистан, «Сыр-Дарьинская обл[ась]. Ташкентский у[езд]. Река Чоткал. У сел[ения] Брич-Муллы, склон по левому берегу, 18 VI 1921, fl., № 18, В.П. Дробов (in Herb. Hort. Bot. Univ. Asiae Mediae sub № 12660 conservatur)» (sub nom. *Hedysarum Drobovii* E. Korot. sp. nova.). (TASH001921).

В связи с тем, что автором этого вида были обозначены в качестве типа 2 образца, один из них (TASH001922) (рис. 2) мы обозначаем в качестве лектотипа.

Paratypi (5): Узбекистан, «Выходы пестроцветных пород по левому берегу р[еки] Чаткал, против сел[ения] Брич-Муллы, 1938, fl., veg., Введенский» (TASH001923–001927). (sub nom. *Hedysarum Drobovii* E. Korot.).

По протологу: «Турпс: Сыр-Дарьинская обл[ась] Ташкентский у[езд], р[ека] Чаткал у сел[ения] Брич-Муллы. Склон по левому берегу, 18 VI 1921 fl. В.П. Дробов, 18 (in Herb. Hort. Bot. Univ. Asiae Mediae sub № 12660 et № 12661 conservatur). – Paratypus: Выходы пестроцветных пород по левому берегу р. Чаткал против сел. Брич-Мулла. 1938. fr. Введенский (ibid.)».

9. *Hedysarum enaffae* Sultanova, 1970, во Фл. Кирг. ССР. Доп. 2: 36.

Isotypus: Кыргызстан, «Кунгей Алатау, уроч[ище] Торцайгыр, по одноименной реке, красноцветы, венчик бледнорозовый. 5 VII 1968, fl., Е.В. Никитина, Р. Айдарова, И. Судницына» (TASH001928) (sub nom. *Hedysarum enaffae* B. Sult. Isotypus!).

По протологу: «In declivibus promontiorum lapidoso-schistosis. Declive australe Kungej Ala-Tau, vallis fl. Tortsajgyr, ad ripam sinistram fluminis, in terries rubris. E.V. Nikitina, [R.] Ajdarova, [I.] Sudnizyna, 5.VII 1968. Typus in herbario Acad. SciRSS Kirghiziae conservatur».

10. *Hedysarum gypsaceum* Korotkova, 1954, Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР 14: 13.

Holotypus: Узбекистан, «Узб. ССР, Чартакский р-н, Наританский с/с. На склонах с гипсированной глиной на высоте 800–900 м, спутник таусагыза. 6 VI 1951, fl., М.М. Набиев» (TASH001929) (sub nom. *Hedysarum gypsaceum* Korotk. Typus!).



Рис. 1. Голотип *Hedysarum cumushtanicum* Sultanova (FRU)
[Fig. 1. Holotype of *Hedysarum cumushtanicum* Sultanova (FRU)]

Paratyp1 (2): Кыргызстан, «Кир. ССР. Караванский район, урочище Джидасай, в нижней части северо-западного склона, на гипсированном субстрате, на глине, спутник тау-сагыза, на высоте около 900 м. 21 V 1951, fl. juv., М.М. Набиев» (TASH001930, TASH001931) (sub nom. *Hedysarum gypsaceum* Korotk. Paratypus!).

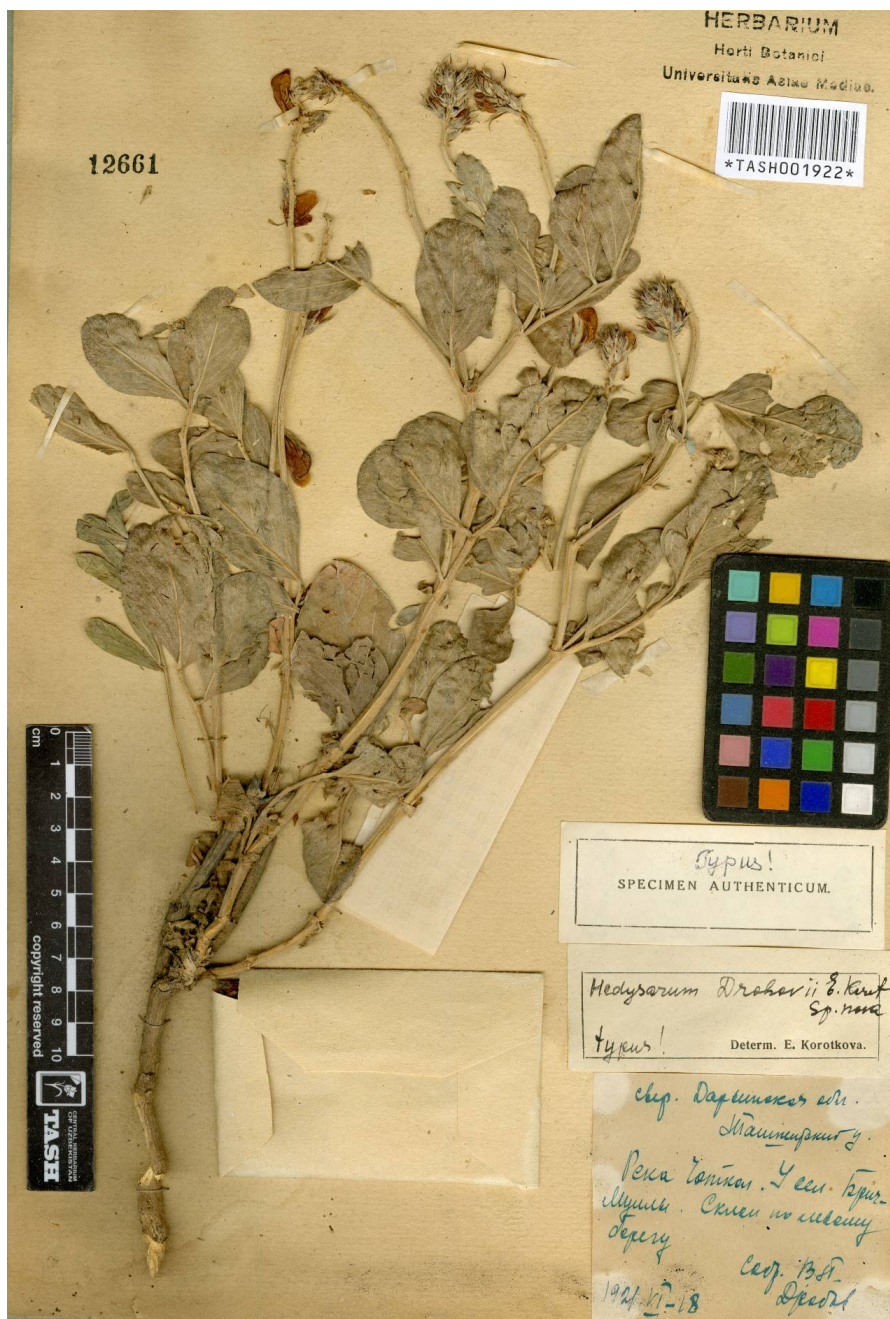


Рис. 2. Лектотип *Hedysarum drobovii* Korotkova (TASH001922)
[Fig. 2. Lectotype of *Hedysarum drobovii* Korotkova (TASH001922)]

По протологу: «Турис: УзССР. Чартакский р-н, Наританский с/с. На склонах с гипсированной глиной на высоте 800–900 м, спутник тау-сагыза. 1951. VI 6 fl. et fr. submat. Набиев (in Herb. Inst. Bot. Ac. Sc. UzSSR

conservatur). – Paratypus: Кир.ССР, Караванский р-н. Ур. Джиди-Сай. В нижней части северозападного склона, на гипсированной глине, на выс. около 900 м; спутник тау-сагыза. 1951. V. 21 fl. et fl. jun. Набиев (ibid.).

11. *Hedysarum hemithamnoides* Korotkova, 1954, Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР 14: 14.

Lectotypus (Juramurodov et al., hic designatus) et islectotypus: Таджикистан, «M. m. Tian-schan occidentalis, in montibus Mogol-tau, ad cacumina montis Spa. 9 V 1924, fl., № 637, Popov et Vvedensky. Herbarium Florae Asiae Mediae» (sub nom. *Hedysarum severtzovii* / *Hedysarum hemithamnoides* Korotk. Typus!) (TASH001937, lecto; TASH001938, islecto).

Isolectotypi (3): Таджикистан, «Таджикская ССР, Западный Тянь-Шань, горы Моголтау, под вершиной горы Спа. 9 V 1924, fl., М.Г. Попов, А. Введенский» (sub nom. «*Hedysarum hemithamnoides* Korotk. Isotypus! HFR n. 6247») (TASH001941–TASH001943).

Paratypus: Таджикистан, «Могол-тау, гора Спа. 10 IV 1914, fl., № 637, М.Г. Попов» (sub nom. *Hedysarum severtzovii* Bge. / *Hedysarum hemithamnoides* Korotk. Paratypus!) (TASH001939).

Paratypus: Таджикистан, «Могол-тау, гора Спа. 10 IV 1914, fl., № 638, М.Г. Попов» (sub nom. *Hedysarum severtzovii* Bge. / *Hedysarum hemithamnoides* Korotk. Paratypus!) (TASH001940).

По протологу: «Typus: Tian-schan occidentalis. In montibus Mogol-tau ad cacumina montis Spa. 1924. V. 9 fl. Popov et Vvedensky (in Herb. Hort. Bot. Univ. As. Med. conservatur). – Paratypus: Могол-тау, гора Спа. 1914. IV. 10 fl. Попов, 637, 638 (ibid., № 85367, № 85368)».

Примечание. Эти образцы были собраны М.Г. Поповым и А.И. Введенским и определены ими как *Hedysarum severtzovii* B[un]ge. Позднее Е.Е. Короткова изучила их и описала новый вид – *Hedysarum hemithamnoides* Korotkova. В связи с тем, что автором в коллекции были обозначены в качестве типа 2 образца, один из них мы обозначаем в качестве лектотипа (рис. 3).

12. *Hedysarum issykkulense* Nikitina, 1960, во Фл. Кирг. ССР, 9: 206.
= *Hedysarum montanum* (B. Fedtsch.) B. Fedtsch., 1948, во Фл. СССР, 13: 292.

Isotypi (3): Кыргызстан: «Центральный Тянь-Шань, Тонский район, долина реки Конурлен, среди чийника на галечнике, 27 VI 1937, fl., Е. Саркисова, Ф. Шамсутдинова» (sub nom. *Hedysarum issykkulense* E. Nikit. Isotypus! determ. E. Nikitina) (TASH001944–TASH001946).

По протологу: «Typus: Котловина оз. Иссык-Куль. Долина реки Конурлен. Среди чийника, на галечнике. 27 июня 1937 г. Экспед[иция] под руковод[ством] И.В. Выходцева (in Herb. Ac. Sc. Kirghiz. Frunze)».

13. *Hedysarum jaxarticum* Popov, 1937, Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР 7: 13.

Lectotypus (Juramurodov et al., hic designatus): Казахстан, «60 km к СВ от г. Ташкента, между колодцами Узун-булак и Сок-сок, выходы

пестроцветных пород. 13 V 1926, Попов» (sub nom. *Hedysarum jaxarticum* M. Pop. Isotypus! HFR n⁰6287) (TASH001954).

Isolectotypi (3): Казахстан, «60 km к СВ от г. Ташкента, между колодцами Узун-булак и Сок-сок, выходы пестроцветных пород. 13 V 1926, Попов» (sub nom. *Hedysarum jaxarticum* M. Pop. Isotypus! HFR n⁰6287) (TASH001952, TASH001953, TASH001955).

Specimina authentica (2): Казахстан, «M.m. Tian-schan occidentalis, ad declivia gypsacea collium inter fontes Uzun-bulak et Sok-sok. 13 V 1926, № 638, Попов. Herbarium Florae Asiae Mediae» (sub nom. *Hedysarum jaxarticum* M. Pop[ov]. Typus!) (TASH001950, TASH001951).

По протологу: «60 kil. ON versus a Tachkent, inter fontes Uzun-bulak et Sok-sok, (выходы третичных пород), 13 V 1926, M.G. Попов».

Примечание. В Гербарии TASH хранится 6 образцов, собранных М.Г. Поповым в один день. Текст этикетки четырех образцов соответствует протологу. Поэтому мы выбираем один из них в качестве лектотипа (TASH001954). Остальные два образца являются автентиками.

14. *Hedysarum kopetdaghi* Boriss., 1947, Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР 10: 82.

Specimina authentica (2): Туркменистан, «Туркестан, Закаспийская область, Копет-Даг, перевал Арваз 7000'. 10 VI 1917, № 468, fl., fr., Е. Коровин. Почвенная экспедиция О.З.У. в бассейн р[еки] Аму-Дарьи организованная Н.А. Димо» (sub nom. "*Hedysarum fedtschenkoanum* sp. n. Determ. Eug. Korovin. Paratypus. *Hedysarum kopetdaghi* Boriss. 1940, Determ. A. Borissova") (TASH001956); «Закаспийская область, Копет-Даг, переваль Арваз 7000'. 10 VI 1917, fr., № кп 375, Е. Коровин» (sub nom. "*Hedysarum fedtschenkoanum* Eug. Korov. *Hedysarum kopetdaghi* Boriss. 1940, Determ. A. Borissova. Paratypus") (TASH001957).

По протологу: «Jugum Kopet-dagh, Geok-tepe, m. Almandshich in declivibus herboso-gramincsis, alt. 1800 m 24 VI 1934, fl. No288, leg. A. Borissova».

15. *Hedysarum kudrjaschevii* Korotkova, 1947, Бот. матер. Герб. Инст. бот. и зоол. Акад. наук УзбССР 9: 10.

= *Hedysarum nuratense* Попов, 1937, Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР 7: 16.

Holotypus: Узбекистан, «Западный Памиро-Алай. Верховья р[еки] Як-кабаг-дарья. Окр[естности] киш[лака] Таш-Курган. Урочище Капыр-сай. Гипсированные склоны. 4 VII 1936, fr., № 653, В. Бочанцев, А. Бутков. Таш-Курганская флористическая экспедиция НИБИ САГУ (Herbarium Horti Botanici Universitatis Asiae Mediae 161830)» (sub nom. *Hedysarum terrae-rubrae* E. Korot. sp. nova Typus! Determ. E. Korotkova / *Hedysarum kudrjaschevii* Korotk. Typus!) (TASH001958).

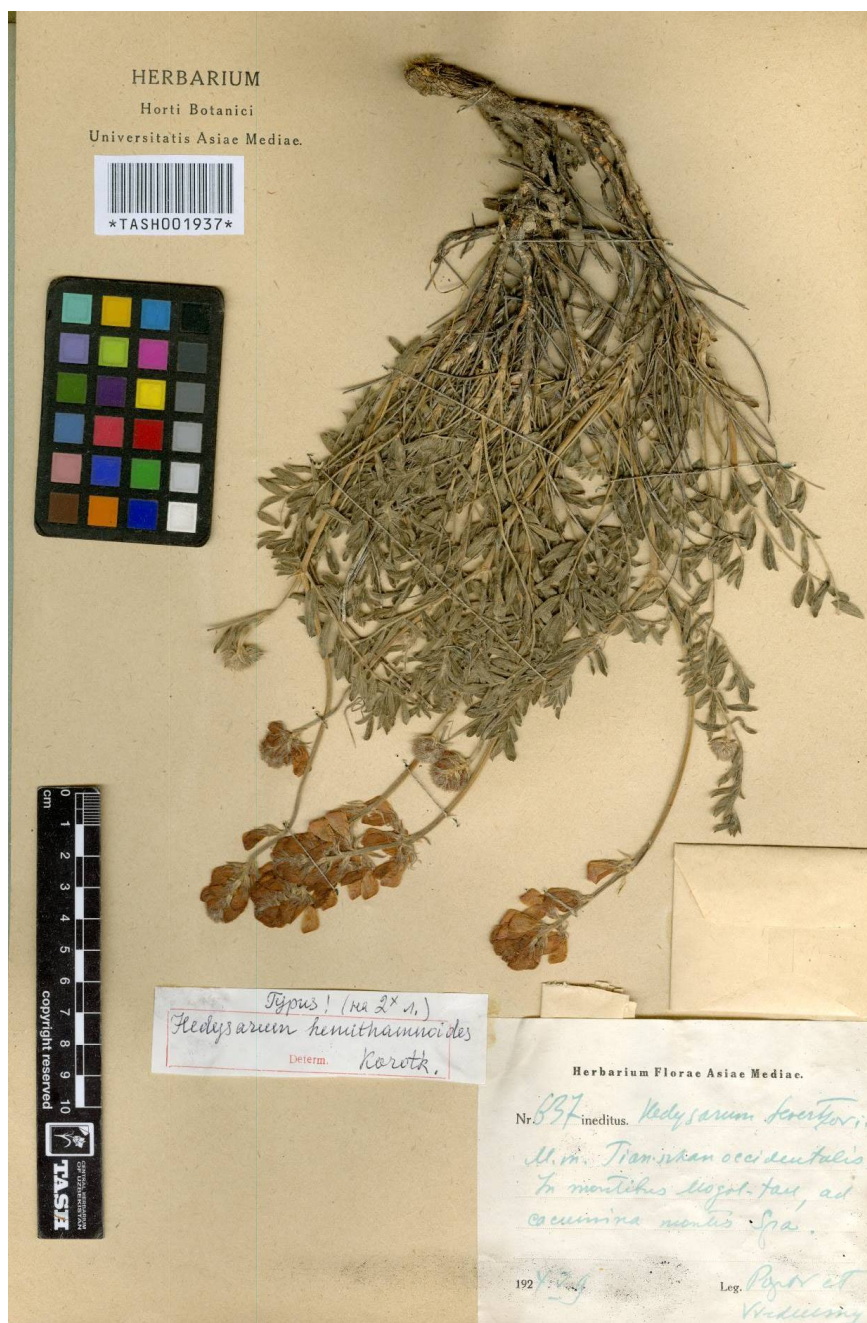


Рис. 3. Лектотип *Hedysarum hemithamnoides* Korotkova (TASH001937)
[Fig. 3. Lectotype of *Hedysarum hemithamnoides* Korotkova (TASH001937)]

Isotypus: Узбекистан, «Западный Памиро-Алай. Верховья р[еки] Яккабаг-дарья. Окр[естности] киш[лака] Таш-Курган. Урочище Капыр-сай.

Гипсированные склоны. 4 VII 1936, fr., № 653, В. Бочанцев, А. Бутков. Таш-Курганская флористическая экспедиция НИБИ САГУ (Herbarium Horti Botanici Universitatis Asiae Mediae 1618329) (sub nom. *Hedysarum terrae-rubrae* E. Korot. sp. nova. Typus! Determ. E. Korotkova / *Hedysarum kudrjaschevii* Korotk. Isotypus!) (TASH001959).

По протологу: «Типус: Западный Памир-Алай. Верховья р. Якобаг-Дарья. Окр[естности] киш[лака] Таш-Курган. Урочище Капыр-Сай. Гипсированные склоны. 4 VII. 1936 fr. В. Бочанцев и А. Бутков, 653 (in Herb. Hort. Bot. Univers. As. Med. sub № 161829 et № 161830 conservatur)».

Примечание. Приведенные образцы сначала были подписаны как *Hedysarum terrae-rubrae* sp. nova Короткова. Позже Короткова опубликовала этот вид под названием *Hedysarum kudrjaschevii* Короткова.

16. *Hedysarum kuhitangi* Boriss., 1947, Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР 10: 82.

= *Hedysarum plumosum* Boiss. & Hausskn. ex Boiss., 1872, Fl. Orient. 2: 515.

Paratypus: Узбекистан, «Ширабадская долина, Кугитанг, у киш[лака] Кизил-Алма, каменистый склон под гребнем. 26 VI 1927, fl., № 484, М.Г. Попов, А.И. Введенский. Ширабадская экспедиция» (sub nom. *Hedysarum plumosum* Boiss. et Hausskn. 9 I 1928, Determ. Vvedensky / *Hedysarum kuhitanghi* Boriss. 1940, Determ. A. Borissova / Paratypus), (TASH001961).

Paratypus: «Ширабадская долина, Кугитанг у киш[лака] Кизил-алма, каменистый склон под гребнем. 26 VI 1927, fl., № 517, М.Г. Попов, А.И. Введенский. Ширабадская экспедиция» (sub nom. «*Hedysarum plumosum* Boiss. et Hausskn. 9 I 1928, Determ. Vvedensky. *Hedysarum kuhitanghi* Boriss. 1940, Determ. A. Borissova. Paratypus»), (TASH001962).

По протологу: «Типус: Jugus Kuhitang, prope p[agum] Chodsha-fil-ata 27 VI 31, fl. № 431 leg. Nevski. Specimina examinata: ii) Jugum Kuhitang, prope pag[pagum] Markuschi. 5 VII 1931 fl. № 602, leg. Nevski; 2) in valle Schirabad, prope p[agum] Kisil-alma, 26 VI 1927, fl. leg. M. Popov et A. Vvedensky».

Примечание. В «Определителе растений Средней Азии» [21] данный таксон сведен в синонимы к *Hedysarum plumosum* Boiss. & Hausskn.

17. *Hedysarum macrocarpum* Korotkova ex Kovalevsk., 1981, Определ. раст. Ср. Азии 6: 359.

Holotypus: Кыргызстан, «Западный Тянь-Шань, Чаткальский район, правобережье реки Чаткала, перевал Кум-бель. 29 VII 1927, fl., fr. juv., № 958, М.М. Советкина. Экспедиция по исследованию кочевых районов Киргизской АССР» (sub nom. *Hedysarum macrocarpum* Korotk. VII 1978, Typus!, Determ. Ковалевская) (TASH001963).

Isotypus: Кыргызстан, «Западный Тянь-Шань, Чаткальский район, правобережье реки Чаткала, перевал Кум-бель. 29 VII 1927, fl., fr. juv.,

№ 958, М.М. Советкина. Экспедиция по исследованию кочевых районов Киргизской АССР» (sub nom. *Hedysarum macrocarpum* Korotk. VII 1978, Isotypus!, Determ. Ковалевская) (TASH001964).

По протологу: «Typus: Tian-Schan Occidentalis, loca ripae dextrae fl. Czatkal adjacentia, trajectus Kum-bel. 29. VII. 1927 fl., fr. immat. Sovetkina, 958 (ТАК). – Paratypus: Tian-Schan Occidentalis, sytema fl. Santalasch. VIII. 1902 fl. B. Fedtschenko (LE)».

18. *Hedysarum magnificum* Kudr., 1940, Бот. матер. Герб. Бот. ин-та Узб. фил. АН СССР 1: 3.

Lectotypus (Juramurodov et al., hic designatus) et isolectotypus: Узбекистан, «Северные склоны Гиссарского хребта, бассейн р[еки] Кашка-Дарьи, средняя часть течения р[еки] Танхаса, на склонах гор между Шурджи и Кияки, на обнажениях красных глин. 26 VI 1937, fl., fr., № 843, С.Н. Кудряшев. Экспедиция по изучению растительных ресурсов Шахриябского района 1937 года» (sub nom. *Hedysarum magnificum* S. Kudr. Typus!) (TASH001965, lecto; TASH001966, isolecto). Рис. 4.

Isolectotypi (2): Узбекистан, «Северные склоны Гиссарского хребта, бассейн реки Кашка-Дарьи, средняя часть течения реки Танхаса, на склонах гор между Шурджи и Кияки на обнажениях красных глин. 26 VI 1937, № 843, С.Н. Кудряшев» (TASH001966, TASH001967).

Paratypi (2): Северные склоны Гиссарского хребта, бассейн реки Кашка-Дарьи, средняя часть течения реки Танхаса, гора Кук, северный склоны, между Атчиги и Шурджи, на красных обнажениях. 29 VI 1937, № 622, С.Н. Кудряшев (TASH001968, TASH001969).

По протологу: «Typus: Pamiro-Alaj occidentalis. In promontoriis inter p[agum] Schurdzhi Langar et Besch-Bulak prope monte Kok-Tepe. In decliviis rubro-argillosis una cum Salvia bucharica, Amygdalus spinosissima et Cousinia aurea. 28/VI–1937. No. 843. fr. Leg. S. Kudrjashev. Typus in Herb. Inst. Bot. Sect. Uzbekist. Acad. URSS, cotypus in Herb. Inst. Bot. Acad. Sc. URSS conservantur. Кроме того, растение собрано также в районе горы Кок-Тепе на северных склонах, между к[ишлаками] Атчиги и Шурджи, на красных обнажениях 28 VI 1937 г. в фазе плодоношения».

Примечание. В связи с тем, что автором были обозначены в качестве типа 2 образца (оба в фонде TASH), один из них (с сохранившимися цветками) мы обозначаем в качестве лектотипа, а второй как изолектотип. Имеется расхождение в датах на типовых образцах и в протологе, что мы связываем с опечаткой в протологе.

19. *Hedysarum monophyllum* Boriss., 1947, Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР 10: 81.

Paratypi (2): Туркменистан, «Туркменская область, Сулюкли, щебнисто-глинистый склон и по осыпям. 21 IV 1923, fl., Н. Андросов» (sub nom. *Hedysarum plumosum* Boiss. et Hausskn. / *Hedysarum monophyllum* Boriss. sp. n. 1940, Determ. A. Boriss.) (TASH001960, TASH001971).

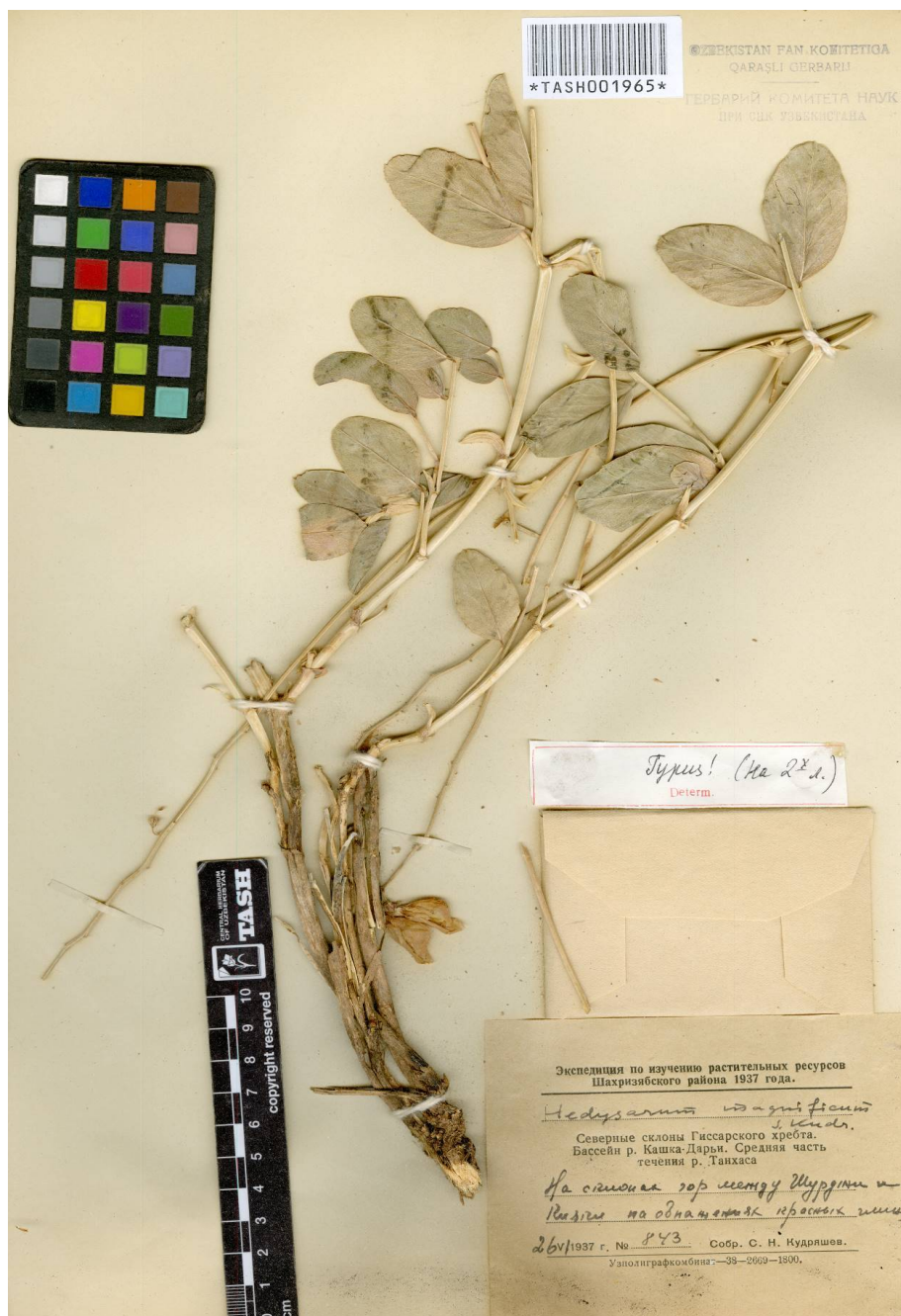


Рис. 4. Лектотип *Hedysarum magnificum* Kudr. (TASH001965)
[Fig. 4. Lectotype of *Hedysarum magnificum* Kudr. (TASH001965)]

По протологу: «*Typus. Jugum Kopet-dagh, in cacumine lapidoso prope p[agum] Solukli 12 VI 1934, fl. № 209, leg. A. Borissova. Specimina examina-*

ta: 1) in montibus pr. Aschabad in cacumine m. Bozikjamow, 2430 m alt., 9 VII 1898 leg. Litwinow; 2) in declivibus lapidoso argillosis et in schistosis prope Solukli, 21 IV 1923 leg. Androssov».

20. *Hedysarum omissum* Kovalevsk., 1974, Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН УзССР 19: 18.

Holotypus: Казахстан, «Западный Тянь-Шань, горы Кара-тау, мелкощербнистая известь в нижней части склона Агалык-сай, h=1500 м. 7 VI 1939, fl., № 389, А. Пятаева. Экспедиция Московского научно-исследовательского института каучука и гуттаперчи 1936 г.» (sub nom. «*Hedysarum plumosum* Boiss. et Hausskn. *Hedysarum omissum* Korotk. Typus! 22 II 1973, determ. S. Kovalevskaja») (TASH001974).

Isotypus: Казахстан, «там же. 7 VI 1936, fl., № 387, А. Пятаева» (sub nom. «*Hedysarum plumosum* Boiss. et Hausskn. *Hedysarum omissum* Korot. Isotypus! 22 II 1973, Determ. S. Kovalevskaja») (TASH001976).

Paratypus: Казахстан, «Западный Тянь-Шань, горы Кара-тау, плотнощербнистое плато Уристата, h=1650 м. 10 VI 1936, fl., № 429, А. Пятаева. Экспедиция Московского Научно-исследовательского Института Каучука и Гуттаперчи 1936 г.» (sub nom. «*Hedysarum plumosum* Boiss. et Hausskn. *Hedysarum omissum* Korot. Paratypus! 22 II 1973, Determ. S. Kovalevskaja») (TASH001973).

Paratypus: Казахстан, «Западный Тянь-Шань, горы Кара-тау, мелкий белый известняк, северо западный склон, Агалык-сай. 26 V 1935, fl., № 201, А. Пятаева. Экспедиция Московского Научно-исследовательского Института Каучука и Гуттаперчи 1936 г.» (sub nom. *Hedysarum plumosum* Boiss. et Hausskn. *Hedysarum omissum* Korot. Paratypus! 22 II 1973, Determ. S. Kovalevskaja) (TASH001975).

По протологу: «Турус: Западный Тянь-Шань. Горы Кара-тау, мелкощербнистая известь в нижней части СВ ск[лон] Агалык-сай. h=1500 м. 7 VI 1936, fl. Пятаева, 389 (ТАК) – Isotypi: Ibidem № 387 (ТАК), № 388 (LE) – Paratypi: горы Каратау. Мелкий белый известняк. СЗ ск[лон], Агалык-сай. 26 V 1935. fr. Пятаева, 201 (ТАК). – Горы Кара-Тау, плотнощербнистое плато Уристата, h=1650 м. 10 VI 1936. fl. Пятаева, 429 (ТАК)».

21. *Hedysarum pamiralaicum* Korotkova, 1947, Бот. матер. Герб. Инст. бот. и зоол. Акад. наук УзССР 9: 7.

= *Hedysarum bucharicum* B.Fedtsch., 1902, Труды Имп. С.-Петербургск. Бот. Сада 19: 322.

Holotypus: Узбекистан, «Памиро-Алай, горы Ходжа-гургур ата, верховья Кизылнаурсая, 19 VII 1934, fl., fr., А.Бутков. Экспедиция по обследованию Байсунского заповедника. Herb. Hort. Bot. Univ. As. Med. sub № 130839» (sub nom. *Hedysarum pamiralaicum* E. Korot. sp. n. Typus! Determ. E. Korotkova) (TASH001977).

По протологу: «Турус: Памир-Алай. Горы Ходжа-Гургур-Ата. Верховья Кызыл Наур-Сая, 19. VII. 1934 fl. et fr. А. Бутков (in Herb. Hort. Bot. Univ. As. Med. sub № 130839 conservatur)».

Примечание. В «Определителе растений Средней Азии» [14] данный таксон сведен в синонимы к *Hedysarum bucharicum* B. Fedtsch.

22. *Hedysarum parvum* Sultanova, 1973, Материалы по флоре Киргизии: 44.

Isotypus: Кыргызстан, «Северо-западные склоны Чаткальского хр[ебта], урочище Тегерек-саз, склон северно-западной экспозиции, щебнисто-суглинистый. Цв[ет] венчика сиреневато-розовый. 14 VIII 1967, fl., Горбунова» (sub nom. *Hedysarum parvum* B. Sult. Isotypus!) (TASH001978).

По протологу: «Северо-западный скл[он] Чаткальского хребта. Ур[очище] Тегерек-Саз. Склон северно-западной экспозиции, выше пояса стелющейся арчи. 14. VIII 1967, Н.В. Горбунова. Тип в гербарии АН Киргиз. ССР» / «Ad declive boreali-occidentale ad septentrionem expositum jugi Czatkalensis, locus Tagerek-Saz dictus, supra regionem juniperti prostrati. 14. VIII 1967, N. W. Gorbunova. Typus in herbario Acad. SciRSS Kirghiziae conservatur».

23. *Hedysarum popovii* Korotkova, 1947, Бот. матер. Герб. Инст. бот. и зоол. Акад. наук УзбССР 9: 13.

Holotypus: Узбекистан, «Ангренская экспедиция, правый берег р[еки] Ангrena, низовья р[еки] Арасана, осыпи глинистых песчанников и конгломератов. 14 VIII 1924, fl., № 662, Е.П. Коровин. Herb. Hort. Bot. Univer. As. Med. sub № 85184» (sub nom. *Hedysarum plumosum* Boiss. et Hausskn. / *Hedysarum plumosum* Boiss. et Hausskn. var. *multijugum* M. Pop. I 1937, Determ. M.G. Popov / *Hedysarum popovii* E. Korot. sp. nova Typus! Determ. E. Korotkova) (TASH001979).

По протологу: «Турус: Правый берег р[еки] Ангрен, низовья р[еки] Арасана, осыпи глинистых песчанников и конгломератов. 14 VIII 1924, fl. Е.П. Коровин, 662 (in Herb. Hort. Bot. Univer. As. Med. sub № 85184 conservatur)».

24. *Hedysarum setosum* Vved., 1952, Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН УзбССР 13: 24.

Holotypus: Кыргызстан, «Кирг.ССР, Узун-ахматский р[айо]н, урочище Сулутор, на лессовых обрывах в поясе высокотравных лугов. 5 VIII 1946, fl. et fr., № 391, Ткаченко» (sub nom. *Hedysarum turkestanicum* Rgl. [Regel & Schmalh.] / *Hedysarum setosum* sp. n. Typus, 11 I 1949, Determ. Vvedensky) (TASH001980).

По протологу: «Турус: хребет Узунахматский, урочище Сулутор, на лессовых обрывах в поясе высокотравных лугов. 5 VIII 1946, fl. et fr. submat. Ткаченко, 391 (in Herb. Univ. As. Med. conservatur)».

25. *Hedysarum sunhangii* Juram. & Tojibaev, 2021, Phytotaxa 524(1): 4.

Holotypus: Узбекистан, «Surkhandarya province, Babatag Ridge, Khodja kulsunsai tract, 1050 m, 38.328024°N, 68.218302°E, 24 V 2019, № 2405201907, N. Beshko, A. Makhmudov» (sub nom. *Hedysarum sunhangii* Juram. & Tojibaev. Holotypus, Determ. Juramurodov I.) (TASH058995).

Isotypi (3): Узбекистан, «Surkhandarya province, Babatag Ridge, Khodja kulsunsai tract, 1050 m, 38.328024°N, 68.218302°E, 24 V 2019, N. Beshko, A. Makhmudov» (sub nom. *Hedysarum sunhangii* Juram. & Tojibaev. Isotype, Determ. Juramurodov I.) (TASH058996, TASH058997, TASH058998).

Paratypus: Узбекистан, «Surkhandarya province, Babatag Ridge, vicinity of the tract Khojakulsun, 1025 m. a.s.l., 38.320062°N, 68.225442°E, 22 V 2020, № 22052020106, Juramurodov I., Makhmudjanov D., Pulatov S., Jabborov A., Rahmatov A., Madaminov F., Habibullaev B.» (sub nom. *Hedysarum sunhangii* Juram. & Tojibaev. Paratype, Determ. Juramurodov I.) (TASH058924).

26. *Hedysarum taschkenticum* Popov, 1937, Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР 7: 15.

Holotypus: Казахстан, «М.м. Tian-schan occidentalis. Ad declivia collium argillosa pr.st.v.f. Sary-Agatach. 29 V 1928, fl. et fr., № 636, Granitov. Herbarium Florae Asiae Mediae» (sub nom. «*Hedysarum brachypterum* / *Hedysarum taschkenticum* М.Поп. Typus») (TASH001981).

Isotypi (2): Казахстан, «Казахская ССР, на глинистых склонах холмов близ ж[елезно]д[орожных] станции Сары-Агач. 29 V 1928, Granitov» (sub nom. «*Hedysarum taschkenticum* М. Поп. Isotypus! HFR № 6288») (TASH001982, TASH001983).

По протологу: «Typus speciei: ad declivia collium argillosa prope st. viae ferrae Sary-agach, fl. 29 V 1928 Granitov».

27. *Hedysarum vvedenskyi* Korotkova, 1954, Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН УзССР 14: 15.

= *Hedysarum baldshuanicum* Fedtsch., 1899, Bull. Herb. Boissier 7: 258.

Lectotypus (Juramurodov et al., hic designatus): Узбекистан, «Бассейн реки Туполанг, спуск., с пер[евала] Малянд, 1½ км до киш[лака] Криш, сухие склоны, красные глины. 17 VI 1948, fl., fr., № 488 Пятаева» (sub nom. *Hedysarum vvedenskyi* Korotk. Typus!) (TASH001984).

Isolectotypus: Узбекистан, «Бассейн реки Туполанг, спуск., с пер[евала] Малянд, 1½ км до киш[лака] Криш, сухие склоны, красные глины. 17 VI 1948, fl., fr., № 486 Пятаева» (sub nom. *Hedysarum vvedenskyi* Korotk. Isotypus!) (TASH001985).

Paratypi (2): Узбекистан, «Сары-Ассийский район, между Чашем и Хурбатаном. 5 VIII 1931, Н. Меркулович. Гербарий Сурхан-Дарьинского исследовательского отряда В.К. Дефье. Herbarium Horti Botanici Universitatis Asiae Mediae nos. 127304 et 127305» (sub nom. *Hedysarum vvedenskyi* Korotk. Paratypus) (TASH001986, TASH001987).

По протологу: «Turus: Бассейн р[еки] Туполанг. Спуск с пер[евал] Малянд; 1,5 км до киш[лака] Криш. Сухие склоны, красные глины. 17 VI 1948, fl. et fr. Пятаева 486, 488 (in Herb. Univer. As. Med. conservatur). – Paratypus: Между Чашем и Хурбатаном. 5 VIII 1931, fl. et fr. Меркулович (ibid., sub № 127304 et № 127305)».

Примечание. В связи с тем, что автором были обозначены в качестве типа 2 образца (оба в фонде TASH), один из них (с сохранившимися плодами) мы обозначаем в качестве лектотипа, а второй как изолектотип.

Выводы

Исследования в рамках типификации названий таксонов рода *Hedysarum* из Средней Азии, образцы которых хранятся в Национальном Гербарии Узбекистана, позволили расширить таксономическую и номенклатурную базу по 27 видам рода. Обозначены лектотипы названий пяти видов: *H. drobovii*, *H. hemithamnoides*, *H. jaxarticum*, *H. magnificum* и *H. baldshuanicum*. Результаты исследований использованы в подготовке нового тома «Флора Узбекистана», посвященного видам семейства Fabaceae.

Список источников

1. Sennikov A.N., Tojibaev K.S., Khassanov F.O., Beshko N.Y. The flora of Uzbekistan project // Phytotaxa. 2016. Vol. 282, № 2. PP. 107–118. doi: [10.11646/phytotaxa.282.2.2](https://doi.org/10.11646/phytotaxa.282.2.2)
2. Флора Узбекистана: в 6 т. / под ред. Р.Р. Шредера, Е.П. Коровина, А.И. Введенского. Ташкент : Изд-во Узб. фил. АН СССР, Изд-во АН Узб. ССР, 1941–1962.
3. Флора Узбекистана: в 3 т. / под ред. А.Н. Сенникова. Ташкент : Навруз, Ман'авият, 2016–2019.
4. Piminov M.G. Updated checklist of the Umbelliferae of Middle Asia and Kazakhstan: nomenclature, synonymy, typification distribution // Turczaninowia. 2020. Т. 23, № 4. С. 127–257. doi: [10.14258/turczaninowia.23.4.12](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.23.4.12)
5. Tojibaev K., Beshko N., Turginov O., Mirzalieva D. New records for Fabaceae in the flora of Uzbekistan // Flora Mediterranea. 2014. Vol. 24. PP. 25–35. doi: [10.7320/FIMedit24.025](https://doi.org/10.7320/FIMedit24.025)
6. Клейков Е.В., Тожибаев К.Ш., Лысков Д.Ф. Род *Elwendia* Boiss. (Apiaceae) во флоре Узбекистана // Turczaninowia. 2018. Т. 21, № 2. С. 210–220. doi: [10.14258/turczaninowia.21.2.18](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.2.18)
7. Lyskov D., Kljuykov E., Ukrainskaja U., Tojibaev K. Notes on the genus *Hyalolaena* (Apiaceae) with description of a new species *H. zhang-minglii* from Xinjiang, western China // Phytotaxa. 2019. Vol. 388, № 3. PP. 229–238. doi: [10.11646/phytotaxa.388.3.2](https://doi.org/10.11646/phytotaxa.388.3.2)
8. Тожибаев К.Ш., Бешко Н.Ю., Азимова Д.Э., Тургинов О.Т. Особенности распространения видов из секций *Macrocytis*, *Laguroopsis* и *Chaetodon* рода *Astragalus* L. на территории Горносреднеазиатской провинции // Turczaninowia. 2015. Т. 18, № 2. С. 17–38. doi: [10.14258/turczaninowia.18.2.3](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.18.2.3)
9. Овчинникова С.В., Тажетдинова Д.М., Турдибоев О.А., Тожибаев К.Ш. Типовые образцы названий таксонов семейств Heliotropiaceae и Boraginaceae, хранящиеся в Национальном гербарии Узбекистана Института ботаники Академии наук Республики Узбекистан (TASH) // Turczaninowia. 2020. Т. 23, № 3. С. 36–57. doi: [10.14258/turczaninowia.23.3.5](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.23.3.5)
10. Pimenov M., Tojibaev K., Sennikov A., Khassanov F., Beshko N. Taxonomic and nomenclatural inventory of the Umbelliferae in Central Asia, described on the basis of collections of the National Herbarium of Uzbekistan // Plant Diversity of Central Asia. 2022. Vol. 1, № 1. PP. 21–51. doi: [10.54981/PCDA/vol1_iss1/a2](https://doi.org/10.54981/PCDA/vol1_iss1/a2)
11. Verkhovina A.V., Biryukov R.Y., Bogdanova E.S. et al. Findings to the flora of Russia and adjacent countries: New national and regional vascular plant records, 3 // Botanica Pacifica. 2021. Vol. 10, № 1. PP. 91–92. doi: [10.17581/bp.2021.10110](https://doi.org/10.17581/bp.2021.10110)
12. Juramurodov I., Tojibaev K., Nikitina E., Makhmudjanov D., Yusupov Z., Deng T., Dehkanov D. *Hedysarum sunhangii* (Fabaceae, *Hedysareae*), a new species from Pamir-Alay (Babatag Ridge - Uzbekistan) // Phytotaxa. 2021. Vol. 524, № 1. PP. 1–13. doi: [10.11646/phytotaxa.524.1.1](https://doi.org/10.11646/phytotaxa.524.1.1)

13. Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R. et al. (eds.). International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code). Regnum Vegetabile. Vol. 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books, 2018. doi: [10.12705/Code.2018](https://doi.org/10.12705/Code.2018)
14. Ковалевская С.С. Род 561. (33). *Hedysarum* L. – Копеечник // Определитель растений Средней Азии. Т. 6 / под ред. Р.В. Камелина, С.С. Ковалевской, М.М. Набиева. Ташкент : Изд-во «Фан» Узб. ССР, 1983. С. 286–311.
15. Красная книга Республики Узбекистан. Т. 1 / под ред. Ф.О. Хасанова. Ташкент : Изд-во Chinor ENK, 2019. 359 с.

References

1. Sennikov AN, Tojibaev KS, Khassanov FO, Beshko NY. The flora of Uzbekistan project. *Phytotaxa*. 2016;282(2):107-118. doi: [10.11646/phytotaxa.282.2.2](https://doi.org/10.11646/phytotaxa.282.2.2)
2. *Flora Uzbekistana* [Flora of Uzbekistan]: in 6 vol. Shreder RR, Korovin EP and Vvedenskiy AI, editors. Tashkent: Uzbekistan branch of the Academy of Sciences of the USSR Publ., Academy of Sciences of the Uzbek SSR Publ.; 1941-1962. In Russian
3. *Flora Uzbekistana* [Flora of Uzbekistan]: in 3 vol. Sennikov AN, editor. Tashkent: Navro'z Publ., Manaviyat Publ; 2016-2019. In Russian
4. Piminov MG. Updated checklist of the Umbelliferae of Middle Asia and Kazakhstan: nomenclature, synonymy, typification distribution. *Turczaninowia*. 2020;23(4):127-257. doi: [10.14258/turczaninowia.23.4.12](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.23.4.12)
5. Tojibaev K, Beshko N, Turginov O, Mirzalieva D. New records for Fabaceae in the flora of Uzbekistan. *Flora Mediterranea*. 2014;24:25-35. doi: [10.7320/FlMedit24.025](https://doi.org/10.7320/FlMedit24.025)
6. Klyuykov EV, Tozhibayev, KSh, Lyskov DF. The genus *Elwendia* Boiss. (Apiaceae) in the flora of Uzbekistan. *Turczaninowia*. 2018;21(2):210-220. doi: [10.14258/turczaninowia.21.2.18](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.2.18) In Russian, English Summary
7. Lyskov D, Kljuikov E, Ukrainskaja U, Tojibaev K. Notes on the genus *Hyalolaena* (Apiaceae) with description of a new species *H. zhang-minglii* from Xinjiang, western China. *Phytotaxa*. 2019;388(3):229-238. doi: [10.11646/phytotaxa.388.3.2](https://doi.org/10.11646/phytotaxa.388.3.2)
8. Tojibaev KSh, Beshko NYu, Azimova DE, Turginov OT. Distribution patterns of species of the genus *Astragalus* L. (sect. *Macrocystis*, *Laguropsis* and *Chaetodon*) in the territory of Mountain Middle Asian province. *Turczaninowia*. 2015;18(2):17-38. doi: [10.14258/turczaninowia.18.2.3](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.18.2.3) In Russian, English Summary
9. Ovchinnikova SV, Tazhetdinova DM, Turdiboev OA, Tojibaev KSh. Type specimens of names of taxa of Heliotropiaceae and Boraginaceae kept in the National Herbarium of the Uzbekistan of Institute of Botany of Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan (TASH). *Turczaninowia*. 2020;23(3):36-57. doi: [10.14258/turczaninowia.23.3.5](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.23.3.5) In Russian, English Summary
10. Pimenov M, Tojibaev K, Sennikov A, Khassanov F, Beshko N. Taxonomic and nomenclatural inventory of the Umbelliferae in Central Asia, described on the basis of collections of the National Herbarium of Uzbekistan. *Plant Diversity of Central Asia*. 2022;1:21-51. doi: [10.54981/PCDA/vol1_iss1/a2](https://doi.org/10.54981/PCDA/vol1_iss1/a2)
11. Verkhovina AV, Biryukov RY, Bogdanova ES, et al. Findings to the flora of Russia and adjacent countries: New national and regional vascular plant records, 3. *Botanica Pacifica*. 2021;10(1):91-92. doi: [10.17581/bp.2021.10110](https://doi.org/10.17581/bp.2021.10110)
12. Juramurodov I, Tojibaev K, Nikitina E, Makhmudjanov D, Yusupov Z, Deng T, Dehkanov D. *Hedysarum sunhangii* (Fabaceae, *Hedysareae*), a new species from Pamir-Alay (Babatag Ridge - Uzbekistan). *Phytotaxa*. 2021;524(1):1-13. doi: [10.11646/phytotaxa.524.1.1](https://doi.org/10.11646/phytotaxa.524.1.1)
13. Turland NJ, Wiersema JH, Barrie FR, Greuter W, Hawksworth DL, Herendeen PS, Knapp S, Kusber W-H, Li D-Z, Marhold K, May TW, McNeill J, Monro AM, Prado J, Price MJ, Smith GF. (eds.). 2018: International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. Regnum Vegetabile 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books. doi: [10.12705/Code.2018](https://doi.org/10.12705/Code.2018)
14. *Opredelitel' rasteniy Sredney Azii*. Rod Kopeechnik – *Hedysarum* L. [Conspectus Florae Asiae Mediae. Genus *Sweetvetch* – *Hedysarum* L.]. Vol. 6. Kamelin RV, Kovalevskaya SS and Nabiev MM, editors. Tashkent: Fan Uzbek. SSR Publ.; 1983. pp. 286-311.

15. *Krasnaya kniga Respubliki Uzbekistan* [The Red Data Book of the Republic of Uzbekistan]. Vol. 1. Hassanov FO, editor. Tashkent: Chinor ENK Publ.; 2019. 359 p.

Информация об авторах:

Журамуродов Ином Жалилович, м.н.с. лаборатории «Флора Узбекистана», Институт ботаники Академии наук Республики Узбекистан (Узбекистан, 100187, г. Ташкент, Мирзо-Улугбекский район, ул. Дурмон Юлий, 32).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4972-8919>

E-mail: ijuramurodov@mail.ru

Бялт Вячеслав Вячеславович, канд. биол. наук, с.н.с. Отдела «Гербарий высших растений», Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук (Российская Федерация, 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-2529-4389>

E-mail: byalt66@mail.ru; VByalt@binran.ru

Мирзалиева Дилафруз Усмоналиевна, м.н.с. лаборатории «Флора Узбекистана», Институт ботаники Академии наук Республики Узбекистан (Узбекистан, 100187, г. Ташкент, Мирзо-Улугбекский район, ул. Дурмон Юлий, 32).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1785-2851>

E-mail: dil-lafruz@mail.ru

Тожибаев Комилжон Шаробитдинович, академик, д-р биол. наук, зав. лаборатории «Флора Узбекистана», Институт ботаники Академии наук Республики Узбекистан (Узбекистан, 100187, г. Ташкент, Мирзо-Улугбекский район, ул. Дурмон Юлий, 32).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-2846-5777>

E-mail: ktojibaev@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Juramurodov Inom J, Junior Researcher, Flora of Uzbekistan Laboratory, Institute of Botany, Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan, 32 Durmon Yuli Str., Tashkent 100125, Uzbekistan.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4972-8919>

E-mail: ijuramurodov@mail.ru

Byalt Vyacheslav V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Department of Herbarium of Higher Plants, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Prof. Popova Str., St. Petersburg 197273, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-2529-4389>

E-mail: byalt66@mail.ru; VByalt@binran.ru

Mirzalieva Dilafruz U, Junior Researcher, Flora of Uzbekistan Laboratory, Institute of Botany, Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan, 32 Durmon Yuli Str., Tashkent 100125, Uzbekistan.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1785-2851>

E-mail: dil-lafruz@mail.ru

Tojibaev Komiljon Sh, Academician, Dr. Sci. (Biol.), Head of the Flora of Uzbekistan Laboratory, Institute of Botany, Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan, 32 Durmon Yuli Str., Tashkent 100125, Uzbekistan.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-2846-5777>

E-mail: ktojibaev@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Поступила в редакцию 28.10.2021 г.; повторно 07.02.2022 г.;
принята 17.02.2022 г.; опубликована 20.05.2022 г.*

*Received 28 October 2021; Revised 07 February 2022;
Accepted 17 February 2022; Published 20 May 2022.*

Научная статья
УДК 582.795:58.009:574.3
doi: 10.17223/19988591/57/2

Характеристика изолированных популяций *Tilia nasczokinii* Stepanov (Tiliaceae) в окрестностях Красноярска

Мария Ильинична Седаева¹, Александр Карлович Экарт²,
Николай Витальевич Степанов³, Леонид Владиленович Кривобоков⁴,
Анна Николаевна Кравченко⁵

^{1, 2, 4, 5} Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение
Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН»,
Красноярск, Россия

³ Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

¹ msedaeva@ksc.krasn.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4089-1691>

² aekart@yandex.ru, <https://orcid.org/000-0002-8106-596X>

³ stepanov-nik@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0692-8796>

⁴ leo_kr@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4105-6281>

⁵ kravchenko-anna.n@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4436-7942>

Аннотация. Исследованы две малочисленные изолированные популяции реликтового вида *Tilia nasczokinii*, произрастающие в окрестностях Красноярска. Деревья липы входят в состав древостоя сосняков осочково-мелкотравных и осочково-крупнотравных, а также сосново-березового осочково-разнотравного леса. Общая численность популяции на левом берегу Енисея составляет 305 особей, на правом – 196 особей. Обе популяции имеют полночленную онтогенетическую структуру со значительным преобладанием растений прегенеративной группы (92,3% на левом и 89,3% на правом берегу). Высокое генотипическое разнообразие свидетельствует о значительной роли семенного размножения в самоподдержании популяций. Вклад вегетативного возобновления также существен и составляет 33,8% на левом и 50% на правом берегу. Взрослые растения *T. nasczokinii* имеют габитус одноствольных и кустовидных деревьев. В целом для двух популяций установлено, что виргинильные особи имеют среднюю высоту $6,0 \pm 0,31$ м и диаметр ствола $5,1 \pm 0,32$ см, генеративные – $13,7 \pm 0,71$ м и $12,2 \pm 0,56$ см соответственно. По размерам *T. nasczokinii* значительно уступает как *T. sibirica*, так и *T. cordata*. Большинство деревьев (58% на левом и 77% на правом берегу) являются здоровыми, что характеризует природно-климатические условия окрестностей Красноярска как благоприятные для произрастания липы. Существование уникальных популяций *T. nasczokinii* возможно только при сохранении естественных фитоценозов с ее участием.

Ключевые слова: *Tilia nasczokinii*, реликтовые популяции, онтогенетическая структура, клональность, габитус, жизненное состояние

Источник финансирования: работа выполнена в рамках базового проекта ИЛ СО РАН-2021-2025 «Функционально-динамическая индикация биоразнообразия лесов Сибири» № 0287-2021-0009 и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, Правительства Красноярского края и Красноярского краевого фонда поддержки научной и научно-технической деятельности в рамках научного проекта № 19-44-240006 п_а.

Благодарности: авторы выражают искреннюю благодарность научным сотрудникам Национального парка «Красноярские Столбы» А.А. Кнорре и Д.Ю. Полянской, а также научному сотруднику Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН М.Е. Коноваловой за предоставление информации о местонахождении популяций липы.

Для цитирования: Седяева М.И., Экарт А.К., Степанов Н.В., Кривобоков Л.В., Кравченко А.Н. Характеристика изолированных популяций *Tilia nasczokinii* Stepanov (Tiliaceae) в окрестностях Красноярска // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 57. С. 28–45. doi: 10.17223/19988591/57/2

Original article

doi: 10.17223/19988591/57/2

Characteristics of isolated *Tilia nasczokinii* Stepanov (Tiliaceae) populations near Krasnoyarsk

Maria I. Sedaeva¹, Alexandr K. Ekart², Nikolay V. Stepanov³,
Leonid V. Krivobokov⁴, Anna N. Kravchenko⁵

^{1, 2, 4, 5} VN Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russian Federation

³ Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russian Federation

¹ msedaeva@ksc.krasn.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4089-1691>

² aekart@yandex.ru, <https://orcid.org/000-0002-8106-596X>

³ stepanov-nik@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0692-8796>

⁴ leo_kr@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4105-6281>

⁵ kravchenko-anna.n@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4436-7942>

Summary. *Tilia* genus in Siberia is a relict element of flora which grows as isolated plots. Some authors consider Siberian lime as *Tilia sibirica* Bayer. Two small lime populations near Krasnoyarsk have been described as a separate species *Tilia nasczokinii* Stepanov. Both *T. sibirica* and *T. nasczokinii* retain the ambiguous status in the modern international nomenclature of plants. The facts concerning the presence of a number of relict nemoral species among *T. nasczokinii* satellites indicate the relict origin of its populations. Recent investigations have ascertained that *T. nasczokinii* species is essentially genetically removed both from *T. cordata* and *T. sibirica*. This confirms the relict origin of the populations. The aim of our investigation is to determine the number of lime plants and their sizes, to find out the ontogenetic structure and reproduction character of relict *T. nasczokinii* populations and to estimate the vitality of the plants.

T. nasczokinii populations are located on different banks of the Yenisei River. The first population is on the left bank (from 55°57'34"N, 92°28'07"E to 55°57'51"N, 92°30'10"E) and the second one is on the right bank (55°57'26"N, 92°46'41"E) (See Fig. 1). We made a general geobotanical description of phytocenosis. The ontogenetic status was determined for each *T. nasczokinii* plant. The sizes (height and diameter at 1.3 m) and the vital status were established for virginile and generative plants. In order to assess the contribution of vegetative and seed reproduction, we calculated the index of genotypic richness R (Dorken, Eckert, 2001) and clonal heterogeneity D* (Arnaud-Haond et al., 2007) using the GenClone v2.0 program (Arnaud-Haond and Belkhir, 2007) on the basis of genotype analysis of 11 polymorphic nuclear microsatellite loci (Ekart et al., 2021). Also, we determined the number of unique multi-locus genotypes (MLG) in every population.

As a result of our research, 305 *T. nasczokinii* plants were found in the left bank population (39 of them are large trees, others belong to the undergrowth) and 196 plants (30 from them are rather large) on the right bank. *T. nasczokinii* is a part of pine and pine-birch forests with *Carex macroura* Meinsh. and other grasses which have the average closeness of crowns (0.55-0.65). On the right bank, all the lime trees grow on the area of 1.5 ha. On the left bank, they are located on the area of 370 ha as individual trees or as groups up to 7 big trees and 5-96 small plants. The distance between the groups is rather long: from 500 to 1000 m. It is demonstrated that both investigated populations have a similar ontogenetic structure (See Fig. 2). Juvenile and immature plants occupy the biggest part (84% on the left bank and 77% on the right). Not many current year sprouts were found both on the left (2%) and on the right bank (8%). As it is typical for the lime, senile plants were practically absent (only one plant was found on the left bank). The calculated indexes R and D* were rather high (0.731 and 0.987 in general for both populations). We showed that most of the analyzed plants are not the parts of clones but there are some clones with a few ramets. In the left bank population, from 77 analyzed individuals we recognized 61 unique MLG and 10 (16.4%) of them have 2-5 ramets. On the right bank, 32 individuals were analyzed and among 19 MLG there were 3 (15.8%) clones with 2, 5 and 9 ramets. The genotypic diversity of *T. nasczokinii* is higher than that of *T. sibirica* in Kemerovo region (R=0.661) but slightly lower than that of *T. cordata* (R=0.938). The high genotypic diversity demonstrates the significant role of seeds in the self-reproduction of *T. nasczokinii* populations. The contribution of vegetative reproduction is also considerable (33.8% on the left and 50% on the right banks). It turns out that the sizes of virginile trees in both populations are very close (See Table), the differences in the average values are insignificant at $p=0.05$. The generative trees in the left bank population are higher than in the right bank population, and they are rather close in diameter. In general, for both populations the virginile trees have the average height of 6.0 ± 0.31 m and trunk diameter of 5.1 ± 0.32 cm, with the generative trees being 13.7 ± 0.71 m and 12.2 ± 0.56 cm, accordingly. Individuals of these groups have the habitus of single-stemmed (56.4% on the left and 73.3% on the right bank) and bush-like trees (See Fig. 3). *T. nasczokinii* is much smaller than both *T. sibirica* and *T. cordata*. The large part (58% on the left bank and 77% on the right) of *T. nasczokinii* trees has the vitality status "healthy" (See Fig. 4).

Thus, both *T. nasczokinii* populations are characterized by the normal ontogenetic structure with the complete left-handed spectrum. They are able to reproduce both by seeds and by vegetative organs. The existence of unique *T. nasczokinii* populations is possible only if the natural phytocenosis with its participation is preserved.

The article contains 4 Figures, 1 Table and 36 References.

Keywords: *Tilia nasczokinii*, relict populations, ontogenetic structure, clonality, habitus, vitality

Funding: The reported study was carried out within the framework of the basic project IL SB RAS-2021-2025 No. 0287-2021-0009 and supported by the Russian Foundation for Basic Research, Government of Krasnoyarsk Region, Krasnoyarsk Region Science and Technology Support Fund (Project No. 19-44-240006 p_a).

Acknowledgments: The authors express their sincere gratitude to the Researchers of Krasnoyarskie Stolby National Park Anastasia A. Knorre and Dana Yu. Polyanskaya and the Researcher of V.N. Sukachev Institute of Forest SB RAS Maria Ye. Konovalova for sharing information about *Tilia nasczokinii* populations' location.

For citation: Sedaeva MI, Ekart AK, Stepanov NV, Krivobokov LV, Kravchenko AN. Characteristics of isolated *Tilia nasczokinii* Stepanov (Tiliaceae) populations near Krasnoyarsk. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;57:28-45. doi: 10.17223/19988591/57/2. In Russian, English Summary

Введение

В Сибири род *Tilia* – реликтовый элемент флоры. Липа входила в состав широколиственных лесов, распространенных некогда сплошным поясом в Евразии [1, 2]. В настоящее время на территории Сибири она встречается в виде изолированных участков и рассматривается рядом авторов как *Tilia sibirica* Bayer [3]. В то же время другие авторы относят липу сибирскую к *Tilia cordata* Mill. [4] либо считают восточные популяции липы подвидом *Tilia cordata* subsp. *sibirica* (Fischer ex Bayer) Pigott [5]. Красноярские популяции липы описаны как самостоятельный вид – *Tilia nasczokinii* Stepanov [6]. В современной международной номенклатуре растений как *T. sibirica*, так и *T. nasczokinii* остаются неопределенными таксонами [7].

Наиболее крупный массив липы в Сибири расположен в Кемеровской области – государственный памятник природы «Липовый остров». Этому насаждению посвящен целый ряд исследований [8–11]. Кроме того, есть сведения и о других небольших малоизученных популяциях липы в Новосибирской, Кемеровской, Томской областях и в Алтайском крае [12, 13].

Самым удаленным восточным естественным местонахождением липы в Сибири являются окрестности Красноярска. Здесь липа описана еще в XIX в. Она указывалась для Частоостровской волости по берегам Енисея, на острове недалеко от устья реки Кача, по левому берегу в 18 км выше Красноярска, на правом берегу около поселка Базаиха [14]. На реликтовый характер местообитаний липы указывают факты нахождения среди её спутников в окрестностях Красноярска ряда неморальных реликтовых видов: *Anemonoides jenssenii* (Korsh.) Holub, *Camptosorus sibiricus* Rupr., *Cardamine impatiens* L., *Viola dactyloides* Schult., *Circaea lutetiana* L., *C. caulescens* (Kom.) Nakai, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Menispermum dauricum* DC, *Festuca extremiorientalis* Ohwi, *F. gigantea* (L.) Vill., *F. altissima* All., *Poa remota* Forsell., *Stachys sylvatica* L., *Alfredia cernua* (L.) Cass. *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv., *Veronica officinalis* L., *Asplenium trichomanes* L., *Elymus pendulinus* (Nevski) Tzvel. [14–17]. Недавними исследованиями установлена существенная генетическая дифференциация *T. nasczokinii* как от *T. cordata*, так и от *T. sibirica*, что подтверждает ее реликтовое происхождение [18, 19].

На сегодняшний день достоверно известно о двух малочисленных популяциях *T. nasczokinii* вблизи Красноярска. Первая находится на левом берегу Енисея на склоне хребта, расположенном между речками Караульная и Минжуль (левые притоки Енисея) и на прилегающем к нему Манском займище, которое представляет собой пологую надпойменную террасу, расположенную напротив устья реки Мана (правый приток Енисея). Вторая популяция находится на правом берегу Енисея в долине ручья Каштак (левый приток реки Базаиха – правого притока Енисея).

В правобережной популяции в долине Каштака в разные годы проводились многоплановые исследования [15]. В 2016 г. сотрудниками национального парка «Красноярские Столбы» заложена постоянная пробная

площадь по изучению ценопопуляции липы [20]. О левобережной популяции *T. nasczokinii* информации крайне мало. Последнее сообщение о примерном местонахождении здесь нескольких деревьев липы и об их состоянии относится к 1952 г. [21]. Более поздние сведения о существовании и сохранности левобережной популяции отсутствуют. До настоящего времени также оставалась неизвестной численность обеих популяций *T. nasczokinii*.

Цель данного исследования – определение численности, онтогенетической структуры и характера воспроизводства реликтовых популяций *T. nasczokinii* в окрестностях Красноярска, а также оценка размеров и жизненного состояния составляющих их особей.

Материалы и методики исследования

В 2019–2020 гг. авторами проведено обследование двух известных местонахождений *T. nasczokinii* в окрестностях Красноярска. На левом берегу Енисея растения липы обнаружены на высоте от 150 до 200 м над ур. м. в нижней части склона хребта крутизной 10° южной экспозиции между речками Караульная и Минжуль (от 55°57'34"N, 92°28'42"E до 55°57'53"N, 92°29'32"E) и на Манском займище (от 55°57'34"N, 92°28'07"E до 55°57'51"N, 92°30'10"E). На правом берегу Енисея липа произрастает в долине ручья Каштак (55°57'26"N, 92°46'41"E) в средней части юго-восточного склона крутизной 30° в пределах высот 280–340 м над ур. м.

Антропогенное воздействие в обследованных сообществах невелико, поскольку левобережная популяция находится в незаселенной труднодоступной для транспорта местности и удалена от границы города Красноярска на 15 км, правобережная входит в охранную зону национального парка «Красноярские Столбы».

Район исследований характеризуется резко континентальным климатом с большой годовой (33,7 °C) и суточной (1,6–8,3 °C) амплитудами колебаний температуры воздуха. По данным ближайшей метеостанции «Столбы», средняя годовая температура воздуха составляет –0,9 °C, абсолютный минимум –45 °C, абсолютный максимум +36 °C. Средняя дата последнего заморозка 29 мая, первого – 18 сентября. Продолжительность безморозного периода 111 дней, вегетационного периода – 138 дней [22]. Годовое количество осадков составляет 601 мм, большая часть их (454 мм) выпадает в теплое время года (4–10-й месяцы). Высота снежного покрова составляет от 12 до 56 см в разные годы [23]. Почвенный покров на Манском займище сформирован аллювиальной дерново-карбонатной оподзоленной среднесуглинистой почвой [24]. На склонах хребтов распространены горные серые лесные оподзоленные суглинистые почвы [25].

В правобережной популяции все растения липы сосредоточены на относительно небольшой площади (1,5 га), поэтому здесь произведен сплошной пересчет всех экземпляров. На левом берегу обследована площадь 370 га, в каждом месте обнаружения липы закладывалась учетная площадка. Всего заложено 8 учетных площадок размером от 20×20 до 100×250 м

(рис. 1) [26, 27], число крупных деревьев липы на них варьирует от 1 до 12, а подроста – от 5 до 96. По характеру надземной части в качестве счетной единицы принято либо одноствольное дерево, либо кустовидное многоствольное дерево, имеющее несколько стволов, возникших из спящих почек у основания материнского ствола [26] или на подземных плагиотропных побегах – ксилоризомах [28].

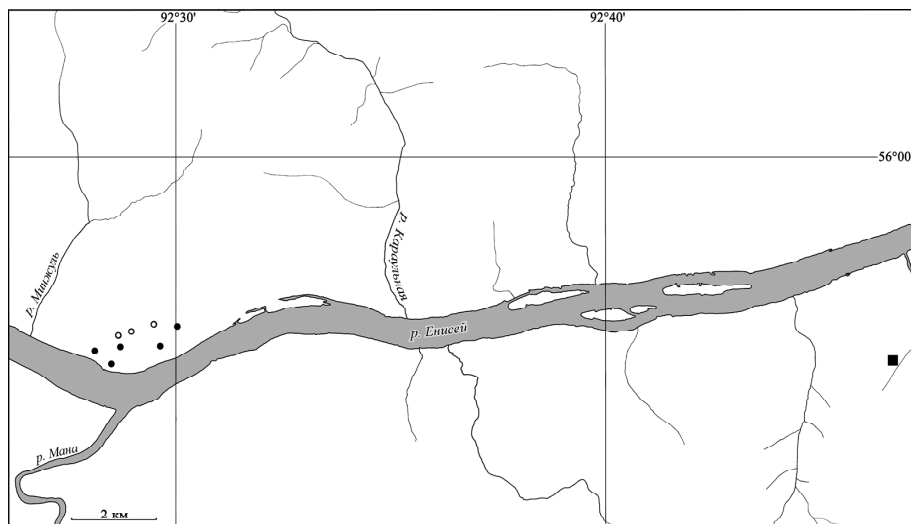


Рис. 1. Расположение учетных площадок в популяциях *Tilia nasczokinii* в окрестностях Красноярска

[Fig. 1. Location of record plots in *Tilia nasczokinii* populations near Krasnoyarsk]

- – долина ручья Каштак [Valey of the Kashtak brook];
- – Манское займище [Manskoye zaimeshe];
- – склон хребта [Ridge slope]

Характеристика фитоценозов с участием *T. nasczokinii* выполнена согласно методическим рекомендациям В.С. Ипатова и Д.М. Мирина [29]. В правобережной популяции геоботанические описания проведены на всей учетной площади, в левобережной – отдельно на склоне хребта и на Манском займище, поскольку эти участки отличаются по видовому составу фитоценозов. Все латинские названия растений приведены по С.К. Черепанову [3].

При изучении онтогенетической структуры выделены следующие группы особей: всходы (проростки текущего года, сохраняющие семядоли), ювенильные и имматурные (молодые неветвящиеся и ветвящиеся растения с несформированной кроной, когда боковые веточки расположены ниже 1 м), виргинильные (молодые деревца, имеющие сформированную крону, у которых ствол очищен от боковых ветвей выше 1 м, но не образующие генеративных органов), генеративные (взрослые плодоносящие деревья) и сенильные (старые отмирающие, утратившие способность к плодоношению) [26, 30].

У всех деревьев виргинильной и генеративной групп определено число стволов, их высота (для согнутых стволов – их длина) и диаметр на высоте 1,3 м с помощью мерной вилки и электронного высотомера «Haglof» (Швеция). У многоствольных деревьев в расчет приняты стволы с максимальной высотой. Кроме того, у всех деревьев этих групп произведена оценка жизненного состояния. Выделены здоровые, ослабленные и усыхающие деревья [31]. К здоровым отнесены деревья без внешних признаков ослабления, с нормальной густотой кроны и с не превышающей 10% поврежденностью листьев. К категории ослабленных – деревья с ажурной кроной, усыханием отдельных ветвей или части стволов, с повреждением от 10 до 60% листьев. К усыхающим – деревья с сильно изреженной или разрушенной кроной, усыханием крупных ветвей и целых стволов, с более чем 60% поврежденных листьев.

Для оценки вклада вегетативного и семенного размножения определены показатели клональности на основе анализа генотипов 11 полиморфных ядерных микросателлитных локусов в программе GenClone v2.0 [32]. Используемые локусы и методика их исследования описаны ранее [18]. Объем выборки составлял 77 особей разного возраста на левом берегу и 32 – на правом берегу Енисея. Определено число уникальных мультилокусных генотипов (МЛГ) G. Рассчитан индекс генотипического разнообразия $R = (G-1)/(N-1)$, где N – количество проанализированных особей [33]. Для описания клональной гетерогенности использован адаптированный для генетических исследований индекс Симпсона D^* [34]. Значения показателей R и D^* могут колебаться от 0, если популяция состоит из рамет одного клона, до 1, когда все особи генетически уникальны.

Результаты исследования и обсуждение

В результате обследования двух мест произрастания *T. nasczokinii* на левом и на правом берегу Енисея произведено общее геоботаническое описание фитоценозов, установлена численность популяций этого вида, охарактеризованы составляющие их особи и выявлены особенности расположения растений по площади.

В левобережной популяции на Манском займище и на склоне прилегающего хребта всего обнаружено 305 особей липы, из них 39 – деревья, входящие в состав древесного яруса, остальные растения относятся к подросту. Они произрастают по одному или группами до 7 крупных особей и от 5 до 96 шт. подроста. Расстояние между группами довольно велико – от 500 до 1 000 м.

На Манском займище растительность представлена сосняком осочково-мелкотравным. Древостой одноярусный, разновозрастный, сомкнутостью 0,55, высотой 16–22 м, сложен *Pinus sylvestris* L., с незначительной примесью *Betula pendula* Roth и *Larix sibirica* Ledeb. Подлесок разреженный, сомкнутостью в среднем 0,1, высотой 1–5 м, состоит из *Sorbus sibirica* Hedl., *Rosa acicularis* Lindl. Подрост представлен *Pinus sylvestris*, *Abies sibirica*

Ledeb., *Betula pendula*, *Picea obovata* Ledeb., *Populus tremula* L., *Larix sibirica*, *Tilia nasczokinii*. Травяной ярус включает 35 видов, четко на подъярусы не делится, высота его 10–40 см, проективное покрытие в среднем 35%. Преобладает *Carex macroura* Meinsh., содоминируют *Iris ruthenica* Ker Gawl., *Pyrola rotundifolia* L., *Equisetum pratense* Ehrh., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Viola uniflora* L. Мохово-лишайниковый покров слабо развит (общее проективное покрытие – 20%), слагают его, в основном, небольшие куртины *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., *Dicranum polysetum* Sw.

На склоне хребта растёт сосново-березовый осочково-разнотравный лес. Древостой одноярусный, разновозрастный, сомкнутостью 0,6, высотой 14–24 м, сложен *Pinus sylvestris* и *Betula pendula*, с незначительной примесью *Populus tremula*, *Larix sibirica*, *Tilia nasczokinii*. Подлесок разреженный, сомкнутостью в среднем 0,05, высотой 1–5 м, слагают его *Sorbus sibirica*, *Rosa acicularis*, *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Spiraea media* Franz Schmidt, *S. chamaedryfolia* L., *Salix taraikensis* Kimura, *Padus avium* Mill. В подросте присутствуют *Betula pendula*, *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, *P. sibirica*, *Populus tremula*, *Tilia nasczokinii*. Травяной ярус включает 60 видов, четко на подъярусы не делится, высотой 10–50 см, проективное покрытие его в среднем 45%. Явно выраженных доминантов нет, преобладают *Carex macroura*, *Iris ruthenica*, *Equisetum pratense*, *Calamagrostis obtusata* Trin., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. Мохово-лишайниковый покров на почве отсутствует, отдельные куртины мхов и лишайников, в основном, на валеже.

В правобережной популяции в долине Каштака всего произрастает 196 особей *T. nasczokinii*, 30 из них – относительно крупные деревья, остальные представлены подростом. Здесь липа входит в состав сосняка осочково-крупнотравного. Древостой одноярусный, разновозрастный, сомкнутостью 0,65, высотой 12–17 м, сложен *Pinus sylvestris*, в примеси *Betula pendula*, *Populus tremula* и *Tilia nasczokinii*. Подлесок разреженный, сомкнутостью 0,15, высотой 1–3 м, слагают его *Cotoneaster melanocarpus*, *Sorbus sibirica*, *Caragana arborescens* Lam., *Rosa majalis* Herrm., *R. acicularis*, *Rubus idaeus* L., *Spiraea chamaedryfolia*, *S. media*, *Crataegus sanguinea* Pall. Подрост представлен *Abies sibirica*, *Betula pendula*, *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Tilia nasczokinii*. Травяной ярус многовидовой (80 видов), четко на подъярусы не делится, высота его – 25–50 см, проективное покрытие в среднем составляет 50%. Явно выраженных доминантов нет, преобладают *Carex macroura*, *Pteridium aquilinum*, *Brachypodium pinnatum*, *Rubus saxatilis* L., *Lathyrus frolovii* Rupr., *Iris ruthenica*. Мохово-лишайниковый покров не развит, отдельные куртины мхов и лишайников, в основном, на валеже.

Исследуемые популяции имеют схожую онтогенетическую структуру (рис. 2). Максимальное количество составляют ювенильные и имматурные растения (84% в левобережной и 77% в правобережной популяции). Наличие небольшого количества (2 и 8,2% соответственно) проростков текуще-

го года позволяет предположить, что в популяциях присутствуют семенные экземпляры молодых растений. Генеративных деревьев немного больше (7,2% в левобережной и 11,2% в правобережной популяции), чем виргинильных (6,3 и 4,1% соответственно). В левобережной популяции обнаружена одна сенильная особь, в правобережной популяции деревья этой группы отсутствуют. Ранее отмечалось, что для липы свойственно отсутствие сенильных экземпляров, поскольку деревья этого вида отмирают, не переставая плодоносить [28]. В связи с этим обе популяции можно охарактеризовать как полночленные, содержащие особи всех возрастных состояний [30], имеющие левосторонний онтогенетический спектр. Такие спектры характерны и для других видов лесных древесных растений [30, 35], в частности, для *T. cordata* в разных частях ее ареала [28].

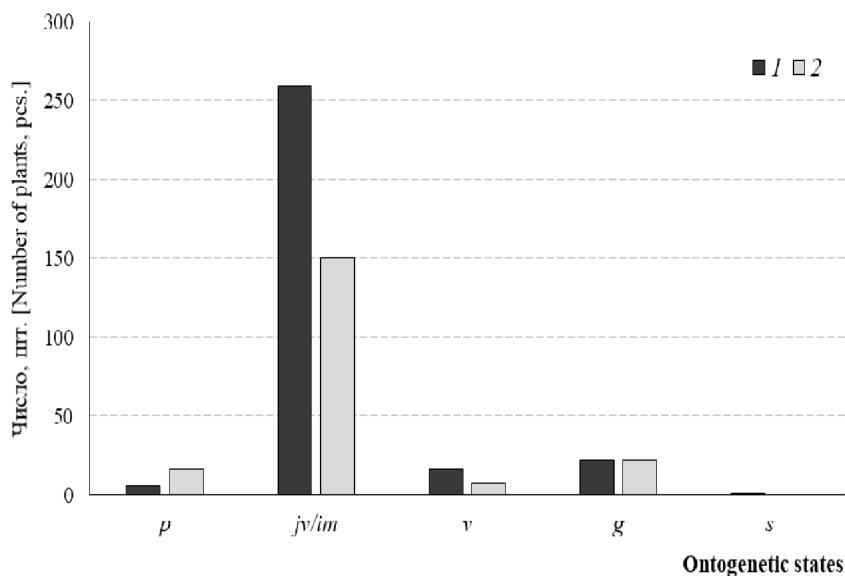


Рис. 2. Онтогенетическая структура популяций *Tilia nasczokinii*.

Онтогенетическое состояние: *p* – всходы текущего года; *jv/im* – ювенильное и имматурное; *v* – виргинильное; *g* – генеративное; *s* – сенильное.

Место произрастания: 1 – левый берег Енисея; 2 – правый берег Енисея

[Fig. 2. Ontogenetic structure of *Tilia nasczokinii* populations.

Ontogenetic states (X-axis): *p* - current year sprouts; *jv/im* - juvenile and immature;

v - virginile; *g* - reproductive; *s* - senile.

Site: 1 - Left bank of the Yenisei River; 2 - Right bank of the Yenisei River]

Возобновление в исследованных популяциях липы происходит как вегетативным, так и семенным путем. Индексы генотипического разнообразия (*R*) и клональной гетерогенности (*D**) составили соответственно 0,790 и 0,990 в левобережной, 0,581 и 0,987 в правобережной популяции (0,731 и 0,987 в целом для двух популяций). Полученные значения этих показателей свидетельствуют о том, что большинство проанализированных расте-

ний не являются частью клонов, а имеющиеся клоны представлены небольшим числом особей. Генотипическое разнообразие *T. nasczokinii* оказалось выше, чем у *T. sibirica* в Кемеровской области ($R = 0,661$), но несколько ниже, чем у *T. cordata* ($R = 0,938$) [11].

В левобережной популяции выявлен 61 уникальный МЛГ, из которых 10 (16,4%) имели от двух до пяти рамет. В правобережной из 19 МЛГ обнаружено три (15,8%) клона с двумя, пятью и девятью раметами. В обеих популяциях наблюдается существенный вклад (33,8% проанализированных особей в левобережной и 50% в правобережной популяции) вегетативного возобновления. Однако оно не является преобладающим по сравнению с семенным. Выявленное высокое генотипическое разнообразие показывает значительную роль семенного размножения в самоподдержании популяций *T. nasczokinii*. Для *T. cordata* приводилась большая доля вегетативных экземпляров: в центральной части ареала 77–80%, а в северо-восточной – 100% [28]. У *T. sibirica* в Кемеровской области отмечалось небольшое количество всходов – от 0,43 до 0,60–0,70 шт./м² [10]. В то же время близкие к полученным для *T. nasczokinii* значения доли вегетативных экземпляров у *T. sibirica* на территории «Липового острова» (42,5%) приводит S.A. Logan с соавт. [11]. Основной причиной, мешающей семенному возобновлению, эти авторы считают наличие высокого травостоя, который препятствует прорастанию семян и развитию всходов липы. По всей видимости, в окрестностях Красноярска под пологом среднесомкнутых сосновых насаждений сложились благоприятные условия для семенного воспроизводства *T. nasczokinii*, характеризующиеся достаточными показателями освещенности и влажности. Преобладание прегенеративных особей характеризует популяции как нормальные, способные к самоподдержанию [30]. Можно предположить, что при отсутствии нарушения местообитаний в дальнейшем численность генеративных особей будет возрастать.

Размеры деревьев виргинильной группы в обеих популяциях оказались очень близки (таблица), различия средних значений между популяциями незначительны при уровне значимости $p=0,05$. Деревья генеративной группы в левобережной популяции по высоте достоверно больше, чем в правобережной, а по диаметру они существенно не различаются. В целом для двух популяций виргинильные особи имели среднюю высоту $6,0 \pm 0,31$ м и диаметр ствола $5,1 \pm 0,32$ см, а генеративные – $13,7 \pm 0,71$ м и $12,2 \pm 0,56$ см соответственно. *T. nasczokinii* значительно уступает в размерах *T. cordata*, деревья которой в оптимальных условиях достигают 25–33 м в высоту и более 100 см в диаметре [4]. Лишь при произрастании липы сердцевидной во втором ярусе сосново-березовых лесов ее высота не превышает 10–15 м [28]. Растения *T. sibirica* также крупнее, чем *T. nasczokinii*. Так, деревья на территории «Липового острова» имеют высоту 20–30 м, а окружность ствола на высоте 1,3 м у них составляет от 90–95 до 154,9 см (отдельные экземпляры до 312 см), что в пересчете на диаметр ствола составляет 28,7–49,3 см (до 99,4 см) [9]. Различия в размерах, по-видимому, обусловлены как условиями произрастания, так и видовыми особенностями *T. nasczokinii*.

В 1932 г. на Манском займище М.М. Ильин обнаружил несколько экземпляров липы в виде «низкорослого нецветущего кустарника, представлявшего собой корневую поросль» [14]. Позднее у липы здесь было отмечено наличие плодоношения [21]. Наблюдения показали, что в настоящее время растения *T. nasczokinii* в этой популяции имеют габитус одноствольных (56,6%) и кустовидных (43,6%) деревьев (рис. 3). Отдельные экземпляры достигают почти 24 м в высоту и 20 см в диаметре (см. таблицу).

Характеристика деревьев *Tilia nasczokinii* в окрестностях Красноярска
[Characteristics of *Tilia nasczokinii* trees near Krasnoyarsk]

Место произрастания [Site]	Высота, м [Height, m]		Диаметр ствола на 1,3 м, см [Trunk diameter at 1.3 m, cm]		Число кустовидных деревьев, шт. / % [Number of bush-like trees, psc. / %]
	Виргинильные [Virginile]	Генеративные [Reproductive]	Виргинильные [Virginile]	Генеративные [Reproductive]	
Левый берег Енисея [Left bank of the Yenisei River]	6,1±0,28 4,0–8,0	14,5±0,64 6,0–23,7	5,2±0,39 3,2–8,6	12,9±0,55 5,7–20,1	17 / 43,6
Правый берег Енисея [Right bank of the Yenisei River]	5,6±1,03 4,0–9,0	11,6±0,74 5,0–20,7	4,8±0,60 3,5–6,4	11,1±0,58 7,0–18,2	8 / 26,7

Примечание. Вверху приведены средние значения и их ошибки, внизу – минимальные и максимальные значения.

[Note. Mean values and their errors are at the top; min and max values are at the bottom].



Рис. 3. Внешний вид кустовидного дерева *Tilia nasczokinii* на Манском займище (фото А.К. Экарт)

[Fig. 3. Habitus of the bush-like *Tilia nasczokinii* tree in Manskoye zaimishche. Photo by Alexandr Ekart]

Известно, что в долине ручья Каштак в начале 1950-х гг. пять крупных куртин липы обильно цвели и плодоносили. В высоту они были 8–12 м, диаметр составлял 6–18 см, одно дерево имело высоту 13 м и диаметр ствола 15–18 см [15, 21]. В 2016 г. для липы в данной популяции приводится средняя высота 8,3 (до 14) м и диаметр 7,6 (до 18,2) см [20]. Из таблицы видно, что в данной популяции растения *T. nasczokinii* представлены в основном одноствольными деревьями (73,3%) и к 2020 г. их размеры в среднем увеличились.

Большинство деревьев *T. nasczokinii* в обеих популяциях (58% на левом и 77% на правом берегу) можно отнести к категории «здоровые» (рис. 4). Исходя из этого, а также из того, что размеры деревьев в последние годы увеличились, а в онтогенетическом спектре преобладают ювенильные и имматурные растения, можно заключить, что в настоящее время условия окрестностей Красноярска благоприятны для произрастания липы.

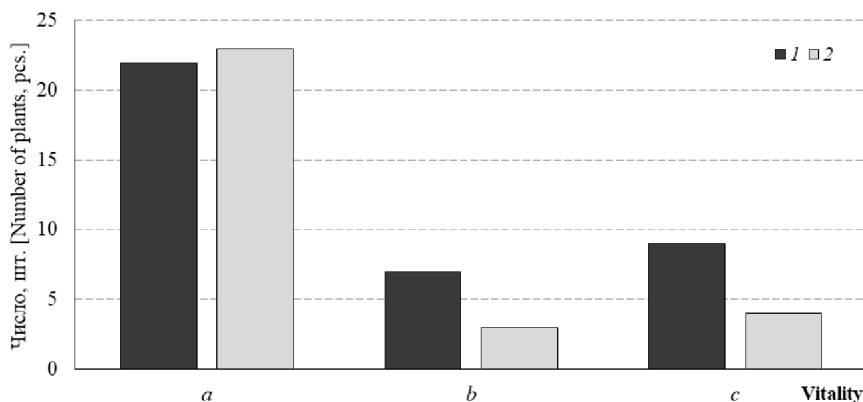


Рис. 4. Распределение деревьев *Tilia nasczokinii* по категориям жизненного состояния.

Жизненное состояние особей: *a* – здоровое; *b* – ослабленное; *c* – усыхающее.

Место произрастания: 1 – левый берег Енисея; 2 – правый берег Енисея

[Fig. 4. Distribution of *Tilia nasczokinii* trees according to their vitality.

Vitality (X-axis): *a* - healthy; *b* - depressed; *c* - drying.

Site: 1 - Left bank of the Yenisei River; 2 - Right bank of the Yenisei River]

Следует отметить, что в обеих популяциях некоторые деревья имеют стволы, согнутые в виде дуги (см. рис. 3). Такие согнутые стволы нередко касаются верхней частью поверхности земли и укореняются. Полностью лежащие стволы укореняются в нескольких местах, образуя новые побеги. Таким образом, усыхающие деревья липы могут давать начало куртинам и кустовидным деревьям вегетативного происхождения. Такая же особенность к укоренению побегов и стволов отмечалась у *T. cordata* и *T. sibirica* [28, 36].

Заключение

Две реликтовые популяции *T. nasczokinii* в окрестностях Красноярска имеют крайне низкую численность: на левом берегу Енисея – 305, на пра-

вом – 196 особей. Популяции характеризуются полночленной онтогенетической структурой с преобладанием особей прегенеративной группы, что в дальнейшем может способствовать увеличению численности этого вида. Генотипическое разнообразие *T. nasczokinii* оказалось выше, чем у *T. sibirica* в Кемеровской области, но несколько ниже, чем у *T. cordata*. В левобережной популяции у 77 проанализированных особей выявлен 61 уникальный МЛГ, из которых 10 имели от двух до пяти рамет. В правобережной у 32 особей обнаружено 19 МЛГ, три из которых являлись клонами с двумя, пятью и девятью раментами. Высокое генотипическое разнообразие свидетельствует о значительной роли семенного размножения, однако вклад вегетативного возобновления также существен. Таким образом, популяции *T. nasczokinii* способны к самоподдержанию как семенным, так и вегетативным путем. Взрослые растения имеют габитус одноствольных и кустовидных деревьев, большая часть которых являются здоровыми. По размерам *T. nasczokinii* значительно уступает как *T. sibirica*, так и *T. cordata*.

Устойчивое существование уникальных популяций *T. nasczokinii* возможно только при отсутствии нарушения фитоценозов с ее участием. Необходимы охрана, мониторинг и дальнейшее всестороннее изучение популяций липы Нащокина, поиск новых местонахождений и введение аборигенных растений в культуру.

Список источников

1. Крылов П.Н. Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау // Известия Императорского Томского университета. 1891. Кн. 3, отд. 2. С. 1–40.
2. Hairs M., Komprdova K., Ermakov N., Chytry M. Modeling the Last Glacial Maximum environments for a refugium of Pleistocene biota in the Russian Altai Mountains, Siberia // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2015. Vol. 438. PP. 135–145. doi: [10.1016/j.palaeo.2015.07.037](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.07.037)
3. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья-95, 1995. 991 с.
4. Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск : Изд-во СО РАН Филиал «Гео», 2012. 707 с.
5. Pigott C.D. Lime-trees and Basswoods: Biological Monograph of the Genus Tilia. New York : Cambridge University Press, 2012. 395 p.
6. Степанов Н.В. *Tilia nasczokinii* (Tiliaceae) – новый вид из окрестностей Красноярска // Ботанический журнал. 1993. Т. 78, № 3. С. 137–145.
7. World Flora Online. 2022. URL: <http://www.worldfloraonline.org> (дата обращения: 11.01.2022).
8. Novak J., Trotsiuk V., Sykora O., Svoboda M., Chytry M. Ecology of *Tilia sibirica* in a continental hemiboreal forest, southern Siberia: An analogue of a glacial refugium of broad-leaved temperate trees? // The Holocene. 2014. Vol. 24, Iss. 8. PP. 908–918. doi: [10.1177/0959683614534744](https://doi.org/10.1177/0959683614534744)
9. Ковригина Л.Н., Романова Н.Г., Тарасова И.В., Филиппова А.В. Состояние ценопопуляций *Tilia sibirica* Bayer, 1862 в Кемеровской области // Вестник Кемеровского государственного университета. 2015. Т. 3, № 4 (64). С. 31–34.
10. Куприянов А.Н., Куприянов О.А., Романова Н.Г. Условия появления всходов липы сибирской (*Tilia sibirica* Bayer) в естественных насаждениях // Проблемы региональной экологии. 2015. № 1. С. 24–27.

11. Logan S.A., Chytry M., Wolff K. Genetic diversity and demographic history of the Siberian lime (*Tilia sibirica*) // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2018. № 33. PP. 9–17. doi: [10.1016/j.ppees.2018.04.005](https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.04.005)
12. Амелин И.И., Бляхарчук Т.А. Распространение липы сибирской (*Tilia sibirica* Bayer) в Кемеровской области // Вестник Томского государственного университета. 2016. № 2 (34). С. 30–52. doi: [10.17223/19988591/34/3](https://doi.org/10.17223/19988591/34/3)
13. Красная книга Алтайского края. Т. 1: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / под ред. А.И. Шмакова, М.М. Силантьевой. Барнаул : Изд-во Алт. ун-та, 2016. 292 с.
14. Ильин М.М. О липе в окрестностях г. Красноярска // Ботанический журнал. 1934. Т. 19, № 4. С. 385–391.
15. Буторина Т.Н., Нашокин В.Д. Липа сибирская в заповеднике «Столбы» // Труды государственного заповедника «Столбы». 1958. Вып. II. С. 152–167.
16. Положий А.В., Крапивкина Э.Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1985. С. 47–49.
17. Степанов Н.В. Сосудистые растения Приенисейских Саян. Красноярск : Сиб. федер. ун-т, 2016. 252 с.
18. Ekart A.K., Larionova A.Ya., Kravchenko A.N., Semerikova S.A., Sedaeva M.I. Genetic structure and differentiation of relicts lime populations based on the analysis of variability of nuclear microsatellite loci // Russ. J. Gen. 2021. Vol. 57, № 8. PP. 920–927. doi: [10.1134/S1022795421070073](https://doi.org/10.1134/S1022795421070073)
19. Semerikova S.A., Ekart A.K. Analysis of chloroplast DNA variability confirms the existence of several pleistocene lime refugia in Southern Siberia // Russ. J. Gen. 2022. Vol. 58, № 4. PP. 393–403.
20. Полянская Д.Ю., Андреева Е.Б., Гончарова Н.В. Мониторинг *Tilia nasczokinii* Степанов в заповеднике «Столбы» // Научные исследования в заповедниках и национальных парках Южной Сибири. 2016. Вып. 6. С. 46–49.
21. Васильев И.В. Новые данные о липе в окрестностях Красноярска // Ботанический журнал. 1953. Т. 38, № 5. С. 737–742.
22. Справочник по климату СССР. Вып. 21: Красноярский край и Тувинская АССР. Ч. II: Температура воздуха и почвы. Л. : Гидрометеиздат, 1967. 504 с.
23. Справочник по климату СССР. Вып. 21: Красноярский край и Тувинская АССР. Ч. IV: Влажность воздуха, атмосферные осадки и снежный покров. Л. : Гидрометеиздат, 1969. 401 с.
24. Тарасов П.А., Иванов В.А. О пирогенном влиянии на почвы Караульного лесничества // Лесной и химический комплексы – проблемы и решения. Красноярск: материалы Всероссийской научно-практической конференции. Т. 1. Красноярск : СибГТУ, 2015. С. 40–43.
25. Коляго С.А. Почвы Красноярского государственного заповедника «Столбы» // Труды государственного заповедника «Столбы». 1967. Вып. 3. С. 197–247.
26. Полевая геоботаника / под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М.; Л. : Наука, 1964. Т. III. 531 с.
27. Методы изучения лесных сообществ / под ред. В.Т. Ярмишко, И.В. Лянгузова. СПб. : НИИХимии СПбГУ, 2002. 240 с.
28. Чистякова А.А. Большой жизненный цикл и фитоценотическая роль липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.) в разных частях ареала: дис. ... канд. биол. наук. Москва: Московский государственный педагогический институт им. В.И. Ленина, 1978. 256 с.
29. Ипатов В.С., Мишин Д.М. Описание фитоценоза. Методические рекомендации : учеб.-метод. пособие. СПб. : СПб. гос. ун-т, 2008. 71 с.
30. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / под ред. А.А. Уранова, Т.И. Серебряковой. М. : Наука, 1976. 216 с.
31. Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.

32. Arnaud-Haond S., Belkhir K. GenClon: a computer program to analyse genotypic data, test for clonality and describe spatial clonal organization // *Mol. Ecol.* 2007. № 7 (1). PP. 15–17. doi: [10.1111/j.1471-8286.2006.01522.x](https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01522.x)
33. Dorken M.E., Eckert C.G. Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae) // *J. Ecol.* 2001. Vol. 89, № 3. PP. 339–350. doi: [10.1046/j.1365-2745.2001.00558.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00558.x)
34. Arnaud-Haond S., Duarte C.M., Alberto F., Serrao E.A. Standardizing methods to address clonality in population studies // *Mol. Ecol.* 2007. № 16 (24). PP. 5115–5139. doi: [10.1111/j.1365-294X.2007.03535.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03535.x)
35. Коновалова М.Е., Собачкин Д.С. Структура ценопопуляций ключевых видов горно-таежных кедровников Восточного Саяна // *Вестник Томского государственного университета. Биология.* 2020. № 52. С. 71–84. doi: [10.17223/19988591/52/4](https://doi.org/10.17223/19988591/52/4)
36. Баранник Л.П., Егоров В.Н. Биоэкологические особенности демутиации деградированных древостоев липы сибирской // *Сибирский экологический журнал.* 2007. Т. 14, № 3. С. 421–424.

References

1. Krylov P.N. Lipa na predgor'yah Kuznetskogo Alatau [Lime tree in the foothills of the Kuznetsk Alatau]. *Izvestiya Imperatorskogo Tomskogo universiteta*. 1891. Book. 3. Otd. 2. pp. 1-40. In Russian.
2. Hairs M., Komprdova K., Ermakov N., Chytry M. Modeling the Last Glacial Maximum environments for a refugium of Pleistocene biota in the Russian Altai Mountains, Siberia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2015;438:135-145. doi: [10.1016/j.palaeo.2015.07.037](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.07.037)
3. Cherepanov S.K. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nyh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. St. Petersburg: Mir & Sem'ya-95 Publ.; 1995. 991 p. In Russian.
4. Koropachinskiy I.Yu., Vstovskaya T.N. Woody plants of the Asian part of Russia. Novosibirsk: Academic Publishing House "Geo" Publ.; 2012. 707 p. In Russian
5. Pigott C.D. Lime-trees and basswoods: biological monograph of the genus *Tilia*. New York: Cambridge University Press; 2012. 395 p.
6. Stepanov N.V. *Tilia nasczokinii* (Tiliaceae) – new species from the neighbourhood of Krasnoyarsk. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 1993;78(3):137-145. In Russian
7. *World Flora Online*, 2019. Available at: <http://www.worldfloraonline.org> (accessed: 11.01.2022).
8. Novak J., Trotsiuk V., Sykora O., Svoboda M., Chytry M. Ecology of *Tilia sibirica* in a continental hemiboreal forest, southern Siberia: An analogue of a glacial refugium of broad-leaved temperate trees? *The Holocene*. 2014;24(8):908-918. doi: [10.1177/0959683614534744](https://doi.org/10.1177/0959683614534744)
9. Kovrigina L.N., Romanova N.G., Tarasova I.V., Filippova A.V. The condition of coenotic population of *Tilia sibirica* Bayer, 1862 in Kemerovo region. *Vestnik Kemerovskogo gosudarstvennogo universiteta = Bulletin of Kemerovo State University*. 2015;3-4(64):31-34. In Russian
10. Kupriyanov A.N., Kupriyanov O.A., Romanova N.G. The conditions for the emergence of *Tilia sibirica* Bayer in natural stands. *Problemy regional'noy ekologii = Regional Environmental Issues*. 2015;1:24-27. In Russian
11. Logan S.A., Chytry M., Wolff K. Genetic diversity and demographic history of the Siberian lime (*Tilia sibirica*). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2018;33:9-17. doi: [10.1016/j.ppees.2018.04.005](https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.04.005)
12. Amelin I.I., Blyakharchuk T.A. Distribution of Siberian linden (*Tilia sibirica* Bayer) in Kemerovo oblast. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;2(34):30-52. doi: [10.17223/19988591/34/3](https://doi.org/10.17223/19988591/34/3) In Russian, English Summary

13. *Krasnaya kniga Altayskogo kraya*. T. 1. Redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i gribov [The Red Data Book of Altai region. Vol. 1. Rare and endangered species of plants and fungi]. Shmakov AI and Silant'eva MM, editors. Barnaul: Altai State University Publ.; 2016. 292 p. In Russian
14. Il'in MM. O lipe v okrestnostyah g. Krasnoyarska [On lime on the outskirts of Krasnoyarsk]. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 1934;19(4):385-391. In Russian
15. Butorina TN, Nashchokin VD. Lipa sibirskaya v zapovednike «Stolby» [Siberian lime in Stolby national park]. *Trudy gosudarstvennogo zapovednika «Stolby» = Proceedings of the state reserve "Stolby"*. 1958;2:152-167. In Russian
16. Polozhii AV, Krapivkina ED. Relikty tretichnyh shirokolistvennykh lesov vo flore Sibiri [Relics of tertiary broad-leaf forests in siberian flora]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1985. 156 p. In Russian
17. Stepanov NV. Sosudistye rasteniya Prieniseyskikh Sayan [Vascular plants of the Yenisei Sayan]. Krasnoyarsk: Siberian Federal University Publ.; 2016. 252 p. In Russian
18. Ekart AK, Larionova AY, Kravchenko AN, Semerikova SA, Sedaeva MI. Genetic structure and differentiation of relicts lime populations based on the analysis of variability of nuclear microsatellite loci. *Russian Journal of Genetics*. 2021;57(8):920-927. doi: [10.1134/S1022795421070073](https://doi.org/10.1134/S1022795421070073)
19. Semerikova SA, Ekart AK. Analysis of chloroplast DNA variability confirms the existence of several pleistocene lime refugia in Southern Siberia. *Russian Journal of Genetics*. 2022;58(4):393-403.
20. Polyanskaya DY, Andreeva EB, Goncharova NV. Monitoring *Tilia nasczokinii* Stepanov v zapovednike «Stolby» [Monitoring of *Tilia nasczokinii* Stepanov in Stolby national park]. *Nauchnye issledovaniya v zapovednikah i natsional'nykh parkakh Yuzhnoy Sibiri* [Scientific research in reserves and national parks of South Siberia]. 2016;6:46-49. In Russian
21. Vasil'ev IV. Novye dannye o lipe v okrestnostyah Krasnoyarska [New data on lime on the outskirts of Krasnoyarsk]. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 1953;38(5):737-742. In Russian
22. *Spravochnik po klimatu SSSR*. Vyp. 21: Krasnoyarskiy kray i Tuvinskaya ASSR. Chast' II: Temperatura vozduha i pochvy [Reference book on the climate of the USSR. Vol. 21. Krasnoyarsk krai and Tuva ASSR. Part II. Air and soil temperature]. Bahtin NP, editor. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1967. 504 p. In Russian
23. *Spravochnik po klimatu SSSR*. Vyp. 21: Krasnoyarskiy kray i Tuvinskaya ASSR. Chast' IV: Vlazhnost' vozduha, atmosferynye osadki i snezhnyy pokrov [Reference book on the climate of the USSR. Vol. 21. Krasnoyarsk krai and Tuva ASSR. Part IV. Air humidity, precipitations and snow cover]. Rogovskaya EG, editor. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1969. 401 p. In Russian
24. Tarasov PA, Ivanov VA. O pirogenom vliyani na pochvy Karaul'nogo lesnichestva [On the pyrogenic effect on the soils of the Karaul forestry]. In: *Lesnoy i himicheskii kompleksoy - problemy i resheniya*. Materialy Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konf. T. 1 [Forest and chemical complexes - problems and solutions. Proc. of the Sci-Pr. Conf. Vol. 1]. Krasnoyarsk: Sib. St. Technol. Univ. Publ.; 2015. pp. 40-43. In Russian
25. Kolyago SA. Pochvy Krasnoyarskogo gosudarstvennogo zapovednika «Stolby» [Soils of the Stolby Krasnoyarsk natural park]. *Trudy gosudarstvennogo zapovednika "Stolby"* [Proceedings of Stolby National Nature Reserve]. 1967;3:197-247. In Russian
26. *Polevaya geobotanika* [Field Geobotany]. Vol. 3. Lavrenko EM and Korchagina AA, editors. Moscow, Leningrad: Nauka Publ.; 1964. 531 p. In Russian
27. *Metody izucheniya lesnykh soobshchestv* [Methods for forest community study]. Yarmishko VT and Lyanguzova IV, editors. St. Petersburg: NIIHimii St. Petersburg St. Univ. Publ.; 2002. 240 p. In Russian
28. Chistyakova AA. Bol'shoy zhiznennyy tsikl i fitotsenoticheskaya rol' lipy serdtsevidnoy (*Tilia cordata* Mill.) v raznykh chastyakh areala [Long life cycle and phytocenotic role of

- the small-leaved lime (*Tilia cordata* Mill.) in different parts of its area. CandSci. Dissertation, Biology]. Moscow: VI. Lenin Moscow State Pedagogical Institute; 1978. 256 p. In Russian
29. Ipatov VS, Mirin DM. Opisanie fitotsenoza. Metodicheskie rekomendatsii. Uchebnometodicheskoe posobie [Description of phytocoenosis. Methodical recommendations. Guide]. St. Petersburg: St. Petersburg State University, Department of Geobotany and Vegetation Ecology Publ.; 2008. 71 p. In Russian
 30. *Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura)* [Plant coenopopulations (basic concepts and structure)]. Uranov AA and Serebryakova TI, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1976. 216 p. In Russian
 31. Alekseev VA. Diagnostika zhiznennogo sostoyaniya derev'ev i drevostoev [Diagnosis of the life state of trees and tree stands]. *Lesovedenie* = *Russian Forest Sciences*. 1989;4:51-57. In Russian
 32. Arnaud-Haond S, Belkhir K. GenClon: a computer program to analyse genotypic data, test for clonality and describe spatial clonal organization. *Mol. Ecol.* 2007;7(1):15-17. doi: [10.1111/j.1471-8286.2006.01522.x](https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01522.x)
 33. Dorken ME, Eckert CG. Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *J. Ecol.* 2001;89(3):339-350. doi: [10.1046/j.1365-2745.2001.00558.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00558.x)
 34. Arnaud-Haond S, Duarte CM, Alberto F, Serrao EA. Standardizing methods to address clonality in population studies. *Mol. Ecol.* 2007;16(24):5115-5139. doi: [10.1111/j.1365-294X.2007.03535.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03535.x)
 35. Konovalova ME, Sobachkin DS. Cenopopulation structure of the key species in Siberian Pine mountain-taiga forests of the East Sayan mountains. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;52:71-84. doi: [10.17223/19988591/52/4](https://doi.org/10.17223/19988591/52/4) In Russian, English Summary
 36. Barannik LP, Egorov VN. Bioecological Feature of Demutation of the Degraded Stand of Siberian Linden. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal* = *Siberian Journal of Ecology* 2007;17(3):421-424.

Информация об авторах:

Седаева Мария Ильинична, канд. биол. наук, м.н.с. лаборатории лесной генетики и селекции Института леса им. В.Н. Сукачева – Обособленного подразделения Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН» (Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок, 50/28).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4089-1691>

E-mail: msedaeva@ksc.krasn.ru

Экарт Александр Карлович, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории лесной генетики и селекции Института леса им. В.Н. Сукачева – Обособленного подразделения Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН» (660036, г. Красноярск, Россия, Академгородок, 50/28).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8106-596X>

E-mail: aekart@yandex.ru

Степанов Николай Витальевич, д-р биол. наук, доцент, профессор кафедры наземных и водных экосистем Сибирского федерального университета (660041, г. Красноярск, Россия, пр-т Свободный, 79).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0692-8796>

E-mail: stepanov-nik@mail.ru

Кривобок Левонид Владиленивич, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории фитоценологии и лесного ресурсосведения Института леса им. В.Н. Сукачева – Обособленного подразделения Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН» (660036, г. Красноярск, Россия, Академгородок, 50/28).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4105-6281>

E-mail: leo_kr@mail.ru

Кравченко Анна Николаевна, канд. биол. наук, н.с. лаборатории лесной генетики и селекции Института леса им. В.Н. Сукачева – Обособленного подразделения Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН» (660036, г. Красноярск, Россия, Академгородок, 50/28).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4436-7942>

E-mail: kravchenko-anna.n@yandex.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Sedaeva Maria I, Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher, Laboratory of Forest Genetics and Breeding, VN Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50/28 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4089-1691>

E-mail: msedaeva@ksc.krasn.ru

Ekart Alexandr K, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Forest Genetics and Breeding, VN Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50/28 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8106-596X>

E-mail: aekart@yandex.ru

Stepanov Nikolay V, Professor, Dr. Sci. (Biol.), Siberian Federal University, 79 Svobodny Ave., Krasnoyarsk 660041, Russian Federation.

E-mail: stepanov-nik@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0692-8796>

Krivobokov Leonid V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Phytocenology and Forest Resources Science, VN Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50/28 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4105-6281>

E-mail: leo_kr@mail.ru

Kravchenko Anna N, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Forest Genetics and Breeding, VN Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50/28 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4436-7942>

E-mail: kravchenko-anna.n@yandex.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*поступила в редакцию 09.09.2021 г.; повторно 28.01.2022 г.;
принята 17.02.2022 г.; опубликована 20.05.2022 г.*

*Received 09 September 2021; Revised 28 January 2022;
Accepted 17 February 2022; Published 20 May 2022.*

ЗООЛОГИЯ

Научная статья

УДК 598.288.7:591.582.2

doi: 10.17223/19988591/57/3

Структура песенных репертуаров томской популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) и их возрастная изменчивость

Сергей Иванович Гашков¹, Анастасия Евгеньевна Бастрикова²,
Нина Сергеевна Москвитина³

^{1, 2, 3} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

¹ parusmajor1@rambler.ru

² bastrikova_a_e@mail.ru

³ mns_k@mail.ru

Аннотация. Впервые детально изучены характеристики песенного репертуара самцов «томской» популяции мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* – одного из популярных модельных видов птиц. Исследование проведено на основе анализа звукозаписей пения 26 самцов с точно определённым возрастом. В исследуемой группировке выявлено 132 типа песенных фигур, 34 из которых составляют основу группового репертуара. Показано наличие разнокачественности особей по размерам репертуара, наиболее выраженное в группе годовалых самцов. Выделены основные структурные элементы песни, показано отсутствие специализированных финишных элементов. Основу песни составляют мотивы, состоящие из двух типов песенных фигур. Выявлено увеличение размера репертуара и разнообразия песни с возрастом, осуществляемых путём освоения самцами сложных конструкций и избавления от избыточной информации.

Ключевые слова: *Ficedula hypoleuca*, песенный репертуар, типы фигур, структура песни, возрастная изменчивость

Источник финансирования: исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-34-90080.

Для цитирования: Гашков С.И., Бастрикова А.Е., Москвитина Н.С. Структура песенных репертуаров томской популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) и их возрастная изменчивость // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 57. С. 46–66. doi: 10.17223/19988591/57/3

The structure of song repertoires of the Tomsk population of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) and their age-related variability

Sergey I. Gashkov¹, Anastasia E. Bastrikova², Nina S. Moskvitina³

^{1, 2, 3} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

¹ parusmajor1@rambler.ru

² bastrikova_a_e@mail.ru

³ mns_k@mail.ru

Summary. Bird songs are one of the most difficult acoustic signals in wildlife, the main functions of which are to attract a sexual partner and protect the territory. The size of the song repertoire and the structure of the song are important indicators reflecting the "quality" of the male. They are related to its size, coloration, immune status, and attractiveness to females. At the same time, the variability of the repertoire with age remains an insufficiently studied aspect. The aim of this work was to study the main parameters of the repertoire, the structural elements of songs and their age-related changes in the "Tomsk" population of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*).

We collected materials in the period from 2014 to 2020, in the area of natural habitat of the pied flycatcher, located 12 km from the city of Tomsk (56°20'56.1"N, 84°57'06"E). The study included individuals with precisely known ages. The recordings of singing of 26 males were analyzed, divided into three age groups: I - one-year-olds (n = 10); II - biennial (n = 11); III - males aged three years and older (n = 5). None of the birds in the study was harmed.

Sequences of 75 songs were analyzed for all males. The number of figures and their types were counted in the song (see Fig. 1). At the first meeting, each type of figure was assigned an individual number and entered into the working directory. Song diversity was the ratio of the number of types of figures in a song to the total number of figures in it, expressed as a percentage.

In the study group, 132 types of song figures were identified. The size of the individual repertoire ranged from 17 to 64 types of figures. The basis of the song repertoire can be considered 34 types of figures, the total share of which in the song sequences was 72.8%. They are noted in the repertoire of 88.5–42.3% of males. In our study, we relied on 12 types of figures, which are represented in each age group in 61.5–88.5% of males. With age, the pied flycatcher shows an increase in the size of the repertoire, the variety of songs (See Fig. 3), as well as a significant reduction in the number of figures in a song from the third year of life (See Table 1).

The analysis of the general song sequence made it possible to distinguish the following stable structural components of the song: "bimotive", "monomotive", "trill", and "connector" starting element (See Fig. 5). The main element of the pied flycatcher's song is the bimotive - a construction consisting of two types of figures. The most common were bimoives 21→22, 24→62, 1→2, which account for 23.6% of the total song sequence. An analysis of the frequency of using these bimoives by birds of different ages showed that the figures in the bimotive 21→22 are similarly represented in all age groups (See Table 2). With age, the use of bimotive 24→62 significantly increases, while the use of bimotive 1→2 is steadily decreasing. The patterns of using bimoives with age are based on differences in the frequency of their repetition in a song. Thus, the male can repeat three popular bimoives (21→22; 24→62; 1→2) 5–7 times in a row (see Fig. 6). For bimotive 21→22, cases with a 2-fold execution of it (29.14%) dominated in young birds, whereas in adults these were cases with a 3-fold execution (38.82%). Bimotive 24→62, young individuals more often per-

formed in double (44.4%) and single (41.97%) variants, while adults - in 3 (32.09%) and 4-fold (24.62%). For bimotive 1→2, no differences were observed between juveniles and adults. Monomotives, repetition of figures of the same type, are a common technique in the songs of the pied flycatcher. The most stable are 10 variants of monomotives, for which their repetition is the most frequent event observed with a probability of 0.37–0.59. Young birds use monomotives consisting of 1-7 figures, adults - up to 4 (see Fig. 7). Most often, there is a double execution of monomotives. The most complex song structure, which increases the variety of the song of males, is trills, consisting of 3-5 figures. The most common variant turned out to be the sequence 100→39→63→156 ($n = 46$). With age, the proportion of birds using such constructions increases (I - 36.6%; II - 60%; III - 100%). Between the above-described constructions, the pied flycatcher often inserts single high-frequency figures - connectors. Adult singing uses more connector types than juveniles, which also contributes to increased song diversity with age. In the songs of the pied flycatcher, the function of the specialized starting element is performed to a greater extent by figure №77. The song began with her 8.3% of the time. At the beginning of the song, it appears 7.2 times more often than in its subsequent positions. With age, males reduce the use of specialized starting elements, starting the song immediately from its main variation part. No specialized finishing elements have been identified.

Thus, the development of the song with age occurs in the direction of increasing the size of the repertoire and its diversity due to the development of complex structures by males and getting rid of redundant information.

The paper contains 7 Figures, 2 Tables, and 29 References.

Keywords: *Ficedula hypoleuca*, song repertoire, types of figures, song structure, age variability.

Funding: The reported study was funded by the Russian Foundation for Basic Research (Project No 20-34-90080).

For citation: Gashkov SI, Bastrikova AE, Moskvitina NS. The structure of song repertoires of the Tomsk population of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) and their age-related variability. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;57:46-66. doi: 10.17223/19988591/57/3

Введение

Песни птиц – одни из самых сложных акустических сигналов в живой природе. Песня обладает сложной структурой и состоит из набора песенных фигур, где каждая фигура является либо непрерывным звуком, либо же состоит из нескольких элементов, паузы между которыми значительно меньше, чем паузы между фигурами [1, 2]. У некоторых видов выделяют типы песен – одинаковые или незначительно отличающиеся по своей структуре песни. Совокупность типов песен, используемых птицей, образует её индивидуальный песенный репертуар. В тех случаях, когда затруднительно выделить типы песен, для оценки индивидуального репертуара оперируют типами песенных фигур.

Размер репертуара весьма различен у разных видов. Так, одни виды, например, болотный воробей *Melospiza Georgiana* (Latham, 1790), зяблик *Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758, большая синица *Parus major* Linnaeus, 1758, обладают маленькими репертуарами, состоящими не более чем из десяти типов песен [3]. У других – западного соловья *Luscinia megarhynchos* Brehm, CL,

1831 [4], домового крапивника *Troglodytes aedon chilensis* Lesson, 1830 [5] – репертуар может насчитывать сотни типов песен. Размер песенного репертуара может быть важной характеристикой самца. В экспериментальных исследованиях на ряде видов показано, что самки предпочитают самцов с большим размером репертуара [6–8]. У чёрного чекана *Saxicola caprata* (Linnaeus, 1766) размер репертуара самца положительно связан с успехом размножения [9]. У социально моногамных камышовых овсянок *Emberiza schoeniclus* (Linnaeus, 1758) самцы с большими репертуарами чаще заводили внебрачное потомство [10]. Размер репертуара также имеет взаимосвязь с другими показателями, отражающими «качество» самца, – его иммунным статусом [11], размерными характеристиками, окраской оперения [12, 13].

Одним из аспектов, представляющих особый интерес, являются возрастные изменения репертуара. Он тесно связан с вопросом о способности птиц к вокальному обучению, поскольку известно, что не все виды способны запоминать новые песни во взрослом состоянии. Период, во время которого птицы могут пополнять свой песенный репертуар, различен и видоспецифичен. У одних видов он может длиться от нескольких месяцев с момента рождения до конца первого года жизни. Им присущ закрытый тип обучения пению (close-ended learners), когда способность выучивать новые песни ограничена определёнными сроками. У других видов способность изучать новые песни сохраняется в течение всей жизни. Для них характерен открытый тип обучения пению (open-ended learners) [3]. Для ряда видов, таких как скворец *Sturnus vulgaris* [14], мухоловка-белошейка *Ficedula albicollis* (Temminck, 1815) [15], западный соловей *L. megarhynchos* (Linnaeus, 1758) [16], луговой чекан *Saxicola rubetra* (Linnaeus, 1758) [17], отмечена тенденция увеличения размера репертуара с возрастом. У части видов репертуар увеличивается с первого по второй год жизни [18], а у других показано изменение и после второго года жизни [19–20]. Исследования, где группа взрослых анализируется подробней, единичны, что во многом связано с методическими трудностями, в частности, с точностью установления возраста птицы.

Для мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* (Pallas, 1764), вероятно, характерен открытый тип обучения пению: в условиях эксперимента некоторые взрослые самцы выучивали новые, неизвестные им типы песенных фигур [21]. В исследованиях, проведённых на европейских популяциях *F. hypoleuca*, отмечается увеличение размера песенного репертуара с возрастом [22–23], его связь с опытом размножения самца [24] и его окрасочным морфотипом [13].

Для томской популяции мухоловки-пеструшки к настоящему времени изучены частотные и временные характеристики песни и их возрастная изменчивость в условиях различных местообитаний [25]. Структура репертуара и закономерности его изменений с возрастом у данного вида изучены недостаточно.

Цель данного исследования – изучение основных параметров репертуара, структурных элементов песен и их возрастных изменений в «томской» популяции мухоловки-пеструшки.

Материалы и методики исследования

Объект исследования – песенный репертуар мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*).

Сбор полевых материалов.

Сбор звукозаписей проведён с 2014 по 2020 г. в период с первой по третью декаду мая. Материалы собраны на участке естественного местообитания мухоловки-пеструшки, расположенном в 12 км от г. Томска в окрестностях территории учебно-научной станции «Полигон Коларово» Томского государственного университета (56°20'56,1"N, 84°57'06"E), Томский район, Томская область. Исследуемый участок расположен на третьей террасе р. Томи в смешанном разреженном лесу с преобладанием осины. На данной территории с 2001 г. существует развеска искусственных гнездовых типа «малый синичник» ($n = 310$). Плотность гнездования *F. hypoleuca* в период проведения исследований в среднем составила 8 пар/га.

Звукозаписи проведены в сухую безветренную погоду, в первой половине дня (с 7:00 до 14:00), когда песенная активность птиц максимальна, с помощью диктофона Olympus LS-12 (Olympus Corp., Япония) с использованием выносного параболического микрофона PRO-5 PIP (Telinga Microphones, Швеция). Продолжительность записи одного самца не менее 15 мин.

Для получения данных о возрасте птиц самцов сразу по окончании записи отлавливали ловушками типов «боек», «клапан» либо паутинными сетями. В исследование включены только те особи, которых с уверенностью можно было отнести к определенной возрастной группе по данным кольцевания. Всего проанализированы записи пения 26 самцов, разделённых на три возрастные группы: I – годовалые ($n = 10$); II – двухлетние ($n = 11$); III – самцы в возрасте от трех лет и старше ($n = 5$). Для 25 особей известен абсолютный возраст – они были окольцованы птенцами в гнёздах, 1 самец включен в третью группу в возрасте 3+.

Работа с аудиозаписями.

Визуализация и анализ записей проведены с использованием редактора Cool Edit Pro, версия 2.1 (Adobe, США). Пение самцов мухоловки-пеструшки состоит из отдельных единичных песен, разделённых паузами продолжительностью не менее 1 с. Каждая рекламная песня представляет собой набор фигур, являющихся либо одним непрерывным звуком, либо несколькими звуками с паузами менее 0,02 с [26] (рис. 1). Для каждого самца выбирали период с хорошим качеством записи и непрерываемым пением. Анализировали 75 песен, достаточных для анализа репертуара данного вида [27]. Из анализа исключали усечённые песни, состоящие из 1–2 фигур, а также демонстрационные, исполняемые самцом при появлении самки у синичника.

Типы фигур выявляли визуально по их форме на сонограммах. Каждому новому типу фигуры при первой встрече в процессе анализа присваивали индивидуальный номер. Перечень типов фигур составил рабочий каталог, состоящий из цифровых наименований типов фигур ($n = 172$). В ис-

следуемой группировке отмечена только часть из выявленных типов фигур. Проанализировано 1 950 песен (19 396 фигур). Каждую песню отображали в виде числовой последовательности, соответствующей номерам составляющих её типов фигур (см. рис. 1).

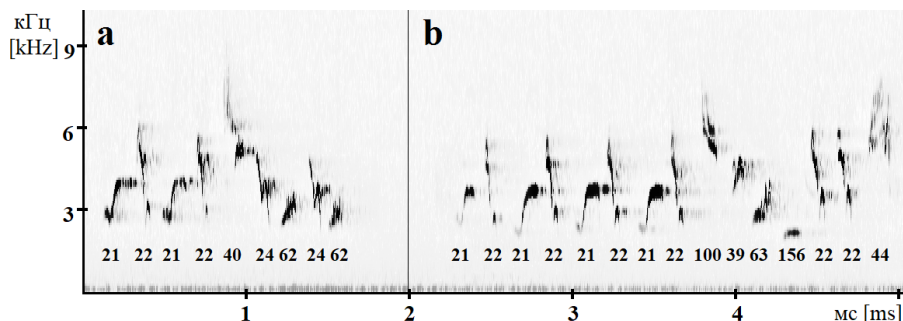


Рис. 1. Сонограмма песен *Ficedula hypoleuca*. Цифрами отмечены типы песенных фигур: *a* – песня самца «а»; *b* – песня самца «б». По оси абсцисс – время, мс; по оси ординат – частота, кГц

[Fig. 1. Spectrogram of *Ficedula hypoleuca* songs. The numbers indicate the types of song figures. On the X-axis - Time, ms; on the Y-axis - Frequency, kHz]

Для каждой песни подсчитывали число входящих в неё фигур и их типов. Разнообразием песни называли отношение количества типов фигур в песне к общему количеству фигур в ней, выраженное в процентах. Разнообразие песен также оценивали с применением индексов, используемых в практике оценки биоразнообразия: полидоминантности (S) и Шеннона (H'). Расчёт индекса полидоминантности производили по формуле $S = 1/(\sum p_i^2)$, где p_i – доля фигуры типа i в песенной последовательности. Расчёт индекса Шеннона производили по формуле $H' = -\sum p_i \ln p_i$. Оба индекса максимальны при равной представленности фигур разного типа в песенных последовательностях, при этом в расчёт индекса полидоминантности больший вклад вносят доминирующие типы фигур, тогда как в индекс Шеннона – редкие.

Для создания архивов, а также статистической обработки данных использованы Microsoft Excel 2010 (Microsoft, США) и StatSoft STATISTICA 10.0 (США). При попарных сравнениях возрастных групп использовали U-критерий Манна–Уитни (U-test). Для сравнения встречаемости (%) типов фигур и других структурных элементов песни использовали критерий Фишера (F). Для оценки статистической значимости различий между распределениями по частоте проявления признака использовали критерий согласия Пирсона (χ^2). Различия считали статистически значимыми при $p < 0,05$.

Результаты исследования и обсуждение

Основные параметры репертуара и его возрастные изменения. В исследуемой выборке проанализированы песенные последовательности

26 самцов (1 950 песен; 19 396 фигур). Длительность песни в среднем составила $2,15 \pm 0,03$ с, паузы – около $6,61 \pm 0,2$ с.

Одним из базовых показателей песни мухоловки-пеструшки является количество фигур в ней. В среднем песня включала около 10 фигур при значительном разбросе её длины у разных особей (табл. 1). У самцов первого (I) и второго (II) года жизни средняя длина песни близка по значению и статистически не различается, тогда как у особей с 3-го года жизни наблюдается снижение длины песни более чем на 2 фигуры (U-test, $p < 0,001$). Уменьшение количества фигур в песне с возрастом показано и для европейских популяций мухоловки-пеструшки [24, 28].

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Параметры репертуара *Ficedula hypoleuca* в разных возрастных группах
[Parameters of the *Ficedula hypoleuca* repertoire in different age groups]

Параметры [Parameters]	Возрастная группа, год [Age group, year]			Всего [Total] $n = 26 \text{ ♂}$
	I	II	III	
	1, $n = 11 \text{ ♂}$	2, $n = 10 \text{ ♂}$	3+, $n = 5 \text{ ♂}$	
Количество фигур в песне ($M \pm m_M$; lim) [Number of figures per song ($M \pm m_M$; lim)]	$10,31 \pm 0,13$ (3–28)	$10,57 \pm 0,15$ (3–27)	$7,89 \pm 0,16$ (3–22)	$9,95 \pm 0,09$ (3–28)
Количество типов фигур в песне ($M \pm m_M$; lim) [Number of figure types in a song ($M \pm m_M$; lim)]	$4,73 \pm 0,07$ (1–14)	$5,08 \pm 0,08$ (1–16)	$4,03 \pm 0,1$ (1–11)	$4,73 \pm 0,05$ (1–16)
Размер репертуара ($M \pm m_M$; lim) [Repertoire size ($M \pm m_M$; lim)]	$31,18 \pm 3,97$ (17–50)	$43,2 \pm 2,62$ (33–57)	$45,2 \pm 7,65$ (25–64)	$38,5 \pm 2,65$ (17–64)
Разнообразие песни, % ($M \pm m_M$; lim) [Song variety, % ($M \pm m_M$; lim)]	$46,96 \pm 0,48$ (16,7–100)	$49,37 \pm 0,48$ (14,9–88,9)	$51,49 \pm 0,83$ (22,2–100)	$48,76 \pm 0,31$ (14,9–100)
Индекс Шеннона, H' ($M \pm m_M$; lim) [Shannon index, H' ($M \pm m_M$; lim)]	$2,58 \pm 0,10$ (2,04–3,01)	$2,94 \pm 0,10$ (2,36–3,46)	$2,98 \pm 0,29$ (2,18–3,56)	$2,79 \pm 0,08$ (2,04–3,56)
Индекс полидоминантности, S ($M \pm m_M$; lim) [Inverse Simpson index, S ($M \pm m_M$; lim)]	$9,77 \pm 1,02$ (5,16–17,98)	$13,57 \pm 1,59$ (6,95–21,64)	$15,64 \pm 3,90$ (5,41–24,09)	$12,36 \pm 1,10$ (5,16–24,09)

Примечание. M – среднее арифметическое; m_M – стандартная ошибка средней арифметической; lim – пределы изменения величины.

[Note. M - Arithmetic mean; m_M - Standard error of the mean; lim - Limits of change of the value].

Количество в песне типов фигур у птиц всех возрастных групп варьирует в широких пределах, несколько сокращаясь в возрастной группе III. Средние значения максимальны в группе II, и, несмотря на близкие значения в разных группах, различия между ними значимы (U-test I-II, $p < 0,05$; U-test II-III, $p < 0,001$; U-test I-III, $p < 0,05$). Таким образом, число типов фигур в песне и её длина хорошо согласуются между собой.

Песенный репертуар мухоловки-пеструшки отличается высоким разнообразием: в исследуемой группе выявлено 132 типа песенных фигур. Размер репертуара самцов изменяется в широких пределах: от 17 до 64 типов фигур, при этом в разных возрастных группах этот диапазон различен. Так, наиболее вариабелен он у молодых птиц (I) и старших (III), однако в пределах диапазона у первой группы он сдвинут к его началу, в то время как у третьей – к максимальным значениям. Вместе с тем в каждой возрастной группе отмечается внутrigрупповая дифференциация по размерам репертуара, особенно заметная у молодых птиц (рис. 2). Среди них можно выделить две категории самцов: с минимальным репертуаром (17–28 типов фигур) и с размером репертуаров (36–50 типов фигур), не уступающим взрослым птицам. Вероятно, это отражает генетическую разнокачественность группы, в основе которой лежит представление, что не все особи в одинаковой степени способны к вокальному обучению.

При оценке усреднённых значений размера репертуара для каждой возрастной группы наблюдается отчётливая тенденция увеличения его с возрастом (см. табл. 1). Между годовалыми (I) и двухлетними (II) птицами эти различия лежат на пороге значимости (U-test I-II, $p = 0,053$; U-test II-III, $p = 0,1$). Наиболее заметны различия (U-test I-(II+III), $p = 0,03$) между объединённой группой взрослых (II+III) и молодых птиц (I), что логично связано с рассматриваемым ниже ростом разнообразия отдельной песни. Подобное показано в работе Д.В. Поповой с соавт. для звенигородской популяции [22], где отмечен рост размера репертуара с 1-го по 3-й год жизни с дальнейшим его снижением.

Среднее разнообразие песни (отношение количества типов песенных фигур в песне к общему числу фигур в ней) составляет около 50%, т.е. один тип фигуры используется в песне в среднем 2 раза. Характерен линейный рост разнообразия песни от первого к третьему году жизни (рис. 3). Ко второму году происходит увеличение количества типов фигур (U-test I-II, $p < 0,001$) в песне при сохранении общего числа фигур в ней (U-test I-II, $p = 0,32$). В третьей возрастной группе разнообразие продолжает расти (U-test II-III; $p < 0,001$), несмотря на снижение как числа типов фигур, так и общего их числа в песне (см. табл. 1). Это обеспечивается непропорциональным сокращением числа типов фигур относительно общего числа фигур в песне. Таким образом, разнообразие песни с возрастом увеличивается разными способами: увеличением числа используемых фигур и их типов и непропорциональным сокращением этих компонентов в песне. Разнообразие песен взрослых самцов является важным показателем при выборе партнёра самкой [6].

Оценка общего разнообразия песен с помощью индекса Шеннона (см. табл. 1), чувствительного к присутствию редких типов фигур в них, показала значимое увеличение разнообразия песенных последовательностей при переходе от годовалого (I) к двухлетнему (II) возрасту (U-test I-II, $p = 0,02$), а также между годовалыми самцами и объединённой группой взрослых (II+III) – (U-test I-(II+III), $p = 0,02$). Таким образом, наблюдаемое с возрастом увеличение разнообразия песенной последовательности у мухо-

ловки-пеструшки связано с более равномерным использованием в индивидуальных репертуарах популяционного набора типов фигур.

При сравнении исследуемых групп по индексу полидоминантности значимых различий не выявлено (U-test I-II, $p = 0,1$; U-test II-III, $p = 0,58$; U-test I-III, $p = 0,37$). В работе А.П. Вабищевич при анализе данного индекса показано, что взрослые самцы отличаются более высоким песенным разнообразием в сравнении с годовалыми [27].

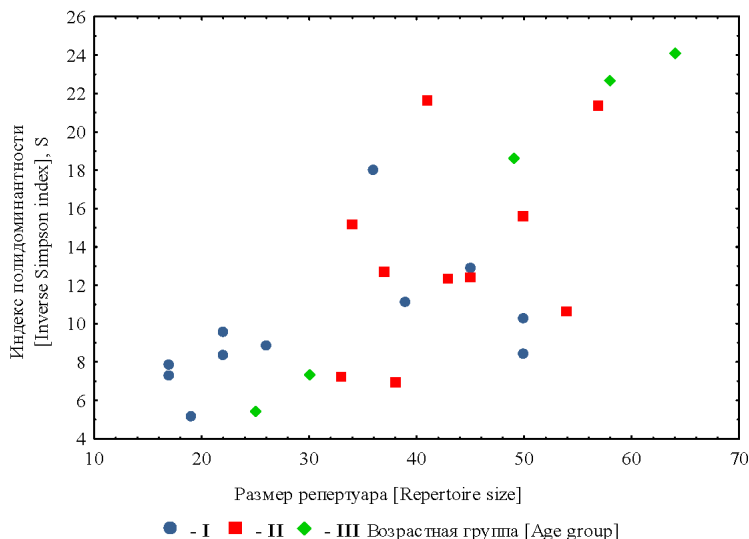


Рис. 2. Распределение самцов *Ficedula hypoleuca* по размеру репертуара и разнообразию песен

[Fig. 2. Distribution of male *Ficedula hypoleuca* by repertoire size and versatility of songs]

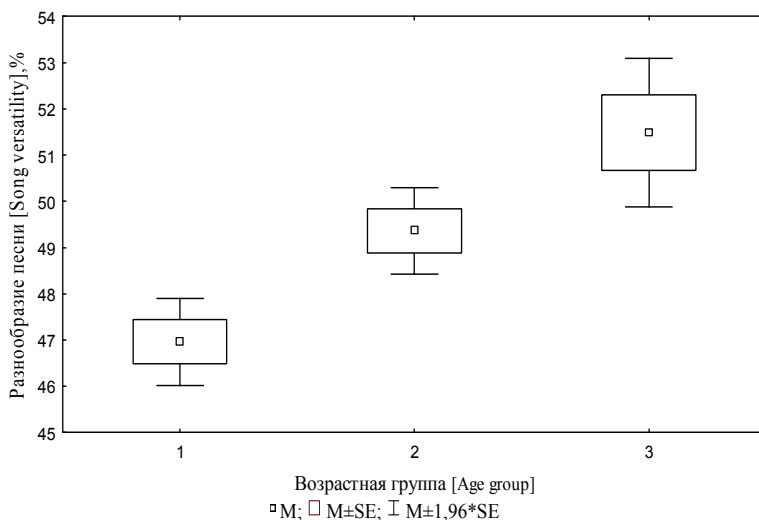


Рис. 3. Разнообразие песен самцов *Ficedula hypoleuca* разных возрастных групп

[Fig. 3. Versatility of songs of male *Ficedula hypoleuca* from different age groups]

Основные типы фигур песенного репертуара. Из 132 выделенных типов песенных фигур в исследуемой популяции основной группового песенного репертуара можно считать 34 типа, суммарная доля которых в песенных последовательностях составила 72,8% от проанализированных фигур. Использование каждой из данных фигур составило от 8,1 до 1,01%. Эти фигуры отмечены в репертуаре 88,5–42,3% самцов ($n = 26$). Для 98 типов фигур отмечено крайне редкое (0,98–0,01%) включение их в пение, при этом их используют в репертуаре не более 42,3% самцов. Обращает на себя внимание, что из 34 типов выделяются 12 типов фигур (№ 22, 21, 24, 1, 62, 17, 102, 39, 77, 100, 4, 46), которые встречаются у 61,5–88,5% самцов. Именно эти фигуры наиболее представлены в песнях половины и более самцов разных возрастных групп. Анализ их использования позволил выделить 3 устойчивых варианта стратегий их употребления (рис. 4, А–С). Наиболее представленные в песенной последовательности четыре типа фигур (№ 22, 21, 24, 1) используются птицами разного возраста относительно стабильно, несмотря на то, что только использование фигуры № 22 строго не значимо между всеми возрастными группами. Тогда как для фигур № 21 ($F_{II-III} = 2,51$; $p < 0,01$), № 24 ($F_{II-III} = 2,51$; $p < 0,01$), № 1 ($F_{I-II} = 2,03$; $p < 0,05$) различия достигают порога значимости при больших выборках сравниваемых фигур в группах (I – 8 509, II – 7 930, III – 2 957). Для фигур № 62, 17, 102 наблюдается выраженное увеличение их использования с возрастом. Выявленные различия высоко значимы (F -критерий; $p < 0,01$). Отчётливым снижением доли использования в разных возрастных группах выделяются фигуры № 39, 77, 100 (F -критерий; $p < 0,01$). Особый интерес может представлять изучение особенностей использования птицами этих фигур как структурных элементов песенных последовательностей.

Структурные элементы песен и их возрастные изменения.

Важнейшим элементом разнообразия песни является объединение фигур в более сложные песенные конструкции и их комбинаторика. Анализ общей песенной последовательности позволил выделить следующие устойчивые структурные компоненты песни (рис. 5):

- 1) «бимотив» – песенная конструкция, состоящая из двух типов фигур;
- 2) «мономотив» – повторение фигуры одного типа;
- 3) «трель» – сложная песенная конструкция из 3 и более типов песенных фигур;
- 4) «связка» – типы фигур, вставляемые между различными песенными конструкциями;
- 5) стартовый элемент – бимотив, мономотив, отдельные типы фигур, исполняемые в начале песни.

Выделенные структурные элементы песни являются теми блоками, комбинирование которых формирует «акустический портрет» самца, т.е. комбинирование осуществляется не на уровне отдельных фигур, а целых конструкций. Далее вариабельность песен самцов и их возрастную изменчивость рассматривали на примере самых популярных вариантов таких структурных элементов. Такой подход позволяет рассматривать в песнях

данного вида как «инерционные» (стереотипные), так и «инновационные» (вариабельные) её компоненты [29].

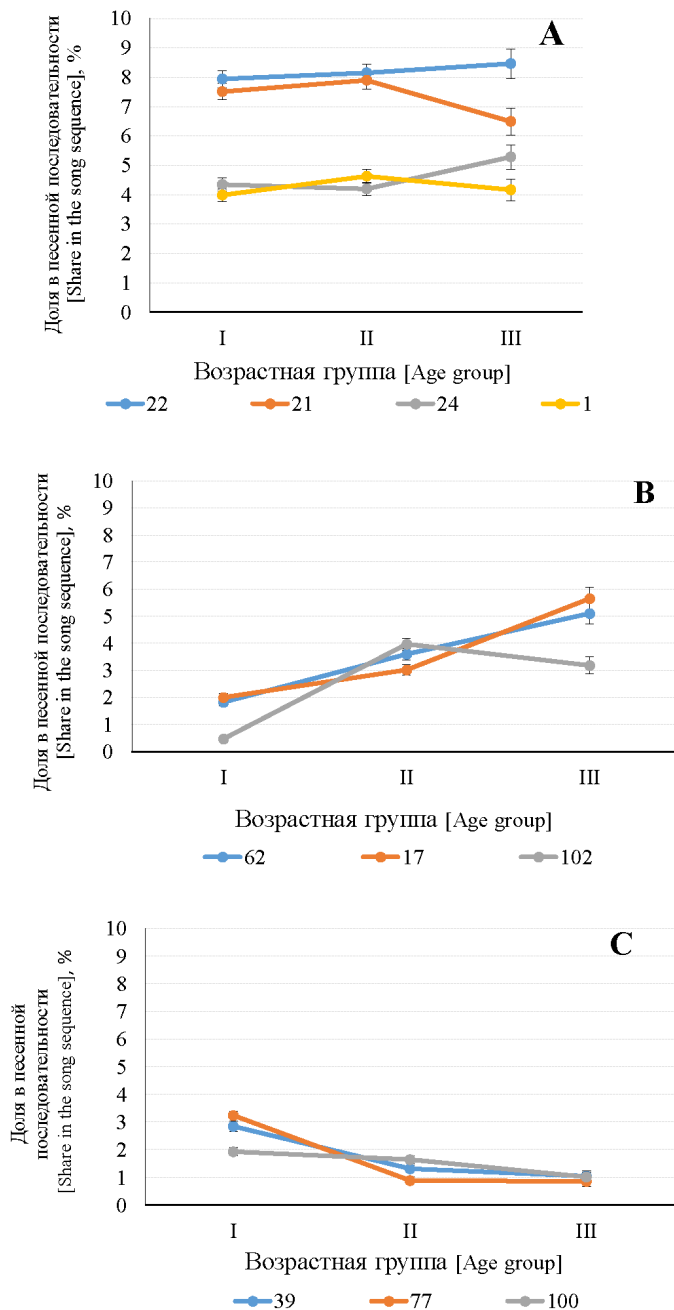


Рис. 4. Стратегии использования массовых типов фигур мухоловкой-пеструшкой с возрастом: *А* – стабильность; *В* – рост; *С* – сокращение
[Fig. 4. Strategies for using mass types of figures by the pied flycatcher as they age:
A - Stability; *B* - Growth; *C* - Contraction]

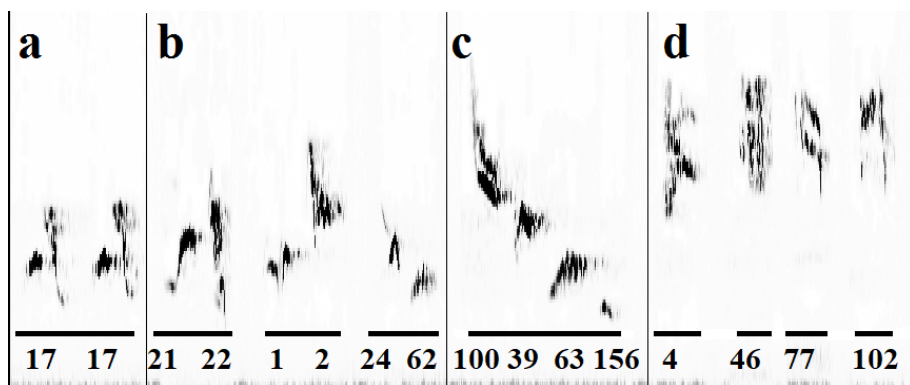


Рис. 5. Распространённые структурные компоненты песен *Ficedula hypoleuca*:
 а – мономотив; б – бимотивы; с – трель; d – отдельные фигуры
 (связки, стартовые элементы)

[Fig. 5. Common structural components of *Ficedula hypoleuca* songs:

a - Monomotive, b - Bimotives, c - Trill, d - Individual figures (ligaments, starting elements)]

Комбинация фигур двух типов (бимотив). Чередование в нём фигур разной частоты – «низкой» (примерно в диапазоне 3–4 кГц) и «высокой» (4–6 кГц) (см. рис. 1) обеспечивает то самое узнаваемое человеком пение мухоловки-пеструшки, интерпретируемое как «клю-ЧИК, клю-ЧИК, кру-ТИ, вер-ТИ...», несмотря на разнообразие сочетаемых в песнях типов фигур, выявляемых при зрительном анализе их спектрограмм.

Самые распространённые бимотивы в песенной последовательности образованы сочетанием типов фигур из числа наиболее часто используемых самцами всех возрастных групп: 21→22; 24→62, 1→2. Самым популярным оказался бимотив 21→22, отмеченный в репертуаре 20 (77%) самцов. Бимотив 24→62 использовали 17 (65,4%) самцов, а бимотив 1→2 – 11 самцов (42,3%). На долю этих конструкций приходится 23,6% общей песенной последовательности.

Анализ частоты использования данных бимотивов птицами разного возраста показал, что фигуры в составе бимотива 21→22 сходно представлены во всех возрастных группах (табл. 2), относительно среднепопуляционного уровня (14,66%). Его использование молодыми птицами (I) не отличается от популяционного (F -критерий, $p > 0,05$), птицы двухлетнего возраста (II) используют данный бимотив несколько чаще ($F = 1,88$; $p < 0,05$), а самцы старшей группы (III) – на 1,5% реже ($F = 2,46$; $p < 0,01$). С возрастом значимо увеличивается ($F_{I-II} = 9,76$, $p < 0,01$; $F_{II-III} = 0,05$, $p > 0,05$; $F_{I-III} = 7,19$, $p < 0,01$) использование бимотива 24→62, в то время как употребление бимотива 1→2 устойчиво снижается ($F_{I-II} = 5,12$, $p < 0,01$; $F_{II-III} = 15,06$, $p < 0,01$; $F_{I-III} = 18,95$, $p < 0,01$). Интересно, что данные конструктивные элементы бимотивов используются птицами разного возраста с теми же закономерностями, что и типы фигур в структуре репертуаров. Это обстоятельство подчёркивает важность бимотивов как базовых компонентов песни мухоловки-пеструшки.

Таблица 2 [Table 2]

Использование бимотивов в песенных последовательностях *Ficedula hypoleuca*
[Use of bimotives in *Ficedula hypoleuca* song sequences]

Мотив из двух типов фигур [Motif of two types of figures]	Возрастная группа, количество фигур в песенной последовательности [Age group, number of figures in song sequence]			Всего фигур [Total figures] <i>n</i> = 19 396
	I	II	III	
	1, <i>n</i> = 8509	2, <i>n</i> = 7930	3+, <i>n</i> = 2957	
21→22 <i>n</i> = 20 ♂	1 226 14,4%	1 234 15,6%	384 13,0%	2 844 14,66%
24→62 <i>n</i> = 17 ♂	292 3,43%	534 6,73%	200 6,76%	1026 5,28%
1→2 <i>n</i> = 11 ♂	426 5,12%	278 3,51%	2 0,07%	716 3,69%

Бимотив, являясь базовым компонентом песни, используется чаще всего с разной кратностью повторения. Так, три популярных бимотива (21→22; 24→62; 1→2) самец может повторять 5–7 раз подряд (рис. 6). Значимые различия ($\chi^2_{(0,01; df=6)} = 23,11$) между распределениями отмечены для бимотива 21→22, где у молодых птиц доминировали случаи с 2-кратным его исполнением (29,14%), тогда как у взрослых – с 3-кратным (38,82%). Максимальные различия между возрастными группами наблюдались при исполнении бимотива 24→62 ($\chi^2_{(0,01; df=6)} = 45,45$, $p < 0,01$), который молодые особи исполняли чаще всего в удвоенном (44,4%) и одинарном (41,97%) вариантах, тогда как взрослые – в 3-кратном (32,09%) и 4-кратном (24,62%). Для бимотива 1→2 различий между молодыми (I) и суммарной группой взрослых (II+III) особей не наблюдалось ($\chi^2_{(0,05; df=6)} = 4,35$; $p > 0,05$). Таким образом, в основе закономерностей использования бимотивов с возрастом лежат различия в кратности их повторения в песне.

Повторение фигур одного типа (мономотив), является распространённым приёмом в песнях мухоловки-пеструшки. Такие повторы отмечены для 64,4% типов фигур ($n = 85$). Однако устойчиво выделяются варианты повторного исполнения 10 типов фигур (№ 17, 116, 40, 65, 3, 19, 72, 108, 107, 49), для которых их повторение является самым частым событием, наблюдавшимся с вероятностью 0,37–0,59. Анализ их включения в песню показал, что они могут исполняться от 1 до 7 раз молодыми птицами и до 4 раз – взрослыми, при этом чаще всего у всех птиц отмечается двукратное исполнение мономотивов (рис. 7). Сравнение распределений кратности исполнения данных мономотивов в песне показало, что различия между возрастными группами значимы ($\chi^2_{(0,01; df=5)} = 32,15$; $p < 0,01$) и связаны с ограничением частоты исполнения мономотивов двухлетними (II) и старшими (III) самцами.

Трель. Кроме бимотивов и мономотивов, достаточно устойчиво в песне мухоловки-пеструшки представлены последовательности из 3–5 фигур, именуемые нами трелями. Такая конструкция состоит из разных по частоте фигур. Самым распространённым вариантом трели ($n = 46$) оказалась конструкция, состоящая из 4 фигур (100→39→63→156). В различных комби-

нациях данных типов фигур выявлено 20 вариантов их использования в песнях. Ядром данных вариантов является тип фигуры № 63 ($n = 266$).

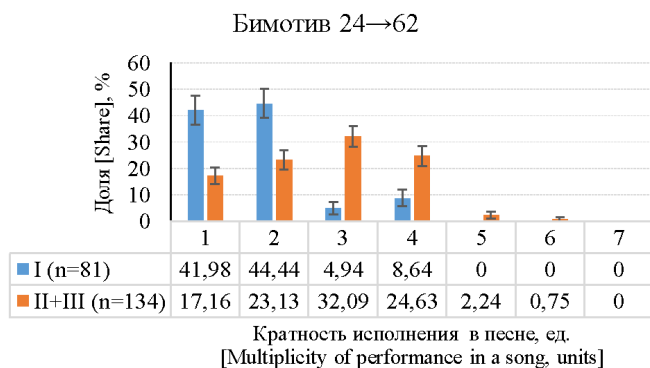
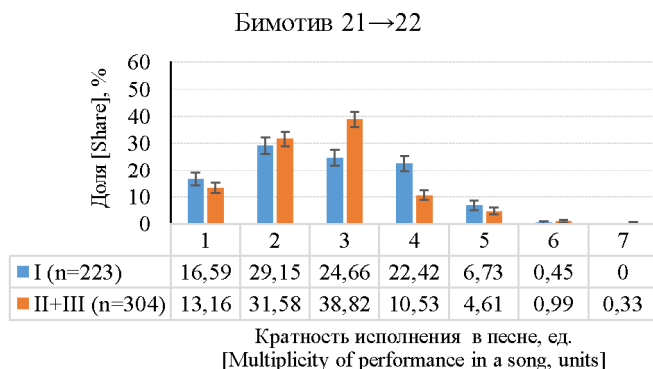
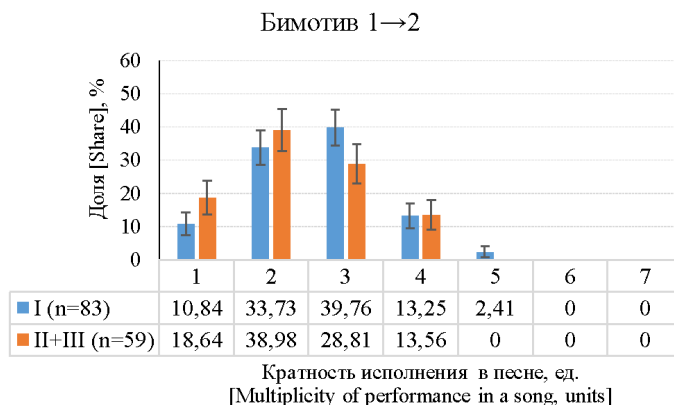


Рис. 6. Кратность исполнения популярных бимотивов в песнях *Ficedula hypoleuca* разного возраста
[Fig. 6. The multiplicity of performance of popular bimotives in the songs of the *Ficedula hypoleuca* of different ages]

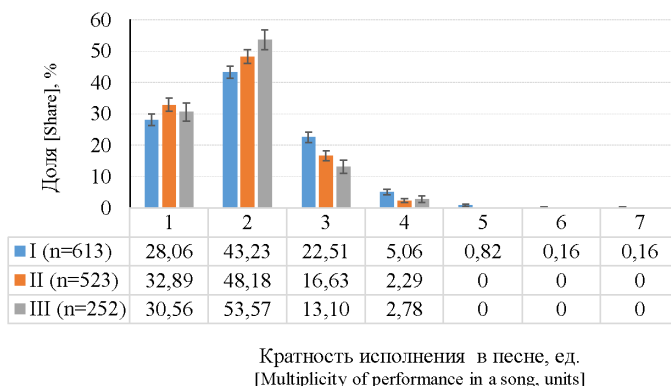


Рис. 7. Распределение количества повторов фигур в песнях *Ficedula hypoleuca* разного возраста
[Fig. 7. Distribution of the number of repetitions of figures in the songs of the *Ficedula hypoleuca* of different ages]

Интересно проследить использование трелей птицами разного возраста. Минимальное использование трели отмечается у самцов в группе I (36,6%). С возрастом доля птиц, использующих такие конструкции, увеличивается (II – 60%; III – 100%). Различия между молодыми и группой взрослых (II+III) статистически значимые ($F = 1,91$; $p < 0,05$). Таким образом, можно полагать, что такие конструкции являются «инновационным» компонентом [29], значительно разнообразящим пение самцов, столь привлекательное для самок [6].

Связка. Выделение ещё одного типа элементов песни – связки обосновано тем, что между выявленными бимотивами, мономотивами и трелями мухоловка-пеструшка часто вставляет одиночные фигуры (№ 4, 120, 46, 44, 16, 33). Отличительной их чертой является то, что они относятся к высокочастотным типам песенных фигур мухоловки-пеструшки и, как правило, используются как вставки между различными конструктивными элементами песни. Их доля в общей песенной последовательности в целом низка (1,61–0,17%). Вероятно, они участвуют в обеспечении «принципа контрастности», согласно которому самец стремится чередовать резко отличающиеся по своим физическим параметрам конструктивные элементы песни [29]. Поскольку обычно би- и мономотивы лежат в сходном частотном диапазоне, связки также выступают в роли «разделителя», обеспечивающего смену частот в песне.

Использование связок в песенной последовательности самцов разного возраста различается: молодые особи (I) используют их в 8,45% случаев, в группе двухлетних (II) их доля возрастает до 9,33% ($F = 1,98$; $p < 0,05$), а в группе старших (III), напротив, снижается до 6,39% ($F = 1,98$; $p < 0,01$). Учитывая, что аналогичным образом изменяется количество фигур в песне, можно предполагать, что использование связок как разделительного компонента в ней оказывается зависимым и от её длины. Вместе с тем в пении взрослых птиц (II+III) чаще ($F = 2,2$; $p < 0,05$) задействовано боль-

шее число их типов, чем у молодых, что также способствует увеличению разнообразия песни.

Стартовый элемент. По каждой фигуре произведена оценка частоты её нахождения в стартовой позиции. Из 1 950 проанализированных песен в 15,8% их начало связано с фигурой 21. Учитывая, что фигура № 21 является частью самого популярного бимотива в популяции – 21→22, можно говорить, что во многих случаях песня начинается без специализированного начала сразу с основного элемента – бимотива. Из 1 422 случаев его наличия в общей песенной последовательности в начале песни он отмечается в 21,73% случаев. С другого популярного момотива – 17→17 песня начинается в 6,5% случаев. Из 212 случаев его присутствия в песенной последовательности в 56,13% он находится в начале песни, что говорит о более выраженной его специализации как стартового элемента песни.

Функцию специализированного стартового элемента в большей степени выполняет фигура № 77. С данной фигуры песня начиналась в 8,3% случаев. В начале песни она встречается в 7,2 раза чаще (F -критерий; $p < 0,01$), чем в последующих её позициях (в среднем – 1,1%). Из 370 случаев присутствия её в групповой песенной последовательности в 43% случаев она находилась в начале песни. Интересно, что фигура № 77 иногда используется самцами в период длительных пауз между песнями, исполняя её как однократно, так и несколько раз подряд. По всей вероятности, этот звук в данном случае выполняет иные функции в коммуникации птиц. Не случайно чаще ($F = 4,5$; $p < 0,01$) в начале песни с частотой 3,2% встречается также фигура № 100. Её исполнение в начале песни наблюдается в 19,14% из 324 случаев её использования в песенной последовательности.

С возрастом использование стартовых элементов заметно меняется. Для двухфигурных конструкций выявлено отчётливое увеличение их доли в начале песни: для бимотива 21→22 оно оказалось двукратным (I – 14,85%; II – 25,45%; III – 31,47%) и значимым (F -критерий, $p < 0,05$). Для момотива 17→17 увеличение ещё более выражено – в 4,6 раза (F_{I-III} ; $p < 0,01$) между группой молодых (I – 0,1%) и взрослых (II – 7,9%; III – 14,1%) самцов. В отношении монофигурных конструкций (№ 77, 100), напротив, выявлено устойчивое снижение ($F_{№ 77, I-III} = 5,7$; $F_{№ 100, I-III} = 4,8$; $p < 0,01$) их участия в этой роли в 3,5–7 раз от I к III возрастной группе (№ 77: I – 13,9%; II – 5,2%; III – 4,0%. № 100: I – 5,7%; II – 1,9%; III – 0,8%). Таким образом, с возрастом самцы чаще начинают песню сразу с основной вариационной её части, что в целом не сказывается на её разнообразии.

Финишный элемент. На основе проведённого анализа можно утверждать, что у мухоловки-пеструшки, в отличие от некоторых видов, нет выраженного заключительного элемента песни. Самцы этого вида могут легко прерывать песню в любой её части и начинать исполнять следующую.

Подводя общий итог, можно сказать, что развитие песни мухоловки-пеструшки с возрастом проходит поэтапно. Вокализация годовалых самцов (I) характеризуется меньшим размером репертуара, низким разнообразием песен и средней её длиной. Они часто начинают песню со специализиро-

ванных монофигурных стартовых элементов. Используют длинные мономотивы с кратностью повторения 3 раза и более. Задействуют минимальное число типов связок в репертуаре. На втором году жизни (II) у самцов происходит увеличение размера репертуара и разнообразия песни за счёт освоения сложных песенных конструкций (трелей) при сохранении общей длины песни. В отношении использования популярных бимотивов наблюдаются разнонаправленные закономерности их использования (стабильность, рост, сокращение), которые продолжаются с возрастом. С третьего года жизни (III) у самцов происходит значимое сокращение длины песни, но при этом продолжается увеличение размера репертуара и за счёт этого – рост разнообразия песни. Таким образом, с возрастом самцы усложняют песню, а также стремятся сократить число избыточной информации в ней.

Заключение

Размер группового песенного репертуара мухоловки-пеструшки составил 132 типа песенных фигур, индивидуального – от 17 до 64. Основу репертуара составляют 34 типа фигур, на которые приходится 72,8% случаев их использования в песенной последовательности, только 12 из них встречаются у половины и более самцов в каждой возрастной группе. Выявлена дифференциация птиц по размерам репертуара, максимально выраженная в группе молодых самцов, обусловленная, по всей вероятности, генетически.

Выделены устойчивые компоненты в структуре песни: бимотивы, мономотивы, трели, связки, стартовые элементы. Базовыми элементами песни являются бимотивы, которые лежат в основе видоспецифичности и узнаваемости песни вида. Развитие песни с возрастом происходит в направлении увеличения размера репертуара и её разнообразия за счёт освоения самцами сложных конструкций и избавления от избыточной информации.

Список источников

1. Baker M.C. Bird song research: the past 100 years // *Bird Behavior*. 2001. Vol. 14, № 1. PP. 3–50.
2. Catchpole C.K. Bird song: biological themes and variations / C.K. Catchpole, P.J.B. Slater. New York : Cambridge University Press, 2008. 335 p.
3. Beecher M.D., Brenowitz E.A. Functional aspects of song learning in songbirds // *Trends in ecology & evolution*. 2005. Vol. 20, № 3. PP. 143–149. doi: 10.1016/j.tree.2005.01.004
4. Kipper S., Mundry R., Hultsch H., Todt D. Long-term persistence of song performance rules in nightingales (*Luscinia megarhynchos*): a longitudinal field study on repertoire size and composition // *Behaviour*. 2004. Vol. 141, № 3. PP. 371–390. doi: 10.1163/156853904322981914
5. dos Santos E.B., Llambias P.E., Rendall D. The structure and organization of song in Southern House Wrens (*Troglodytes aedon chilensis*) // *Journal of Ornithology*. 2016. Vol. 157, № 1. PP. 289–301. doi: 10.1007/s10336-015-1277-3
6. Lampe H.M., Saetre G.-P. Female pied flycatchers prefer males with larger song repertoires // *Proc. Roy. Soc. London. B*. 1995. Vol. 262, № 1364. PP. 163–167. doi: 10.1098/rspb.1995.0191
7. Catchpole C.K. Sexual selection and the evolution of song and brain structure in *Acrocephalus warblers* // *Advances in the Study of Behavior*. 2000. Vol. 29. PP. 45–97. doi: 10.1016/S0065-3454(08)60103-5

8. Reid J.M., Arcese P., Cassidy A.L., Hiebert S.M., Smith J.N., Stoddard P.K., Marr A.B., Keller, L.F. Song repertoire size predicts initial mating success in male song sparrows, *Melospiza melodia* // Animal behavior. 2004. Vol. 68 (5). PP. 1055–1063. doi: 10.1016/j.anbehav.2004.07.003
9. Dadwal N., Bhatt D. Relationship between song repertoire size with nesting success, territory size, and territorial conflict in pied bush chat (*saxicola caprata*) // The Wilson Journal of Ornithology. 2017. Vol. 129, № 4. PP. 701–712. doi: 10.1676/16-124.1
10. Suter S.M., Ermacora D., Rieille N., Meyer, D.R. A distinct reed bunting dawn song and its relation to extrapair paternity // Animal Behaviour. 2009. Vol. 77 (2). PP. 473–480. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.11.002
11. Dreiss A.N., Navarro C., De Lope F., Möller A.P. Effects of an immune challenge on multiple components of song display in barn swallows *Hirundo rustica*: implications for sexual selection // Ethology. 2008. № 114(10). PP. 955–964. doi: 10.1111/j.1439-0310.2008.01546.x
12. Lampe H.M., Espmark Y.O. Song structure reflects male quality in pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca* // Animal Behaviour. 1994. Vol. 47, № 4. PP. 869–876. doi: 10.1006/anbe.1994.1118
13. Vabishchevich A.P. Two strategies of between-season changes in the song composition of the pied flycatcher // Annales Zoologici Fennici. 2012. Vol. 49, № 4. PP. 219–230. doi: 10.5735/086.049.0402
14. Eens M., Pinxten R., Verheyen R.F. Song learning in captive European starlings, *Sturnus vulgaris* // Animal Behaviour. 1992. Vol. 44, № 6. PP. 1131–1143. doi: 10.1016/S0003-3472(05)80325-2
15. Garamszegi L.Z., Török J., Hegyi G., Szöllösi E., Rosivall B., Eens M. Age - dependent expression of song in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis* // Ethology. 2007. Vol. 113, № 3. PP. 246–256. doi: 10.1111/j.1439-0310.2007.01337.x
16. Kiefer S., Sommer C., Scharff C., Mundry R. Tuning towards tomorrow? Common nightingales *Luscinia megarhynchos* change and increase their song repertoires from the first to the second breeding season // J. Avian Biol. 2009. Vol. 40. PP. 231–236. doi: 10.1111/j.1600-048X.2009.04500.x
17. Vaytina T.M., Shitikov D.A. Age-related changes in song repertoire size and song type sharing in the Whinchat *Saxicola rubetra* // Bioacoustics. 2019. Vol. 28, № 2. PP. 140–154. doi: 10.1080/09524622.2017.1408495
18. Balsby T.J.S., Hansen P. Element repertoire: change and development with age in White-throat *Sylvia communis* song // Journal of Ornithology. 2010. Vol. 151, № 2. PP. 469–476. doi: 10.1007/s10336-009-0481-4
19. Adret-Hausberger M., Güttinger H.R., Merkel F.W. Individual life history and song repertoire changes in a colony of starlings (*Sturnus vulgaris*) // Ethology. 1990. Vol. 84, № 4. PP. 265–280. doi: 10.1111/j.1439-0310.1990.tb00802.x
20. Forstmeier W., Hasselquist D., Bensch S., Leisler B. Does song reflect age and viability? A comparison between two populations of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* // Behavioral Ecology and Sociobiology. 2006. Vol. 59, № 5. PP. 634–643. doi: 10.1007/s00265-005-0090-z
21. Eriksen A., Slagsvold T., Lampe H.M. Vocal plasticity – are pied flycatchers, *Ficedula Hypoleuca*, open-ended learners? // Ethology. 2011. Vol. 117, № 3. PP. 188–198. doi: 10.1111/j.1439-0310.2010.01864.x
22. Попова Д.В., Горещая М.Я., Ильина Т.А. Возрастные особенности песни мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Экология, эволюция и систематика животных : материалы международной научно-практической конференции. Рязань : НП Голос губернии, 2012. С. 357–358.
23. Горещая М.Я. Песня птиц как интегральный показатель состояния особи и её взаимодействий с окружающей средой // Первый Всероссийский орнитологический конгресс (г. Тверь, Россия, 29 января – 4 февраля 2018 г.) : тезисы докладов. Тверь, 2018. С. 82.

24. Motes-Rodrigo A., Labra A., Lampe H.M. Breeding experience and not age modulates the song development of pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) // *Ethology*. 2017. Vol. 123, № 3. PP. 197–204. doi: 10.1111/eth.12589
25. Bastrikova A.E., Gashkov S.I., Moskvitina N.S. Age-related variability of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) song in natural and urban environments // *Biology Bulletin*. 2021. Vol. 48, № 5. PP. 607–615. doi: 10.1134/S1062359021050046
26. Espmark Y.O., Lampe H.M. Variations in the song of the pied flycatcher within and between breeding seasons // *Bioacoustics*. 1993. Vol. 5, № 1–2. PP. 33–65. doi: 10.1080/09524622.1993.9753229
27. Вабишевич А.П. Межпопуляционная и индивидуальная изменчивость песни мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* : дис. ... канд. биол. наук. М. : МГУ им. Ломоносова, 2011. 209 с.
28. Иванова М.Н. Взаимозависимость типа окраски, возраста и акустических характеристик песни у самцов мухоловки-пеструшки // *Орнитология*. 1998. Т. 28. № 1–2. С. 126–135.
29. Панов Е.Н. Избранные труды. Этология и эволюционная биология. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. 595 с.

References

1. Baker MC. Bird song research: the past 100 years. *Bird Behavior*. 2001;14(1):3–50.
2. Catchpole CK. Bird song: biological themes and variations. New York : Cambridge University Press; 2008. 335 p.
3. Beecher MD, Brenowitz EA. Functional aspects of song learning in songbirds. *Trends in ecology & evolution*. 2005;20(3):143–149. doi: [10.1016/j.tree.2005.01.004](https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.004)
4. Kipper S, Mundry R, Hultsch H, Todt D. Long-term persistence of song performance rules in nightingales (*Luscinia megarhynchos*): a longitudinal field study on repertoire size and composition. *Behaviour*. 2004;141(3):371–390. doi: [10.1163/156853904322981914](https://doi.org/10.1163/156853904322981914)
5. dos Santos EB, Llambias PE, Rendall D. The structure and organization of song in Southern House Wrens (*Troglodytes aedon chilensis*). *Journal of Ornithology*. 2016;157(1):289–301. doi: [10.1007/s10336-015-1277-3](https://doi.org/10.1007/s10336-015-1277-3)
6. Lampe HM, Saetre G-P. Female pied flycatchers prefer males with larger song repertoires. *Proc. Roy. Soc. London. B*. 1995;262 (1364):163–167. doi: [10.1098/rspb.1995.0191](https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0191)
7. Catchpole CK. Sexual selection and the evolution of song and brain structure in Acrocephalus warblers. *Advances in the Study of Behavior*. 2000;29:45–97. doi: [10.1016/S0065-3454\(08\)60103-5](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60103-5)
8. Reid JM, Arcese P, Cassidy AL, Hiebert SM, Smith JN, Stoddard PK, Marr AB, Keller LF. Song repertoire size predicts initial mating success in male song sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal behavior*. 2004;68(5):1055–1063. doi: [10.1016/j.anbehav.2004.07.003](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.07.003)
9. Dadwal N, Bhatt D. Relationship between song repertoire size with nesting success, territory size, and territorial conflict in pied bush chat (*saxicola caprata*). *The Wilson Journal of Ornithology*. 2017;129(4):701–712. doi: [10.1676/16-124.1](https://doi.org/10.1676/16-124.1)
10. Suter SM, Ermacora D, Rieille N, Meyer DR. A distinct reed bunting dawn song and its relation to extrapair paternity. *Animal Behaviour*. 2009;77(2):473–480. doi: [10.1016/j.anbehav.2008.11.002](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.11.002)
11. Dreiss AN, Navarro C, De Lope F, Møller AP. Effects of an immune challenge on multiple components of song display in barn swallows *Hirundo rustica*: implications for sexual selection. *Ethology*. 2008;114(10):955–964. doi: [10.1111/j.1439-0310.2008.01546.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01546.x)
12. Lampe HM, Espmark YO. Song structure reflects male quality in pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*. 1994;47(4):869–876. doi: [10.1006/anbe.1994.1118](https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1118)
13. Vabishchevich AP. Two strategies of between-season changes in the song composition of the pied flycatcher. *Annales Zoologici Fennici*. 2012;49(4):219–230. doi: [10.5735/086.049.0402](https://doi.org/10.5735/086.049.0402)

14. Eens M, Pinxten R, Verheyen RF. Song learning in captive European starlings, *Sturnus vulgaris*. *Animal Behaviour*. 1992;44(6):1131-1143. doi: [10.1016/S0003-3472\(05\)80325-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80325-2)
15. Garamszegi LZ, Török J, Hegyi G, Szöllösi E, Rosivall B, Eens M. Age-dependent expression of song in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Ethology*. 2007;113(3):246-256. doi: [10.1111/j.1439-0310.2007.01337.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2007.01337.x)
16. Kiefer S, Sommer C, Scharff C, Kipper S, Mundry R. Tuning towards tomorrow? Common nightingales *Luscinia megarhynchos* change and increase their song repertoires from the first to the second breeding season. *J. Avian Biol.* 2009;40:231-236. doi: [10.1111/j.1600-048X.2009.04500.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2009.04500.x)
17. Vaytina TM, Shitikov DA. Age-related changes in song repertoire size and song type sharing in the Whinchat *Saxicola rubetra*. *Bioacoustics*. 2019;28(2):140-154. doi: [10.1080/09524622.2017.1408495](https://doi.org/10.1080/09524622.2017.1408495)
18. Balsby TJS, Hansen P. Element repertoire: change and development with age in White-throat *Sylvia communis* song. *Journal of Ornithology*. 2010;151(2):469-476. doi: [10.1007/s10336-009-0481-4](https://doi.org/10.1007/s10336-009-0481-4)
19. Adret-Hausberger M, Güttinger HR, Merkel FW. Individual life history and song repertoire changes in a colony of starlings (*Sturnus vulgaris*). *Ethology*. 1990;84(4):265-280. doi: [10.1111/j.1439-0310.1990.tb00802.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1990.tb00802.x)
20. Forstmeier W, Hasselquist D, Bensch S, Leisler B. Does song reflect age and viability? A comparison between two populations of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2006;59(5):634-643. doi: [10.1007/s00265-005-0090-z](https://doi.org/10.1007/s00265-005-0090-z)
21. Eriksen A, Slagsvold T, Lampe HM. Vocal plasticity - are pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, open-ended learners? *Ethology*. 2011;117(3):188-198. doi: [10.1111/j.1439-0310.2010.01864.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2010.01864.x)
22. Popova DV, Goretzkaya MYa, Il'ina TA. Vozrastnye osobennosti pesni mukholovki-pestrushki (*Ficedula hypoleuca*) [Age-dependent characteristics of pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) songs] In: *Ekologiya, evolyutsiya i sistematika zhivotnykh*. Mat-ly Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konf. [Ecology, evolution and systematics of animals. Proceedings of the International Scientific-Practical Conference (Ryazan, Russia, 13-16 November, 2012)]. Ryazan: NP Golos gubernii Publ.; 2012. pp. 357-358. In Russian
23. Goretzkaya MYa. Pesnya ptits kak integral'nyy pokazatel' sostoyaniya osobi i ee vzaimodeystviy s okruzhayushchey sredoy [Bird song as an integral indicator of the state of an individual and its interaction with the environment]. In: *Pervyy Vserossiyskiy ornitologicheskiiy congress*. Tezisy dokladov [First All-Russian Ornithological Congress. Theses of reports (Tver, Russia, 29 January - 4 February, 2018)]. 2018. p. 82. In Russian
24. Motes-Rodrigo A, Labra A, Lampe HM. Breeding experience and not age modulates the song development of pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*). *Ethology*. 2017;123(3):197-204. doi: [10.1111/eth.12589](https://doi.org/10.1111/eth.12589)
25. Bastrikova AE, Gashkov SI, Moskvitina NS. Age-related variability of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) song in natural and urban environments. *Biology Bulletin*. 2021;48(5):607-615. doi: [10.1134/S1062359021050046](https://doi.org/10.1134/S1062359021050046)
26. Espmark YO, Lampe HM. Variations in the song of the pied flycatcher within and between breeding seasons. *Bioacoustics*. 1993;5(1-2):33-65. doi: [10.1080/09524622.1993.9753229](https://doi.org/10.1080/09524622.1993.9753229)
27. Vabishchevich AP. *Mezhpopulyatsionnaya i individual'naya izmenchivost' pesni mukholovki-pestrushki Ficedula hypoleuca* [Inter-population and individual variability in the song of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*]. CandSci. Dissertation, Biology. Moscow: Moscow State University; 2011. 209 p. In Russian
28. Ivanova MN. Vzaimozavisimost' tipa okraski, vozrasta i akusticheskikh kharakteristik pesni u samtsov mukholovki-pestrushki [Interdependence of colouring type, age and acoustic song characteristics of the pied flycatcher]. *Ornitologiya*. 1998;28(1-2):126-135. In Russian
29. Panov EN. Izbrannye trudy. Etologiya i evolyutsionnaya biologiya [Selected works. Ethology and Evolutionary Biology]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2012. 595 p. In Russian

Информация об авторах:

Гашков Сергей Иванович – канд. биол. наук, доцент кафедры зоологии позвоночных и экологии Национального исследовательского Томского государственного университета (634050, г. Томск, Россия, пр. Ленина, 36).

E-mail: parusmajorl@rambler.ru

Бастрикова Анастасия Евгеньевна – аспирант кафедры зоологии позвоночных и экологии Национального исследовательского Томского государственного университета (634050, г. Томск, Россия, пр. Ленина, 36).

E-mail: bastrikova_a_e@mail.ru

Москвитина Нина Сергеевна – д-р биол. наук, профессор, профессор кафедры зоологии позвоночных и экологии Национального исследовательского Томского государственного университета (634050, г. Томск, Россия, пр. Ленина, 36).

E-mail: mns_k@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Gashkov Sergey I, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: parusmajorl@rambler.ru

Bastrikova Anastasia E, Post-Graduate Student, Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: bastrikova_a_e@mail.ru

Moskvitina Nina S, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: mns_k@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Поступила в редакцию 28.12.2021 г.; повторно 25.04.2022 г.;
принята 27.04.2022 г.; опубликована 20.05.2022 г.*

*Received 28 December 2021; Revised 25 April 2022;
Accepted 27 April 2022; Published 20 May 2022.*

Научная статья
УДК 598.2 (571.16)
doi: 10.17223/19988591/57/4

**Гнездовая биология обыкновенной горихвостки
Phoenicunis phoenicurus (L., 1758) на юго-востоке Западной Сибири**

**Борис Дмитриевич Куранов¹, Олег Генрихович Нехорошев²,
Сергей Васильевич Килин³**

^{1, 2, 3} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

¹ Kuranov@seversk.tomsknet.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3815-5564>

² oleg@green.tsu.ru

Аннотация. Проанализированы репродуктивные показатели обыкновенной горихвостки в подзоне подтаежных лесов на юго-востоке Западной Сибири. Материалы собраны в 1983–2019 гг. в окрестностях г. Томска (56°28'N, 84°54'E), с. Киреевск Томской обл. (56°22'N, 84°05'E) и д. Ломачевки Кемеровской обл. (56°08'N, 86°50'E). Обследовано 516 гнезд, промерено 2 734 яйца. Обнаружено, что при плотности развески гнездовой 107 шт./10 га заселенность исследуемой территории горихвосткой составила $10,3 \pm 1,4\%$, а плотность гнездования – $11,4 \pm 1,6$ пар/10 га. Установлено, что начало наиболее ранней кладки в среднем приходится на 19 мая (13 мая – 27 мая), средняя медиана начала кладки – на 29 мая (23 мая – 3 июня). Полная кладка $6,84 \pm 0,04$ яиц, объем яиц $1\,818 \pm 3$ мм³, успешность размножения в начатых кладках любой дальнейшей судьбы 54,1%, доля неразвившихся яиц 8,3%, частичный отход птенцов 5,6%. Число птенцов на успешное гнездо и попытку размножения составляет соответственно $5,83 \pm 0,07$ и $3,21 \pm 0,13$. Размер кладки на юго-востоке Западной Сибири статистически значимо (выше $p < 0,001$), чем в европейской части ареала вида ($p < 0,001$), а число птенцов на попытку размножения – меньше, что связано с более высоким уровнем хищничества.

Ключевые слова: репродуктивные показатели; влияние биотопа; влияние весенней температуры; Томская область; Кемеровская область

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2020-0019).

Благодарности: авторы благодарят А.Д. Нумерова и И. Поркерта (J. Porkert) за помощь при написании статьи.

Для цитирования: Куранов Б.Д., Нехорошев О.Г., Килин С.В. Гнездовая биология обыкновенной горихвостки *Phoenicunis phoenicurus* (L., 1758) на юго-востоке Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 57. С. 67–88. doi: 10.17223/19988591/57/4

Breeding biology of the common redstart *Phoenicurus phoenicurus* (L., 1758) in the south-east of Western Siberia

Boris D. Kuranov¹, Oleg G. Nekhoroshev², Sergei V. Kilin³

^{1, 2, 3} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

¹ Kuranov@seversk.tomsknet.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3815-5564>

² oleg@green.tsu.ru

Summary. We analyzed the results of long-term studies (1983–2019) of breeding biology of the common redstart (*Phoenicurus phoenicurus*) in the sub-taiga forest subzone of the south-eastern part of Western Siberia. Data were collected in the surroundings of Tomsk (56°28'N, 84°54'E, 90–100 m a.s.l.), the village Kireyevsk (Tomsk oblast, 56°22'N, 84°05'E, 90 m a.s.l.) and the village Lomachevka (Kemerovo oblast, 56°08'N, 86°50'E, 190 m a.s.l.). In total, we examined 516 nests. The study was conducted according to the guidelines of the Declaration of Helsinki, and approved by the Institutional Review Board (or Ethics Committee) of Institute of Biology of Tomsk State University (protocol code № 23 of 21.03.2022). Nest-boxes were placed in deciduous (aspen-birch and birch), mixed (pine-birch-aspen) and coniferous (pine and Siberian pine) forests. The density of nest-boxes in all types of forests was 107/10 ha. Nest-box occupation average rate was 10.3 ± 1.4 % and population average density was 11.4 ± 1.6 pairs/10 ha. Nest-box occupation rate in deciduous forests was 4.4 ± 0.5 %; in mixed – 15.3 ± 1.3 %; in coniferous – 10.4 ± 2.2 %, and population density was 4.9 ± 0.6 , 17.0 ± 1.5 and 11.6 ± 2.4 pairs/10 ha, respectively.

In spring, redstarts appear in last decade of April–first decade of May (21 April – 7 May), on average, April 28. The mean long-term date of the earliest egg laying was May 19 (13 May – 27 May); the median laying date was May 29 (23 May – 3 June). No certain long-term trend in the timing of reproduction was detected. There were no cases of two breeding cycles in the study area confirmed by ringing. However, once we observed how 8 days after the departure of fledglings a new clutch was laid in the same nest-box from which fledglings flew out.

The mean clutch size is 6.84 ± 0.04 eggs, the mean length of eggs – 18.60 ± 0.02 mm, the breadth of eggs – 13.83 ± 0.01 mm and the mean volume of eggs – 1818 ± 3 mm³ ($n = 2734$ eggs). The share (proportion) of successful nests where, at least, one young fledged is 55.0%. From 3081 eggs, 1875 chicks hatched and 1667 fledglings flew out. The success of incubation is 60.9% (hatched chicks / eggs in nests where, at least, one egg was laid), feeding (fledglings / hatched chicks) – 88.9%, breeding (fledglings / eggs in nests where at least one egg was laid) – 54.1%, reproductive success in successful nests – 86.0%. Embryonic mortality is 8.3%, partial brood mortality – 5.6% of the total number of hatched nestlings. The mean number of fledglings per successful attempt and breeding attempt are 5.83 ± 0.07 and 3.21 ± 0.13 , respectively. Predators ravaged 41.7% of nests, in which 28.3% of eggs in incomplete and completed clutches and 4.2% of nestlings were destroyed. In total, 3.3% of nests were abandoned, and losses amounted to 1.7% of eggs in incomplete and completed clutches and 1.3% of nestlings.

Reproductive success, numbers of fledglings per breeding attempt in the group of deciduous and mixed forests are significantly higher than those in coniferous forests, respectively 58.0%, 3.55 ± 0.16 and 42.8%, 2.33 ± 0.25 . This is due to higher predation in coniferous forests. Clutch size, volume of eggs and number of fledglings per successful attempt in the group of deciduous and mixed forests and coniferous forests does not significantly differ, 6.88 ± 0.05 , 1820 ± 4 mm³, 5.85 ± 0.08 and 6.69 ± 0.09 , 1813 ± 6 mm³, 5.73 ± 0.18 , respectively.

In the European part of the redstart's range, in the latitude range of 48–69° N, clutch size (first breeding cycle) varies between 6.13 – 6.86 eggs (on average, 6.51 ± 0.04 eggs) (See Table 2), which is significantly less than in Western Siberia (6.84 ± 0.04 eggs) ($p < 0.001$). The average clutch size in the European latitude range (55–60° N) close to our study area is 6.56 ± 0.05 (6.34–6.68 eggs), also significantly less compared to our data ($p < 0.001$) (See Table 2). Our calculations based on the literature data given in Table 2 showed a significant tendency of increasing the clutch size in latitude range from 48 to 69° N. The dependence of the clutch size (y) on latitude (x) is described by linear regression equation: $y = 5.73 + 0.013x$ ($R^2 = 0.24$, $p = 0.03$, $n = 20$). The egg volume in Europe varied in the limits 1 700 – 1 899 mm³ (in average 1791 ± 16 mm³) and was not connected with latitude ($r = 0.18$, our calculations on the data are given in Table 2). The mean egg volume in Europe and Western Siberia are not significantly different.

Breeding success (fledglings / eggs in nests where, at least, one egg was laid) in Europe varies in limits 41.5 – 82.8%, fledglings per successful attempt and breeding attempt are 5.73 ± 0.08 and 4.31 ± 0.16 , respectively (our calculations on the literature data are given in Table 3). Breeding success of the redstart in Western Siberia is at the lower limit of the indicator known for Europe. The number of fledglings per attempt in Western Siberia was significantly less than that in the European part of the range ($p < 0.001$). We explain it by a higher level of predation in Western Siberia compared to most sites in the European part of the redstart's range. The number fledglings per successful attempt in Europe and Western Siberia is not significantly different.

The paper contains 4 Tables and 56 References.

Keywords: reproductive indices; biotop influence; spring temperature influence; Tomsk region; Kemerovo region

Funding: The study was performed within the framework of a state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (Project No. FSWM-2020-0019).

Acknowledgments: We thank Alexander Numerov (Voronezh State University) and Jiří Porkert for their help in writing the paper.

For citation: Kuranov BD, Nekhoroshev OG, Kilin SV. Breeding biology of the common redstart *Phoenicurus phoenicurus* (L., 1758) in the south-east of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;57:67-88. doi: 10.17223/19988591/57/4

Введение

Многие виды птиц-дуплогнездников служат модельными объектами для широкого спектра исследований на различных уровнях: от клеточного до биоценотического. На примере этой группы птиц получили освещение многие фундаментальные проблемы популяционной биологии, такие как топические, трофические и другие связи дуплогнездников, а также использование их в качестве биоиндикаторов естественных и антропогенных изменений в среде обитания [1].

Обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus* (L., 1758)) имеет большой бореальный евроазиатский гнездовой ареал, который расширяется в восточном направлении с одновременным расселением вида на север в Прибайкалье и Западном Забайкалье [2]. Вид часто используют в качестве модельного объекта в популяционных исследованиях благодаря тому, что его легко привлечь на контролируемые территории развешиванием

искусственных гнездовий. Горихвостка хорошо изучена в европейской части ареала, и ряд работ посвящен анализу репродуктивных показателей вида и влиянию на них абиотических и биотических факторов. На примере вида исследовали многолетнюю динамику численности [3], тренд сроков размножения в связи с изменением климата [4], изменчивость величины кладки и яиц [5–7], успешность размножения и факторы, их определяющие [8–11].

Гнездованию горихвостки в естественном и урбанизированном ландшафтах Томской области посвящены работы С.П. Миловидова [12] и Б.Д. Куранова [13]. Данные по размножению вида в южной части Кемеровской области приводят А.С. Родимцев и Л.К. Ваничева [14]. Однако до настоящего времени отсутствуют обобщающие работы по гнездованию горихвостки на юго-востоке Западной Сибири, касающиеся анализа плотности гнездования, сроков размножения, величины кладки, оологических показателей, успешности размножения, а также сравнительного анализа размножения вида в различных местообитаниях этого региона. Не изучена связь погодных условий с репродуктивными показателями. Наше исследование, основанное на многолетних наблюдениях в Томской и Кемеровской областях, позволило в определенной степени заполнить этот пробел.

Цель данного исследования – популяционный анализ репродуктивных показателей обыкновенной горихвостки в юго-восточной части Западной Сибири, а также их сравнение с аналогичными данными по европейской части ареала вида.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены в 1983–2019 гг. на трех ключевых участках: в окрестностях г. Томска ($56^{\circ}28'N$, $84^{\circ}54'E$, 90–100 м над ур. м.), с. Киреевск Кожевниковского р-на Томской обл. ($56^{\circ}22'N$, $84^{\circ}05'E$, 90 м над ур. м.) и д. Ломачевки Ижморского р-на Кемеровской обл. ($56^{\circ}08'N$, $86^{\circ}50'E$, 190 м над ур. м.). Село Киреевск находится в 60 км к западу от г. Томска, д. Ломачевка – в 120 км к юго-востоку. Район исследований расположен в подтаежной подзоне лесной зоны Западной Сибири – переходном районе от темнохвойной тайги и сосновых боров к березовым лесам [15]. Ломачевский участок расположен на границе подтаежных лесов и лесостепи [16].

Гнездование горихвостки в искусственных гнездовьях (ИГ) на томском участке изучено в 1986–2019 гг. (12 лет), на киреевском – 1984–2017 гг. (13 лет), на ломачевском – 1983–1996 гг. (14 лет). В окрестностях г. Томска ИГ разместили на двух участках. Первый – зрелый осиново-березовый лес с примесью сосны, пихты и ели с хорошо развитым вторым ярусом из черемухи, ивы, шиповника и караганы. Второй участок находился в зрелом припоселковом кедровнике с редким подлеском из рябины и березы. У с. Киреевск ИГ развешивали в средневозрастных сосновых, сосново-березово-осиновых, березово-осиновых насаждениях и зрелом березняке. В сосновом, смешанном и березово-осиновом лесу второй ярус состоял из редких рябин и кустов волчьей ягоды, в березовом – из редкого подроста

березы и сосны. В окрестностях д. Ломачевки наблюдения проведены в средневозрастном березово-осиново-сосновом лесу с преобладанием мелколиственных пород и относительно слабо развитым подлеском из ивы, черемухи, черной и красной смородины, шиповника и таволги.

Для привлечения горихвостки использованы дощатые ИГ двух типов: синичники с диаметром летка 30 мм и площадью дна 100 см² и скворечники – 50 мм и 196 см² соответственно. В разные годы в окрестностях г. Томска под наблюдением было 50–165 синичников и 50–110 скворечников, близ с. Киреевск – 50–305 синичников и 30–180 скворечников, около д. Ломачевки – 90 скворечников. Гнездовья располагались в две параллельные линии. На всех площадках расстояние между соседними ИГ и между линиями составляло 30 м. В расчет включали полосу шириной 30 м вдоль линий (по 15 м с каждой стороны), а к их протяженности добавляли 30 м (по 15 м от крайних ИГ). Плотность развески составила 107 шт./10 га.

На модельных площадках ежегодно проводили абсолютный учет гнезд, прослеживали их судьбу, а также сроки начала и величину кладки, успешность инкубации и выкармливания. Жилым считали гнездо, в котором было отложено хотя бы одно яйцо. Всего обследовано 516 гнезд, промерено 2 734 яйца. Исследование проведено в соответствии с принципами положения Хельсинкской декларации Всемирной медицинской ассоциации (Declaration of Helsinki, and approved by the Institutional Review Board).

Для обследованной группировки горихвостки и группировок вида в отдельных местообитаниях на основе индивидуальных данных по каждому гнезду рассчитаны среднееголетние значения следующих показателей: эмбриональная смертность (суммарное число неоплодотворенных яиц и яиц с погибшими эмбрионами / число яиц с известным результатом вылупления, %); успешность насиживания (число вылупившихся птенцов / число отложенных яиц, %); успешность выкармливания (число вылетевших птенцов / число вылупившихся птенцов, %); успешность размножения (число вылетевших птенцов / число отложенных яиц, %); число птенцов на попытку размножения (число вылетевших птенцов / число самок, приступивших к откладке яиц); число птенцов на успешную попытку размножения или размер выводка (число вылетевших птенцов / число самок со слетками).

Под «частичным» отходом птенцов понимали гибель отдельных птенцов выводка, не связанную с хищничеством. К успешным относили гнезда, из которых вылетел хотя бы один птенец.

Данные по заселенности ИГ приведены отдельно для мелколиственных, смешанных и хвойных насаждений, по остальным показателям в связи с небольшой выборкой по мелколиственным участкам сравнение проводили между объединенной группой мелколиственных и смешанных насаждений и хвойными лесами.

Объем яиц вычислен по формуле [17]:

$$V = 0,51 \cdot LB^2,$$

где L – длина яйца, B – максимальный диаметр.

Дата начала наиболее ранней кладки, медианная дата начала размножения, а также продолжительность периода начала яйцекладки за многолетний период рассчитаны как среднее арифметическое ежегодных значений. Для таких показателей, как заселенность ИГ, плотность гнездования, размер кладки, объем яиц, размер выводка, число птенцов на попытку размножения, рассчитаны среднее значение и ошибка среднего ($M \pm m_M$). Сравнение средних величин проведено по t -критерию Стьюдента. Для оценки связи даты прилета птиц, сроков размножения (даты появления первой кладки и медианы начала кладки в сезоне), размера кладки, объема яиц с весенними температурами воздуха применен линейный корреляционный анализ Пирсона. Для оценки изменения величины кладки в течение сезона в районе исследований и зависимости размера кладки от широты местности в европейской части ареала вида использован простой регрессионный анализ. Обработка первичных данных проведена с помощью пакета программ Stat Soft STATISTICA 8.0.

Результаты исследований и обсуждение

Заселенность ИГ и плотность гнездования. Для расчета естественной плотности гнездования горихвостки в районе исследований использованы данные по окрестностям г. Томска и долине р. Оби близ д. Старая Шегарка в 50 км к западу от г. Томска [12, 18–20] и неопубликованные материалы С.П. Миловидова и С.П. Гуреева из Банка данных лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН. Птиц считали на маршрутах с последующим пересчетом на 1 км^2 по дальности обнаружения [21]. Показатели, приведенные в числе особей, переведены в число пар делением на 2.

Наибольшая плотность гнездования горихвостки отмечена в смешанных лесах (в среднем 17 пар/км^2) и сосняках (14 пар/км^2), в лиственных насаждениях этих птиц гнездились меньше (9 пар/км^2). Развеска ИГ позволила значительно увеличить плотность гнездования горихвостки в районе исследований. Средняя заселенность ИГ по всем типам насаждений составила $10,3 \pm 1,4\%$, плотность гнездования – $114 \pm 16 \text{ пар/км}^2$ ($n = 24$). При этом заселенность видом ИГ и плотность гнездования в смешанных и хвойных лесах также выше, чем в мелколиственных. Средняя многолетняя заселенность видом ИГ и средняя плотность гнездования в смешанных лесах составили $15,3 \pm 1,3\%$ и $170 \pm 15 \text{ пар/км}^2$, хвойных (объединенные данные по сосняку и кедровнику) – $10,4 \pm 2,2\%$ и $116 \pm 24 \text{ пар/км}^2$, тогда как в мелколиственных лесах – $4,4 \pm 0,5\%$ и $49 \pm 6 \text{ пар/км}^2$. Заселенность ИГ горихвосткой в мелколиственном лесу на Среднем Урале также меньше, чем в средневозрастных и зрелых сосновых насаждениях – соответственно $0,4$ и $8,2\%$ [22].

Сроки размножения. В районе исследований горихвостки появляются в последней декаде апреля – первой декаде мая (21 апреля – 7 мая), в среднем 28 апреля. Дата прилета птиц отрицательно связана со средней темпера-

турой воздуха в третьей декаде апреля ($r = -0,62$, $p < 0,05$), на которую приходится подавляющая часть (86%) первых весенних встреч горихвостки.

Начало наиболее ранних кладок в разные годы отмечено с 13 по 27 мая и в среднем пришлось на 19 мая. Амплитуда колебаний даты появления первой кладки за весь период наблюдений составила 14 дней. На близкой с районом исследований широте в Приокско-Террасном заповеднике (юг Московской обл.) в условиях более стабильного климата годовые колебания данного показателя меньше – 10 дней [5]. Дата появления первой кладки в сезоне отрицательно связана со средней температурой воздуха во второй декаде мая ($r = -0,52$, $p < 0,05$), на конец которой приходится средняя многолетняя дата появления первых кладок. Самая поздняя кладка, состоящая из 5 яиц, начата горихвостками 5 июля 1986 г., а гнездование завершилось успешным вылетом 4 птенцов. Соответственно, общая потенциальная продолжительность периода начала размножения составила 53 дня. В районе исследований горихвостки в группе лиственных и смешанных насаждений начинали откладку яиц в среднем на 2 дня раньше, чем в хвойниках, что косвенно свидетельствует о более благоприятных мезоклиматических и трофических условиях на начальном этапе размножения вида в первой группе местообитаний.

Средняя многолетняя медиана начала кладки в районе работ приходится на 29 мая (23 мая – 3 июня) и отрицательно связана со средней температурой воздуха во второй и третьей декадах мая ($r = -0,52$ и $r = -0,61$, $p < 0,05$). Определенного многолетнего тренда сроков размножения в районе исследований не обнаружено, в отличие от Центральной Европы и Финляндии, где в нескольких местах появление первых кладок с 1969 по 2010 г. статистически значимо сместилось на более ранние сроки [4]. Также на юго-востоке Западной Сибири не обнаружено и многолетнего тренда сроков размножения мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* (Pall., 1764)), начало откладки яиц у которой, как и у горихвостки, статистически значимо связано с майскими температурами [23]. Отсутствие смещения сроков размножения горихвостки и мухоловки-пеструшки на более ранние согласуется с отсутствием определенного многолетнего тренда среднемесячной майской температуры в районе исследований.

Начало размножения горихвостки в районе исследований (самая ранняя кладка и медиана) на 4 дня отстает от находящейся на сходной широте группировки вида в Окском заповеднике. Среднее многолетнее значение начала наиболее ранней кладки в заповеднике приходится на 15 мая, медианы начала откладки яиц без учета повторных и вторых кладок – на 25 мая [4]. Средняя многолетняя продолжительность периода появления новых кладок у горихвостки в районе исследования составила 31 день и мало отличалась от аналогичного показателя у птиц в Окском заповеднике – 29 дней [4].

Величина кладки. Горихвостка относится к видам, у которых часть пар способна произвести две успешные кладки за сезон. Это явление особенно характерно для центральной и южной частей ареала вида в Европе [4, 24].

Так, на разных участках Центральной Европы доля таких пар варьирует в пределах 1,3–65,4% [24], максимальный показатель (65,4%) отмечен в Чехии [11]. В России вторые выводки у горихвостки наблюдали в Крыму [25], Московской [5], Кировской [26], Воронежской [27] областях, Рязанской области и на Среднем Урале [4]. В юго-восточной части Западной Сибири вторая кладка у горихвостки после первого успешного размножения однажды отмечена в Новосибирской области [28]. Ранее мы писали, что в период 1986–2009 гг. (422 прослеженных гнезда) в г. Томске и его окрестностях у горихвостки не зафиксировано ни одного случая дициклии, подтвержденного кольцеванием [4]. Единственный случай возможного второго размножения после вылета птенцов в первом гнезде обнаружен в ломачевской группировке вида (293 прослеженных гнезда). Откладка яиц в одном из ИГ началась 26 мая 1986 г., полная кладка состояла из 7 яиц, и 6 птенцов вылетели 27 июня. Через 8 дней в этом же гнездовье 5 июля была начата новая кладка, из 5 яиц вылетели 4 птенца.

Полные кладки у горихвостки в районе работ содержали от 3 до 9 яиц. Наиболее часто встречались гнезда с 7 яйцами (табл. 1). Средняя величина кладки ($n = 422$) варьировала по годам в пределах 6,65–7,15 яиц и за многолетний период составила $6,84 \pm 0,04$ яиц. Размеры кладок в группе смешанных и мелколиственных насаждений ($6,88 \pm 0,05$, $n = 311$ кладок) и хвойниках ($6,69 \pm 0,09$, $n = 111$ кладок) значимо не различаются. Значимой связи размера кладки с майскими температурами воздуха (среднемесячной и среднедекадными) и сроками размножения (датой начала самой ранней кладки в сезоне и медианой начала откладки яиц) не обнаружено. У горихвостки в районе исследований прослеживается отрицательная связь величины кладки со сроками ее начала, однако эта связь статистически значима не во все сезоны. В 6 из 11 сезонов размножения (под наблюдением находилось от 20 до 52 гнезд, в среднем 31) линейный регрессионный анализ показал значимую связь величины кладки со сроками ее начала: каждую декаду размер кладки снижался в среднем на 0,3–0,7 яиц ($R^2 = 0,24–0,35$, $p < 0,01$). В остальные 5 сезонов статистически значимого снижения кладки в течение сезона не отмечено.

Таблица 1 [Table 1]

Размер полной кладки у обыкновенной горихвостки *Phoenicunis phoenicurus*
[The clutch size in the common redstart *Phoenicunis phoenicurus*]

Показатель [Indicator]	Число яиц в кладке [The number of eggs in a clutch]							Всего [Total]
	3	4	5	6	7	8	9	
Кладок с данным числом яиц, абс. / % [The number of clutches with a given number of eggs, n / %]	2 / 0,5	4 / 0,9	24 / 5,7	92 / 21,8	216 / 51,2	76 / 18,0	8 / 1,9	422 / 100,0

В европейской части ареала горихвостки в интервале широт 48–69°N размер кладки (первый цикл размножения) варьирует в пределах 6,13–6,86 яиц, в среднем $6,51 \pm 0,04$ (табл. 2), что значимо меньше, чем в районе

исследований ($p < 0,001$). Величина кладки горихвостки в группе смешанных и мелколиственных насаждений в районе исследований (6,88 яиц) почти не отличается от максимальной (6,86 яиц), известной для европейской части ареала вида (северная Финляндия) [29]. Ранее отмечалось, что размер кладки горихвостки (Финляндия) больше, чем у находящихся южнее, в Центральной Европе [4, 6, 29].

Таблица 2 [Table 2]

Величина кладки и объем яиц у обыкновенной горихвостки
***Phoenicunis phoenicurus* в разных точках европейской части ареала**
[The clutch size and egg volume in the common redstart *Phoenicunis phoenicurus*
at different points of the European part of the range]

Место исследования [Research site]	Координаты места исследования [Coordinates of the research site]	Величина кладки [Clutch size], $M \pm m_M$	Объем яиц, мм ³ [Egg volume, mm ³]	Источник [Source]
Финляндия [Finland]	69°N, 21°E	6,6 ± 0,09	1 774	30
Финляндия [Finland]	69°N, 27°E	6,86 ± 0,16	—	29
Финляндия [Finland]	68°N, 21°E	6,33 ± 0,12	—	31
Мурманская обл. [Murmansk region]	68°N, 32°E	6,4	—	10
Мурманская обл. [Murmansk region]	68°N, 33°E	—	1 853	32
Финляндия [Finland]	65°N, 26°E	6,67	1 835*	6
Финляндия [Finland]	65°N, 21°E	6,70 ± 0,10	—	31
Финляндия [Finland]	63°N, 21°E	6,62 ± 0,09	—	33
Финляндия [Finland]	61°N, 21°E	6,57 ± 0,15	—	Haartman, 1969: по [6]
Карелия [Karelia]	61°N, 33°E	6,41 ± 0,10	—	9
Норвегия [Norway]	60°N, 07°E	6,54 ± 0,18	—	34
Ленинградская обл. [Leningrad Region]	59–60°N, 30°E	6,34 ± 0,08	—	Объединенные данные по [35–37] [Total for [35–37]]
Кировская обл. [Kirov region]	59°N, 50°E	—	1 797*	26
Камское Предуралье [Kama Urals]	58°N, 56°E	6,62 ± 0,09	1 722*	8
Швеция [Sweden]	56°N, 13°E	—	1 749*	Rosenius, 1926– 1929: по [6]

Место исследования [Research site]	Координаты места исследования [Coordinates of the research site]	Величина кладки [Clutch size], $M \pm mM$	Объем яиц, мм ³ [Egg volume, mm ³]	Источник [Source]
Татарстан [Tatarstan]	56°N, 49°E	6,62	–	38
Московская обл. [Moscow region]	55°N, 37°E	6,68 ± 0,07	–	5
Рязанская обл. [Ryazan region]	55°N, 41°E	6,55 ± 0,10	1 789*	7
Мордовия [Mordovia]	54°N, 45°E	–	1 700*	39
Англия [England]	52°N, 01° W	–	1 843*	40
Голландия [Holland]	52°N, 06°E	6,27	–	Rutter, 1941 по: [6]
Воронежская обл. [Voronezh region]	52°N, 39°E	6,5 ± 0,20	1 798*	41
Воронежская обл. [Voronezh region]	52°N, 42°E	6,49 ± 0,18	–	42
Германия [Germany]	51°N, 12°E	–	1 816*	40
Германия [Germany]	51°N, 14°E	–	1 899*	40
Чехия [Czech]	50°N, 16°E	6,3 ± 0,09	–	11
Швейцария [Switzerland]	48°N, 08°E	6,13 ± 0,11	–	43
Крым [Crimea]	45°N, 34°E	–	1 714*	25

* Наши расчеты по формуле Д. Хойта [17].

* [Our calculations according to Donald Hoyt's formula [17]].

Наши расчеты по литературным данным, приведенным в табл. 2, показывают, что в диапазоне широт 48–69°N наблюдается статистически значимая тенденция увеличения размера кладки по мере продвижения на север. Зависимость среднего числа яиц в кладках (y) от широты местности (x) описывается уравнением линейной регрессии: $y = 5,73 + 0,013x$ ($R^2 = 0,24$, $p = 0,03$, $n = 20$), т.е. размер кладки увеличивается в среднем на 0,13 яйца на каждые 10° широты. Средняя величина кладки горихвостки в близком к району исследований диапазоне широт (55–60°N) составила $6,56 \pm 0,05$ (6,34–6,68) (см. табл. 2), что также значительно меньше по сравнению с нашими данными ($p < 0,001$). В южной части Кемеровской области кладки горихвосток содержат в среднем по $6,81 \pm 0,20$ яиц [14], в Байкальской Сибири – по $6,9 \pm 0,27$ [2]. Таким образом, наблюдается тенденция увеличения размера кладок у горихвостки в северной и восточной частях ареала.

Объем яиц. Длина яиц у горихвостки в районе исследований составила $18,60 \pm 0,02$ (15,70–21,30) мм, максимальный диаметр – $13,83 \pm 0,01$ (12,40–15,50) мм, объем – $1\,818 \pm 3$ (1 271–2 340) мм³ ($n = 2\,662$ яиц). Объ-

ем яиц в группе смешанных и мелколиственных насаждений ($1\,820 \pm 4\text{ мм}^3$) и в хвойных насаждениях ($1\,813 \pm 6\text{ мм}^3$) статистически не отличается. Объединенное значение объема яиц по всем типам насаждений ($1\,818 \pm 3\text{ мм}^3$) в районе исследований выше, чем в Новосибирской области ($1\,786,5 \pm 8,6\text{ мм}^3$) [44], южной части Кемеровской области ($1\,705\text{ мм}^3$) [14] и Байкальской Сибири ($1\,800\text{ мм}^3$) [2]. Статистически значимой связи объема яиц с майскими температурами воздуха, а также сроками размножения в районе исследований не обнаружено. В северной Финляндии у горихвостки также не наблюдается значимой корреляции между сроками размножения и объемом яиц [30]. Объем яиц у горихвостки в европейской части ареала варьирует в пределах $1\,700\text{--}1\,899\text{ мм}^3$ и, по нашим расчетам, не связан с широтой местности ($r = 0,18$, $p > 0,05$, $n = 13$) (см. табл. 2). Среднее значение в Европе составило $1\,791 \pm 16\text{ мм}^3$ – это на 27 мм^3 меньше, чем в районе наших работ, но различия статистически незначимы.

Успешность и продуктивность размножения. В районе исследований у горихвостки до вылета птенцов сохранилось 55,0% гнезд с начатыми кладками. Из 3 081 яйца вылупилось 1 875 и вылетело 1 667 птенцов. Успешность насиживания составила 60,9%, выкармливания – 88,9%, размножения – 54,1%. Результативность размножения горихвостки в группе смешанных и мелколиственных насаждений примерно на 15% выше, чем в хвойных лесах. В первом биотопе из 2 291 яйца вылупилось 1 456 и вылетело 1 329 птенцов. Соответственно, успешность насиживания составила 63,6%, выкармливания – 91,3%, размножения 58,0%. В хвойных насаждениях из 790 яиц вылупилось 419 и вылетело 338 птенцов, успешность насиживания составила 53,0%, выкармливания – 80,7%, размножения – 42,8%.

К основным причинам гибели потомства у горихвостки в гнездовой период относятся гибель кладок и выводков, а также «частичный» отход потомства, включающий эмбриональную смертность и гибель части птенцов в выводке, не связанную с хищничеством. Всего за время исследований разорены 215 гнезд, что составило 41,7% от общего числа гнезд с начатыми кладками. Наибольший урон горихвостке нанес бурундук (*Tamias sibiricus* (Laxmann 1769)), который уничтожил 181 (84,2%) из всех разоренных гнезд. Регулярное использование бурундуком животной пищи на юго-востоке Западной Сибири при нехватке семенных кормов, особенно весной, отмечено Н.Г. Шубиным [45]. Этот грызун также является основным разорителем гнезд мухоловки-пеструшки в районе исследований [46]. Ласка (*Mustela nivalis* (L. 1758)) или горноста́й (*Mustela erminea* (L. 1758)) разорили 7 гнезд (3,3%), вертишейка (*Jynx torquilla* (L. 1758)) – 23 (10,7%), большой пестрый дятел (*Dendrocopos major* (L. 1758)) – 4 (1,9%). Всего хищниками уничтожено 28,3% яиц в неполных и завершенных кладках и 4,2% птенцов. Кроме того, вертишейкой, которая является конкурентом горихвостки за гнездовья, выброшено из ИГ 3,3% от общего числа отложенных яиц. Большой успех размножения горихвостки в смешанных и лиственных насаждениях обусловлен меньшим прессом хищничества

в этой группе лесов по сравнению с хвойниками. В хвойных лесах хищники уничтожили 40,6% яиц и 13,6% птенцов, в смешанных и лиственных лесах потери от хищников были заметно меньше (соответственно 24,1 и 1,4%). Среди хвойных насаждений наибольшие потери от хищничества отмечены в кедровнике (45,7% яиц и 15,3% птенцов). Мы связываем это с высокой численностью в данном местообитании бурундука, что характерно в целом для кедровых лесов Западной Сибири [47].

В южной части Кемеровской области хищники уничтожили 6,5% яиц горихвостки [14], что заметно меньше, чем в районе наших работ. Гнезда горихвостки в европейской части ее ареала чаще всего разоряли мелкие куньи, обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris* (L. 1758)), садовая соня (*Eliomys quercinus* (L. 1766)), соня-полчок (*Glis glis* (L. 1766)), большой пестрый дятел и вертишейка [8, 10, 32, 48–50]. В Молдавии хищники уничтожили 23,7% яиц и 6,3% птенцов [48], в Воронежской области – 14,7 и 4,2% соответственно [42], в разных местах Камского Предуралья – 10,1% яиц и птенцов [8] и 16,9% яиц [51], в Мурманской области – 6,0% яиц [32]. В ряде источников указана только доля разоренных гнезд от общего числа начатых кладок. В Финляндии данный показатель варьировал в пределах 2,6–28,2% [29, 50, 52, 53], в Ленинградской области составил 12,7% [37]. В Чехии хищники уничтожили 10,4% кладок и 29,0% выводков [11]. Таким образом, в перечисленных местах европейской части ареала потери потомства от хищничества, как правило, меньше по сравнению с районом наших работ. Исключение составляют Молдавия и Чехия, где уровень отхода потомства от хищников сопоставим с нашими данными.

Оставление горихвостками гнезд с кладками и выводками в районе исследований – явление гораздо более редкое, чем случаи хищничества. За время наблюдений брошено только 17 гнезд, или 3,3% от общего числа гнезд с начатыми кладками. В 4 случаях горихвосток с незавершенными кладками вытеснили шмели, в остальных случаях причина оставления гнезд осталась неизвестной. Всего брошено 1,7% яиц и 1,3% птенцов. В южной части Кемеровской области горихвостки бросили 4,1% яиц, что несколько больше, чем в районе наших работ, а оставления выводков здесь не отмечено [14]. Оставление гнезд горихвостками в европейской части ареала вида наблюдается чаще, чем в районе исследований. Так, в Воронежской области брошено 2,2% яиц [42], в Молдавии – 11,4% [48], а оставления птенцов в этих регионах не отмечено. В Норвегии брошено 13,6% гнезд с кладками, причем в двух случаях птиц вытеснили шмели [34]. В Финляндии брошено 7,1% гнезд с кладками [29] и 6,8% с кладками и птенцами [52], в Чехии – 15,6% гнезд с кладками и 5,0% с птенцами [11], в Ленинградской области – по 2,5% гнезд с кладками и птенцами [37].

Эмбриональная смертность у горихвостки в районе исследований в гнездах с известным результатом вылупления составила 8,3% и существенно не отличается в группе смешанных и лиственных лесов и хвойниках. В южной части Кемеровской области [14] и в Байкальской Сибири [2] уровень эмбриональной смертности близок к нашим данным: 8,2 и 7,2%

соответственно. В европейской части ареала она варьирует в пределах 2,7–14,4% [8, 11, 29, 33, 42, 48, 50–52] и в среднем составляет 7,3% ($n = 9$), что мало отличается от аналогичного показателя на юго-востоке Западной Сибири и в Байкальской Сибири.

Частичная птенцовая смертность у горихвостки в районе работ составила 5,6% от общего числа вылупившихся птенцов и не отличается существенно в группе смешанных и лиственных лесов и хвойниках. В Байкальской Сибири этот показатель близок к нашим данным и составляет 6,5% [2]. В европейской части ареала вида частичная птенцовая смертность варьирует в пределах 3,5–11,2% [8, 11, 29, 33, 42, 48] и составляет в среднем 6,8% ($n = 6$), мало отличаясь от значения аналогичного показателя в районе исследований и Байкальской Сибири.

Успешность размножения в уцелевших до вылета птенцов гнездах, на которую влияет исключительно эмбриональная и частичная птенцовая смертность, в районе исследований составила 86,0%. В Европе она варьирует в пределах 81,2–92,0%, в среднем 86,7% [9, 29, 33, 34, 52–55], что почти совпадает с нашими данными.

Общая успешность размножения горихвостки в гнездах с начатыми кладками любой дальнейшей судьбы в районе исследований довольно низка (54,3%) в сравнении с Европой, где она варьирует в диапазоне от 41,5 до 82,8% (табл. 3). Схожий с полученным нами уровень успешности размножения вида (41,6–57,8%) зарегистрирован в Молдавии, Карелии и Воронежской области, на остальной европейской части ареала он находится в пределах 67,2–82,8%. Наиболее высок он в северной Финляндии (73,4–82,8%), где сравнительно мала доля разоренных и брошенных кладок (в сумме 9,7–12,2% от числа начатых) [29, 50, 52].

Число вылетевших из гнезда птенцов в районе исследований варьирует от 1 до 8 (табл. 4). Наиболее часто встречаются выводки из 6 слетков. Среднее число птенцов на одну попытку размножения в гнездах с начатыми кладками любой дальнейшей судьбы составило $3,21 \pm 0,13$ ($n = 516$), на одну успешную попытку размножения – $5,83 \pm 0,08$ ($n = 284$). Число птенцов на попытку размножения в хвойных насаждениях ($2,33 \pm 0,25$) значительно меньше ($p < 0,001$), чем в группе лиственных и смешанных насаждений ($3,55 \pm 0,16$), что, как показано выше, связано с более высоким прессом хищничества в хвойниках. Число птенцов на успешную попытку размножения в хвойных насаждениях ($5,73 \pm 0,18$) и группе лиственных и смешанных насаждений ($5,85 \pm 0,08$) статистически не отличается. Это можно объяснить тем, что размер кладки, а также частичная смертность яиц и птенцов, которые определяют значение данного показателя, в указанных группах насаждений также статистически не отличаются. Число птенцов на попытку размножения у горихвостки в Европе варьирует в пределах 3,40–5,03 (см. табл. 3) и, по нашим расчетам, составляет в среднем $4,31 \pm 0,16$ ($n = 11$), что значительно больше, чем в районе исследований ($p < 0,001$). Наблюдаемые различия мы связываем с относительно меньшим, как мы выяснили, прессом хищничества в европейской части ареала

вида по сравнению с районом наших работ. Число птенцов на успешную попытку в Европе меняется в пределах 5,47–6,13 (табл. 3) и в среднем составляет $5,73 \pm 0,08$ ($n = 10$), что меньше по сравнению с нашими данными ($5,83 \pm 0,08$), но различия статистически незначимы.

Таблица 3 [Table 3]

**Успешность и продуктивность размножения обыкновенной горихвостки
Phoenicunis phoenicurus в разных местах европейской части ареала
[Breeding success and productivity in the common redstart *Phoenicunis phoenicurus*
at different points of the European part of the range]**

Место исследования [Research site]	Координаты места исследования [Coordinates of the research site]	Успешность размножения [Breeding success], %	Количество птенцов на попытку размножения [The number of fledglings per attempt], $M \pm m_M$	Количество птенцов на успешную попытку размножения [The number of fledglings per successful attempt], $M \pm m_M$	Источник [Source]
Финляндия [Finland]	69°N, 21°E	78,8	$5,02 \pm 0,23$	$5,62 \pm 0,13$	52
Финляндия [Finland]	69°N, 27°E	73,4	5,03	$5,57 \pm 0,25$	29
Финляндия [Finland]	68°N, 30°E	82,8	–	–	50
Мурманская обл. [Murmansk region]	68°N, 32°E	68,2	4,35	–	56
Мурманская обл. [Murmansk region]	68°N, 33°E	–	3,4	–	32
Финляндия [Finland]	67°N, 25°E	–	4,49	$6,13 \pm 0,16$	53
Финляндия [Finland]	63°N, 24°E	–	–	$5,47 \pm 0,22$	33
Карелия [Karelia]	61°N, 33°E	52,5	–	5,51	9
Норвегия [Norway]	60°N, 07°E	71,0	4,64	6,02	34
Камское Предуралье [Kama Urals]	58°N, 56°E	67,2	4,45	5,9	8
Камское Предуралье [Kama Urals]	57°N, 56°E	67,8	4,00	–	51
Московская обл. [Moscow region]	55°N, 37°E	–	–	5,55	54
Воронежская обл. [Voronezh region]	52°N, 42°E	57,8	3,61	–	42

Окончание табл. 3 [Table 3 (end)]

Место исследования [Research site]	Координаты места исследования [Coordinates of the research site]	Успешность размножения [Breeding success], %	Количество птенцов на попытку размножения [The number of fledglings per attempt], M ± mM	Количество птенцов на успешную попытку размножения [The number of fledglings per successful attempt], M ± mM	Источник [Source]
Чехия [Czech]	50°N, 16°E	–	–	5,94	11
Германия [Germany]	52°N, 13°E	69,5	4,28	5,59	55
Германия [Germany]	49°N, 09°E	72,7	–	–	Holzinger, 1999 [43]
Швейцария [Switzerland]	48°N, 08°E	69,3	4,09	–	43
Молдавия [Moldavia]	47°N, 29°E	41,6	–	–	48

Таблица 4 [Table 4]

Размер выводка у обыкновенной горихвостки *Phoenicunis phoenicurus*
[The brood size in the common redstart *Phoenicunis phoenicurus*]

Показатель [Indicator]	Число птенцов в выводке [The number of fledglings in the brood]								Всего [Total]
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Выводков с данным числом птенцов, абс. / % [Broods with a given number of fledglings, n / %]	1 / 0,4	2 / 0,7	12 / 4,2	26 / 9,2	48 / 16,9	111 / 39,1	68 / 23,9	16 / 5,6	284 / 100,0

Заключение

Изучены многолетние репродуктивные показатели обыкновенной горихвостки на юго-востоке Западной Сибири, проведен сравнительный анализ размножения вида в различных местообитаниях. Показано, что заселенность искусственных гнездовий и плотность гнездования вида в смешанных и хвойных насаждениях выше, чем в мелколиственном лесу. Сроки размножения отрицательно связаны со средней температурой воздуха во второй и третьей декадах мая. Многолетний тренд сроков начала откладки яиц не обнаружен. В группе лиственных и смешанных лесов горихвостки начинали откладку яиц в среднем на 2 дня раньше, чем в хвойниках. Размер кладки и объем яиц у птиц в группе смешанных и мелколиственных насаждений и хвойниках статистически не отличаются. Основными причинами отхода потомства на стадии откладки и инкубации яиц являются хищничество и эмбриональная гибель, в меньшей степени – бросание кла-

док и конкуренция со стороны вертишейки, на стадии выкармливания птенцов – гибель части выводка и хищничество, в меньшей степени – бросание выводков. Потери от хищничества наиболее велики на стадии откладки и инкубации яиц. Успешность размножения и число птенцов на попытку размножения в группе смешанных и лиственных насаждений выше, чем в хвойных лесах, что обусловлено меньшим прессом хищничества в первой группе лесов по сравнению с хвойниками. Успешность размножения горихвостки в районе исследований находится у нижнего предела аналогичного показателя, известного для Европы. По сравнению с европейской частью ареала в районе исследований у горихвостки статистически значимо больше величина кладки, а число вылетевших птенцов на попытку размножения – меньше.

Список источников

1. Гаврилов В.М., Лебедева Н.В., Ильина Т.А. Международная научная конференция «Птицы-дуплогнезники как модельные объекты в решении проблем популяционной экологии и эволюции» // Зоологический журнал, 2015. Т. 94, № 4. С. 494–496. doi: [10.7868/S0044513415040066](https://doi.org/10.7868/S0044513415040066)
2. Доржиев Ц.З. Сравнительная экология обыкновенной *Phoenicunis phoenicurus* и сибирской *Phoenicunis aureus* горихвосток в Байкальской Сибири // Байкальский зоологический журнал. 2019. № 1 (24). С. 40–51.
3. Лихачев Г.Н. Материалы по динамике численности птиц, гнездящихся в искусственных гнездовьях на юге Подмосковья // Тр. Приокско-Террасного заповедника / отв. ред. Н.Ф. Реймерс. Вып. 5. М.: Лесная промышленность, 1971. С. 66–110.
4. Porkert J., Gashkov S., Haikola J., Huhta E., Kaisanlahti-Jokimäki M.-L., Kuranov B., Latja R., Mertens R., Numerov A., Ruttila J., Sombrutski A., Zajíc J., Belskii E., Jokimäki J., Jarvinen A. Variation and long-term trends in the timing of breeding of different Eurasian populations of Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus* // Journal of Ornithology. 2014. Vol. 155, № 4. PP. 1045–1057. doi: [10.1007/s10336-014-1092-2](https://doi.org/10.1007/s10336-014-1092-2)
5. Лихачев Г.Н. О величине кладки некоторых птиц в центре европейской части СССР // Орнитология. 1967. Вып. 7. С. 165–174.
6. Ojanen M., Orell M., Väisänen R.A. Egg and clutch sizes in four passerine species in northern Finland // Ornis Fennica. 1978. Vol. 55, № 2. PP. 60–68.
7. Нумеров А.Д., Приклонский С.Г., Иванчев В.П., Котюков Ю.В., Кашенцева Т.А., Маркин Ю.М., Постельных А.В. Кладки и размеры яиц юго-востока Мещерской низменности. М.: ЦНИЛ охотничьего хозяйства и заповедников, 1995. 168 с. (Труды Окского биосферного гос. зап. Вып. 18).
8. Пантелеев М.Ф. Экология гнездовой жизни обыкновенной горихвостки в Камском Предуралье // Гнездовая жизнь птиц / отв. ред. А.М. Болотников. Пермь: Перм. гос. пед. ин-т, 1980. С. 56–60.
9. Зимин В.Б. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1988. 184 с.
10. Семенов-Тянь-Шанский О.И., Гилязов А.С. Птицы Лапландии. М.: Наука, 1991. 288 с.
11. Porkert J., Zajíc J. The breeding biology of the common redstart, *Phoenicurus phoenicurus*, in the Central European pine forest // Folia Zoologica. 2005. Vol. 54, № 1-2. PP. 111–122.
12. Миловидов С.П. К экологии обыкновенной горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus* L.) в южной части Томского Приобья // Биопродуктивность и биоценотические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири / под ред. В.Г. Лялина. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1989. С. 84–92.

13. Куранов Б.Д. Гнездовая биология урбанизированной популяции обыкновенной горихвостки (*Phonicurus phonicurus*) // Вестник Томского государственного университета. 2007. № 299. С. 207–211.
14. Родимцев А.С., Ваничева Л.К. Биология размножения птиц-дуплогнезdnиков на юго-востоке Западной Сибири // Русский орнитологический журнал. 2004. Т. 13, № 266. С. 629–648.
15. Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А. Богоявленский Е.А., Махно В.Д. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука, 1985. 251 с.
16. Исаченко А.Г. Ландшафты СССР. Л. : Изд-во Ленинград. ун-та, 1985. 320 с.
17. Hoyt D.F. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs // Auk. 1979. Vol. 96, № 1. PP. 73–77.
18. Равкин Ю.С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск : Наука, 1978. 288 с.
19. Торопов К.В., Бочкарева Е.Н. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири: 30–40 лет спустя. Новосибирск : Наука-Центр, 2014. 240 с.
20. Миловидов С.П., Нехорошев О.Г., Куранов Б.Д. Птицы долин притоков реки Томи (Томская область) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. № 4 (32). С. 91–106.
21. Равкин Ю.С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагового энцефалита на Алтае / под. ред. А.А. Максимова. Новосибирск : Наука, 1967. С. 66–75.
22. Бельский Е.А., Ляхов А.Г., Коровин В.А., Вурдова И.Ф. Сообщества птиц, заселяющих искусственные гнездовья, в градиенте природных и антропогенных экологических факторов на Среднем Урале // Сибирский экологический журнал. 2002. № 4. С. 417–423.
23. Куранов Б.Д. Гнездовая биология мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes, Muscicapidae) в юго-восточной части ареала // Зоологический журнал. 2018. Т. 97, № 3. С. 321–336. doi: [10.7868/S0044513418030066](https://doi.org/10.7868/S0044513418030066)
24. Martinez N., Zingg S. Zweitbruten beim Gartenrotschwanz *Phoenicurus phoenicurus* in der Schweiz // Ornithologische Beobachter. 2014. Bd. 111, № 3. SS. 239–246.
25. Костин Ю.В. Птицы Крыма. М. : Наука, 1983. 240 с.
26. Сотников В.Н. Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Т. 2: Воробынообразные, ч. 2. Киров : Триада плюс, 2008. 432 с.
27. Нумеров А.Д. Случай одновременного размножения обыкновенной горихвостки и горихвостки-чернушки в непосредственной близости // Байкальский зоологический журнал. 2016. № 1 (18). С. 44–46.
28. Балацкий Н.Н. Кукушка *Cuculus canorus* – гнездовой паразит обыкновенной горихвостки *Phoenicurus phoenicurus* под Новосибирском // Русский орнитологический журнал. 2008. Т. 17, № 455. С. 1835–1837.
29. Veistola S., Lehtikoinen S., Eeva T., Iso-livari L. The breeding biology of the Redstart *Phoenicurus phoenicurus* in a marginal area of Finland // Bird Study. 1996. Vol. 43, № 3. PP. 351–355.
30. Järvinen A. Proximate factors affecting egg volume in subarctic hole-nesting passerines // Ornis Fennica. 1991. Vol. 68, № 3. PP. 99–104.
31. Pulliainen E., Balát F., Ojanen M., Orell M. Breeding strategies of Redstarts (*Phoenicurus phoenicurus*) nesting in Finland and Czechoslovakia // Ekologia (CSSR). 1982. Vol. 1. PP. 345–352.
32. Корякина Т.Н. Гнездовая биология обыкновенной горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus* L.) в урболандшафте города Мончегорска (Мурманская область) // Байкальский зоологический журнал. 2016. № 1 (18). С. 18–22.
33. Järvinen A. Influence of the lake shore on the reproduction of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*, and the redstart *Phoenicurus phoenicurus* in Finnish Lapland // Annales Zoologici Fennici. 1982. Vol. 19, № 3. PP. 171–174.
34. Meidell O. Life history of the Pied Flycatcher and the Redstart in a Norwegian mountain area // Nytt magasin for Zoologi. 1961. Vol. 10. PP. 5–48.

35. Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана. Т. 2. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. 504 с.
36. Гавлюк Э.В. Материалы по экологии обыкновенной горихвостки в гнездовой период // Экология птиц в период гнездования / отв. ред. Д.О. Елисеев. Л. : ЛГПИ, 1989. С. 36–41.
37. Прокофьева И.В. Поведение обыкновенных горихвосток *Phoenicurus phoenicurus* во время гнездования // Русский орнитологический журнал. 2005. Т. 14, № 301. С. 915–920.
38. Артемьев Ю.Т., Попов В.А. Семейство дроздовые Turdidae // Птицы Волжско-Камского Края. Воробьиные / отв. ред. В.А. Попов. М. : Наука, 1977. С. 70–94.
39. Лысенков Е.В., Лапшин А.С., Спиридонов С.Н. Птицы Мордовии: оологические и нидологические материалы. Саранск : Мордов. гос. пед. ин-т, 2003. 139 с.
40. Makatsch W. Die Eier der Vögel Europas. Leipzig. Radebeul : Neumann Verlag, 1976. Bd. 2. 460 S.
41. Климов С.М., Сарычев В.С., Недосекин В.Ю., Абрамов А.В., Землянухин А.И., Венгеров П.Д., Нумеров А.Д., Мельников М.В., Ситников В.В., Шубина Ю.Э. Кладки и размеры яиц птиц бассейна Верхнего Дона. Липецк : ЛГПИ, 1998. 120 с.
42. Мальчевский А.С. Гнездовая жизнь птиц. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1959. 281 с.
43. Martinez N., Roth T. Bestandsentwicklung und Brutbiologie des Gartenrotschwanzes *Phoenicurus phoenicurus* in der Nordwestschweiz // Ornithologische Beobachter. 2017. Bd. 114, № 3. SS. 179–200.
44. Чернышев В.М. Редкая морфа окраски скорлупы яиц у обыкновенной горихвостки *Phoenicurus phoenicurus* // Русский орнитологический журнал. 2011. Т. 20, № 624. С. 80–81.
45. Шубин Н.Г. Экология млекопитающих юго-востока Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1991. 263 с.
46. Куранов Б.Д., Нехорошев О.Г., Гуреев С.П., Килин С.В. О гнездовании мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) на юго-востоке Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2019. № 6. С. 742–756. doi: [10.1134/S1995425519060064](https://doi.org/10.1134/S1995425519060064)
47. Телегин В.И. Бурундук Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1980. 112 с.
48. Аверин Ю.В., Ганя И.М. Птицы Молдавии. Кишинев, 1970. Т. 1. 237 с.
49. Järvinen A. Changes in the abundance of birds in relation to small rodent density and predation rate in Finnish Lapland // Bird Study. 1990. Vol. 37, № 1. PP. 36–39.
50. Pulliainen E., Jussila P., Tunkkari P. S. Variation in the laying intervals of the Pied Flycatcher and the Redstart // Ornis Fennica. 1994. Vol. 71, № 3. PP. 109–114.
51. Фуфаев А.А. Величина кладки и успех размножения у воробьиных птиц Камского Предуралья // Гнездовая жизнь птиц / отв. ред. А.М. Болотников. Пермь : Перм. гос. пед. ин-т, 1982. С. 38–47.
52. Järvinen A. Breeding strategies of hole-nesting passerines in northern Lapland // Annales Zoologici Fennici. 1983. Vol. 20, № 2. PP. 129–149.
53. Huhta E., Jokimäki J. Breeding occupancy and success of two hole-nesting passerines: the impact of fragmentation caused by forestry // Ecography. 2001. Vol. 24, № 4. PP. 431–440.
54. Лихачев Г.Н. Материалы по биологии птиц, гнездящихся в искусственных гнездовьях // Тр. Приокско-Террасного гос. заповедника / отв. ред. П.Б. Юргенсон. М., 1961. Вып. 4. С. 82–146.
55. Menzel H. Der Gartenrotschwanz. Wittenberg 4 Lutherstadt : Ziemsen Verlag, 1984. 123 S.
56. Гилязов А.С. Влияние летних похолоданий на успешность размножения воробьиных Лапландского заповедника // Экология. 1981. № 4. С. 91–93.

References

1. Gavrillov VM, Lebedeva NV, Il'ina TA. Mezhdunarodnaya nauchnaya konferentsiya "Ptitsy-duplognezdniki kak model'nyye ob'yekty v reshenii problem populyatsionnoy

- ekologii i evolyutsii" [International Scientific Conference "Hollow-nesting birds as a model object in solving the problems of population ecology and evolution"]. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2015;94(4):494-496. doi: [10.7868/S0044513415040066](https://doi.org/10.7868/S0044513415040066) In Russian
2. Dorzhiev TsZ. The comparative ecology of common redstart *Phoenicurus phoenicurus* and siberian redstart *Phoenicurus aureus* in Baikal Siberia. *Baykal'skiy Zoologicheskii Zhurnal = Baikal Zoological Journal*. 2019;1(24):40-51. In Russian
 3. Likhachev GN. Materialy po dinamike chislennosti ptits, gnezdyashchikhsya v iskusstvennykh gnezdov'yakh na yuge Podmoskov'ya [Materials on the dynamics of the number of birds nesting in artificial nests in the South Moscow suburbs]. In: *Trudy Prioksko-Terrasnogo zapovednika* [Proceedings of Prioksko-Terrasny Reserve]. Vol. 5. Reymers NF, editor. Moscow: Lesnaya promyshlennost' Publ.; 1971. pp. 66-110. In Russian
 4. Porkert J, Gashkov S, Haikola J, Huhta E, Kaisanlahti-Jokimaki M-L, Kuranov B, Latja R, Mertens R, Numerov A, Rutila J, Sombrutski A, Zajirc J, Belskii E, Jokimaki J, Jarvinen A. Variation and long-term trends in the timing of breeding of different Eurasian populations of Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus*. *Journal of Ornithology*. 2014;155(4):1045-1057. doi: [10.1007/s10336-014-1092-2](https://doi.org/10.1007/s10336-014-1092-2)
 5. Likhachev GN. O velichine kladki nekotorykh ptits v tsentre evropeyskoy chasti SSSR [The clutch size of some birds in the center of the European part of the USSR]. *Ornitologiya*. 1967;7:165-174. In Russian
 6. Ojanen M, Orell M, Väisänen RA. Egg and clutch sizes in four passerine species in northern Finland. *Ornis Fennica*. 1978;55(2):60-68.
 7. Numerov AD, Priklonskij SG, Ivanchev VP, Kotjukov JuV, Kashenceva TA, Markin YuM, Postel'nyh AV. Kladki i razmery jaic jugo-vostoka Meshcherskoj nizmennosti [Clutches and egg sizes of the south-east of the Meshcherskaya lowland]. In: *Trudy Okskogo biosfernogo gosudarstvennogo zapovednika* [Proceedings of Oka State Biosphere Reserve]. Moscow: TsNIL okhotnich'ego khozyaystva i zapovednikov Publ.; 1995; Vol. 18. 168 p. In Russian
 8. Panteleev MF. Ekologiya gnezdovoy zhizni obyknovennoy gorikhvostki v Kamskom Predural'e [Ecology of the nesting life of the common redstart in the Kama Urals]. In: *Gnezdovaya zhizn' ptits* [Nesting life of birds]. Bolotnikov AM, editor. Perm': Perm State Pedagogical Institute Publ.; 1980. pp. 56-60. In Russian
 9. Zimin VB. Ekologiya vorob'inykh ptits Severo-Zapada SSSR [Ecology of passerine birds of the North-West of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1988. 184 p. In Russian
 10. Semenov-Tyan-Shanskiy OI, Gilyazov AS. Ptitsy Laplandii [Birds of Lapland]. Moscow: Nauka Publ.; 1991. 288 p. In Russian
 11. Porkert J, Zajic J. The breeding biology of the common redstart, *Phoenicurus phoenicurus*, in the Central European pine forest. *Folia Zoologica*. 2005;54(1-2):111-122.
 12. Milovidov SP. K ekologii obyknovennoy gorikhvostki (*Phonicurus phonicurus* L.) v yuzhnoy chasti Tomskogo Priob'ya [Ecology of the common redstart *Phonicurus phonicurus* L. in the southern part of the Tomsk Ob region]. In: *Bioproduktivnost' i biotsenoticheskie svyazi nazemnykh pozvonochnykh yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri* [Bioproductivity and biocenotic connections of terrestrial vertebrates of the south-east of Western Siberia]. Lyalin VG, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1989. pp. 84-92. In Russian
 13. Kuranov BD. Gnezdovaya biologiya urbanizirovannoy populyatsii obyknovennoy gorikhvostki (*Phonicurus phonicurus*) [Nest biology in urban population of *Phoenicurus phoenicurus* L.]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2007;299:207-211. In Russian
 14. Rodimtsev AS, Vanicheva LK. Breeding biology of hole-nesting birds in the south-east of Western Siberia. *The Russian Journal of Ornithology*. 2004;13(266):629-648. In Russian
 15. Il'ina IS, Lapshina EI, Lavrenko NN, Mel'tser LI, Romanova EA, Bogoyavlenskiy EA, Makhno VD. Rastitel'nyy pokrov Zapadno-sibirskoy ravniny [Vegetation cover of the West Siberian plain]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ. 1985. 251 p. In Russian

16. Isachenko AG. Landshafty SSSR [Landscapes of the USSR]. Leningrad: Leningrad State University Publ.; 1985. 320 p. In Russian
17. Hoyt DF. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *Auk*. 1979;96(1):73-77.
18. Ravkin YuS. Ptitsy lesnoy zony Priob'ya [Birds of the forest zone of the Ob region]. Maksimov AA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1978. 288 p. In Russian
19. Toropov KV, Bochkareva EN. Birds of subtaiga forests of West Siberia: 30-40 years later. Novosibirsk: Nauka-Centr Publ.; 2014. 240 p. In Russian
20. Milovidov SP, Nehoroshev OG, Kuranov BD. Birds of the valleys of the Tom River tributaries (Tomsk oblast). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;4(32):91-106. In Russian, English Summary
21. Ravkin YuS. K metodike ucheta ptits lesnykh landshaftov [Method of describing forest landscape birds]. In: *Priroda ochagov kleshchevogo entsefalita na Altai* [The nature of encephalitis outbreaks in the Altai]. Maksimov AA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1967. pp. 175-191. In Russian
22. Bel'skiy EA, Lyakhov AG, Korovin VA, Vurdova IF. Soobshchestva ptits, zaselyayushchikh iskusstvennye gnezdov'ya, v gradiente prirodnikh i antropogennykh ekologicheskikh faktorov na Srednem Urale Urale [Communities of birds inhabiting artificial nesting places in the gradient of natural and anthropogenous ecological factors in the Middle Ural]. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2002;4:417-423. In Russian
23. Kuranov BD. Nesting biology of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes, Muscicapidae) in the south-eastern part of its distribution area. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2018;97(3):321-336. In Russian, English Summary doi: [10.7868/s0044513418030066](https://doi.org/10.7868/s0044513418030066)
24. Martinez N, Zingg S. Zweitbruten beim Gartenrotschwanz *Phoenicurus phoenicurus* in der Schweiz. *Ornithologische Beobachter*. 2014;111(3):239-246. In German, English Summary
25. Kostin YuV. Ptitsy Kryma [Birds of the Crimea]. Moscow: Nauka Publ.; 1983. 240 p. In Russian
26. Sotnikov VN. Ptitsy Kirovskoy oblasti i sopredel'nykh territoriy. T. 2. Vorob'inoobraznye [Birds of Kirov region and adjacent territories. Vol. 2. Sparrows. Ch. 2]. Kirov: OOO Triada plyus Publ.; 2008. 432 p. In Russian
27. Numerov AD. The case of simultaneous reproduction of common redstart and the black redstart in the immediate vicinity. *Baykal'skiy Zoologicheskii Zhurnal = Baikal Zoological Journal*. 2016;1(18):44-46. In Russian
28. Balatsky NN. The cuckoo *Cuculus canorus* - brood parasite of the common redstart *Phoenicurus phoenicurus* near Novosibirsk. *The Russian Journal of Ornithology*. 2008;17(455):1835-1837. In Russian
29. Veistola S, Lehtikainen S, Eeva T, Iso-Iivari L. The breeding biology of the Redstart *Phoenicurus phoenicurus* in a marginal area of Finland. *Bird Study*. 1996;43(3):351-355.
30. Järvinen A. Proximate factors affecting egg volume in subarctic hole-nesting passerines. *Ornis Fennica*. 1991;68(3):99-104.
31. Pulliainen E, Balát F, Ojanen M, Orell M. Breeding strategies of Redstarts (*Phoenicurus phoenicurus*) nesting in Finland and Czechoslovakia. *Ekologia (CSSR)*. 1982;1:345-352.
32. Koryakina TN. The breeding biology of the common Redstart (*Phoenicurus phoenicurus* L.) in urbanized landscape Monchegorsk town (Murmansk region). *Baykal'skiy Zoologicheskii Zhurnal = Baikal Zoological Journal*. 2016;1(18):18-22. In Russian
33. Järvinen A. Influence of the lake shore on the reproduction of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*, and the redstart *Phoenicurus phoenicurus* in Finnish Lapland. *Annales Zoologici Fennici*. 1982;19(3):171-174.
34. Meidell O. Life history of the Pied Flycatcher and the Redstart in a Norwegian mountain area. *Nytt magasin for Zoologi*. 1961;10:5-48.

35. Mal'chevskiy AS, Pukinskiy YuB. Ptitsy Leningradskoy oblasti i sopredel'nyh territoriy: Istoriya, biologiya, okhrana [Birds of Leningrad region and adjacent territories: history, biology and protection]. Leningrad: Leningrad State University Publ.; 1983. Vol. 2. 504 p. In Russian
36. Gavlyuk EV. Materialy po ekologii obyknovennoy gorikhvostki v gnezdovoy period [Materials on the ecology of the common redstart in the breeding season]. In: *Ekologiya ptits v period gnezdovaniya* [Ecology of birds during the nesting period]. Eliseev DO, editor. Leningrad: Leningrad State Pedagogical Institute Publ.; 1989. 36-41. In Russian
37. Prokofjeva IV. Behavior of the common redstart *Phoenicurus phoenicurus* during nesting period. *The Russian Journal of Ornithology*. 2005;14 (301):915-920. In Russian
38. Artem'ev YuT, Popov VA. Semeystvo drozdovye Turdidae [The Family Turdidae]. In: *Ptitsy Volzhsko-Kamskogo Kraya. Vorob'inye* [Birds of the Volga-Kama Region. Sparrows]. Popov VA, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1977. pp. 70-94. In Russian
39. Lysenkov EV, Lapshin AS, Spiridonov SN. Ptitsy Mordovii: oologicheskie i nidologicheskie materialy [Birds of Mordovia: oological and nidological materials]. Saransk: Mordov State Pedagogical Institute Publ.; 2003. 139 p. In Russian
40. Makatsch W. Die Eier der Vögel Europas. Leipzig. Radebeul: Neumann Verlag Publ.; 1976. Bd. 2. 460 p. In German
41. Klimov SM, Sarychev VS, Nedosekin VYu, Abramov AV, Zemlyanuhin AI, Vengerov PD, Numerov AD, Mel'nikov MV, Sitnikov VV, Shubina YuE. Kladki i razmery yaits ptits basseyna Verkhnego Dona [Clutches and egg sizes of birds of the Upper Don basin]. Lipetsk: Lipetsk State Pedagogical Institute Publ.; 1998. 120 p. In Russian
42. Mal'chevskiy AS. Gnezdovaya zhizn' ptits [The nesting life of birds]. Leningrad: Leningrad State University Publ.; 1959. 281 p. In Russian
43. Martinez N, Roth T. Bestandsentwicklung und Brutbiologie des Gartenrotschwanzes *Phoenicurus phoenicurus* in der Nordwestschweiz. *Ornithologische Beobachter*. 2017;114(3):179-200.
44. Chernyshev VM. Rare morpha of egg coloration in the common redstart *Phoenicurus phoenicucus*. *The Russian Journal of Ornithology*. 2011;20(624):80-81. In Russian
45. Shubin NG. Ekologiya mlekopitayushchikh yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri [Ecology of mammals of the south-east of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1991. 263 p. In Russian
46. Kuranov BD, Nehoroshev OG, Gureev SP, Kilin SV. Nesting of the Pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca* Pall.) in the south-east of Western Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*. 2019;12(6):607-620. doi: [10.1134/S1995425519060064](https://doi.org/10.1134/S1995425519060064)
47. Telegin VI. Burunduk Zapadnoy Sibiri [Chipmunk of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1980. 112 p. In Russian
48. Averin YuV, Ganya IM. Ptitsy Moldavii [Birds of Moldova]. Averin YuV, editor. Kishinev. 1970. Vol. 1. 237 p. In Russian
49. Järvinen A. Changes in the abundance of birds in relation to small rodent density and predation rate in Finnish Lapland. *Bird Study*. 1990;37(1):36-39.
50. Pulliainen E, Jussila P, Tunkkari PS. Variation in the laying intervals of the Pied Flycatcher and the Redstart. *Ornis fennica*. 1994;71(3):109-114.
51. Fufaev AA. Velichina kladki i uspekh razmnozheniya u vorob'inykh ptits Kamskogo Predural'ya [The clutch size and the success of reproduction in passerine birds of the Kama Urals]. In: *Gnezdovaya zhizn' ptits* [Nesting life of birds]. Bolotnikov AM, editor. Perm': State Pedagogical Institute Publ.; 1982. pp. 38-47. In Russian
52. Järvinen A. Breeding strategies of hole-nesting passerines in northern Lapland. *Annales Zoologici Fennici*. 1983;20(2):129-149.
53. Huhta E, Jokimäki J. Breeding occupancy and success of two hole-nesting passerines: the impact of fragmentation caused by forestry. *Ecography*. 2001;24(4):431-440.
54. Lihachev GN. Materialy po biologii ptits, gnezdyashchikhsya v iskusstvennykh gnezdov'yakh [Materials on biology of birds nesting in artificial nests]. In: *Trudy Prioksko-Terrasnogo gosudarstvennogo zapovednika* [Proceedings of Prioksko-Terrasny State Reserve]. Yurgenson PB, editor. Moscow, 1961. Vol. 4. pp. 82-146. In Russian

55. Menzel H. Der Gartenrotschwanz. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt, 1984. 123 p. In German
56. Gilyazov AS. Vliyanie letnikh pokholodaniy na uspešnost' razmnozheniya vorob'inykh Laplandskogo zapovednika [The influence of the summer cold snap on the breeding success of sparrows of Lapland Reserve]. *Ekologiya*. 1981;4:91-93. In Russian

Информация об авторах:

Куранов Борис Дмитриевич, д-р биол. наук, профессор кафедры зоологии и экологии, в.н.с. лаборатории инженерных изысканий и технологий природопользования, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, пр. Ленина, 36).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3815-5564>

E-mail: Kuranov@seversk.tomsknet.ru

Нехорошев Олег Генрихович, н.с. лаборатории биологии и почвоведения, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, пр. Ленина, 36).

E-mail: oleg@green.tsu.ru

Килин Сергей Васильевич, н.с. лаборатории наземных позвоночных, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, пр. Ленина, 36).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Kuranov Boris D, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Leading Researcher, Laboratory of Engineering Surveys and Environmental Technologies, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3815-5564>

E-mail: Kuranov@seversk.tomsknet.ru

Nekhoroshev Oleg G, Researcher, Laboratory of Biology and Soil Science, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: oleg@green.tsu.ru

Kilin Sergei V, Researcher, Laboratory of Vertebrates, Research Institute of Biology and Biophysics, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

The Authors declare no conflict of interest.

*Поступила в редакцию 10.11.2021 г.; повторно 17.03.2022 г.;
принята 29.03.2022 г.; опубликована 20.05.2022 г.*

*Received 10 November 2021; Revised 17 March 2022;
Accepted 29 March 2022; Published 20 May 2022.*

Научная статья
УДК 599.426-152: [911.375.4:338.45]
doi: 10.17223/19988591/57/5

Население и особенности размещения рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) г. Екатеринбург

Евгения Михайловна Первушина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия,
pervushina@ipae.uran.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1561-8869>

Аннотация. Изучены видовое разнообразие и особенности размещения летучих мышей на основной застроенной территории крупного промышленного г. Екатеринбурга с учетом трех факторов: наличия участков древесной растительности и водоемов как оптимальных кормовых стаций, различных зданий как подходящих убежищ. Материалы получены по результатам опроса жителей, отлова и случайных находок животных в период 2001–2020 гг. Всего зарегистрировано 125 мест встреч летучих мышей, из них в 25 точках учтено более 110 особей 5 видов. На основной территории города отмечено 4 вида рукокрылых: *Vespertilio murinus*, *Eptesicus nilssonii*, *Myotis dasycneme*, *M. daubentonii*. На территории лесопарка известна находка *M. brandtii* (сообщение В.Е. Полякова). Обычными являются первые два вида. Они обитают в городе в теплое время года, формируя выводковые колонии; известны встречи в зимнее время. Для *E. nilssonii* отмечены все половозрастные группы. *M. dasycneme*, *M. daubentonii* найдены вблизи водоемов во время весенних и осенних миграций. Видовое разнообразие рукокрылых в г. Екатеринбурге ниже, чем в естественной среде обитания, и наиболее схоже с таковым в г. Тюмень. Пространственное размещение летучих мышей имеет значимые различия для центральной части города по сравнению с его основной застроенной территорией (без учета лесопарков и городов-спутников), что обусловлено качеством застройки. В центре отмечено значимо больше находок животных около кирпичных и панельных домов высотой от 2 до 6 этажей старой застройки, за пределами центра – около зданий высотой от 9 до 16 этажей. Случаи использования дупел деревьев в качестве убежищ редки, чаще животные заселяют постройки человека. Большинство встреч животных (81%) зарегистрировано вблизи крупных участков древесной растительности (парки, бульвары, аллеи и др.) или на расстоянии 200–500 м от них. Зависимости в размещении животных по отношению к водоемам не выявлено.

Ключевые слова: летучие мыши, видовое разнообразие, пространственная структура, промышленный город, Урал

Источник финансирования: интерпретация результатов выполнена в рамках Государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000085–1).

Благодарности: автор выражает глубокую признательность за помощь всем участвовавшим в сборе сведений, особенно О.С. Загайновой, Н.В. Николаевой, Т.Р. Швецевой, М.С. Галишевой. Благодарю за организацию в 2001 г. акции «Летучие мыши города» в Свердловском областном краеведческом музее зав. отделом природы Е.С. Скурыхину, за техническую и моральную поддержку исследований – А.А. Первушину.

Для цитирования: Первушина Е.М. Население и особенности размещения рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) г. Екатеринбурга // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 57. С. 89–108. doi: 10.17223/19988591/57/5

Original article

doi: 10.17223/19988591/57/5

**Community and spatial distribution of bats (Chiroptera, Vespertilionidae)
in the industrial city of Yekaterinburg**

Eugenia M. Pervushina

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,
Yekaterinburg, Russian Federation, pervushina@ipae.uran.ru,
<https://orcid.org/0000-0003-1561-8869>*

Summary. Bats have been living next to people for a long time, and they have successfully inhabited cities. Abundant information on the peculiarities of their ecology in urban conditions has been obtained for North America, Australia and Europe. Research of this problem for Russia is not numerous and is of interest. This paper presents information on the population of bats in the large industrial city of Yekaterinburg. The main aim is to study the species diversity and spatial distribution of bats, taking into account three factors that determine the quality of the animal habitat in the city (the presence of areas of woody vegetation and water-bodies as a feeding station; various buildings as suitable shelters).

Yekaterinburg is located in Russia, close to the Asian-European border (56°50'N, 60°35'E.). Animals were observed and captured during the warm season using a mobile trap and a MAGENTA ELECTRONICS MK II ultrasonic detector (England). Museum materials (Yekaterinburg, Russia, Ural Federal University named after B.N.Yeltsin, Sverdlovsk Regional Museum, Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS - IPAE 983653, IPAE 773780) were examined. The study was conducted according to the guidelines of international and national guidelines, and approved by the Ethics Committee of IPAE UB RAS (protocol №11 29.04.2022). All captured animals were released into nature. Residents reported information about the distribution of animals (125 detection points of bats) for the period 2001-2020. For analysis, two zones of the built-up area of the city without forest parks were identified: *zone I* – the center and *zone II* – the remaining built-up part (See Fig. 1). To analyze spatial distribution, distances from the detection points of animals to the nearest squares, alleys, parks, forest parks, floodplain areas and city water-bodies of various sizes were calculated. In the vicinity of encounters and captures, urban buildings are described as sites of potential refuges (material, number of storeys). In total, more than 110 individuals of 5 species were counted during the surveys (See Table 1). The migratory species *Vespertilio murinus*, and sedentary species wintering in Ural caves – *Eptesicus nilssonii*, *Myotis daubentonii*, *M. dasycneme* were found in *zones I and II*. *M. brandtii* (reported by V.E. Polyakov) was found in the forest-park zone. *V. murinus* is predominant, and *E. nilssonii* is the second largest. Both species were found in the city during the warm season (forming brood colonies) and, possibly, they overwinter in the city. Most of the bats were found near brick and panel 2-16-storey houses (See Fig. 2-a). In *zone I*, the detection points near older 2-6-storey buildings were significantly more frequent ($\chi^2 = 3.7$; $p < 0.05$). In *zone II*, outside the center, the detection points of bats near 9-16 storey buildings were significantly more frequent ($\chi^2 = 6.4$; $p < 0.05$). Most detections (81%) of bats in the city as a whole were observed in the immediate vicinity or at a distance of 200-500 m from large parks, boulevards, gardens, etc. (See

Fig. 2-b). The frequency of detection of bats at a distance of more than 1 km from large plantations is significantly higher in *zone II* (7.6%, $\chi^2 = 8.9-10.1$; $p < 0.05$). In relation to water-bodies, clear dependence in the location of animals was not found (See Fig. 2-c). Most often, bats use feeding stations near small areas of woody vegetation between residential buildings in yards and at a considerable distance from large water-bodies (72% of cases). At these feeding stations (*zone I* - center), the abundance of insects is lower than in their natural habitat (See Fig. 3). The spatial distribution of bats is associated with the quality of urban development and the presence of areas of woody vegetation, and does not depend on the presence of large water-bodies. It can be assumed that these distribution patterns of bats are due to the ecology of the background species *V. murinus*. The species diversity of the city's bats is reduced in comparison to their natural habitat (5 species out of 10 inhabit them). Similar reduction of bat species diversity is noted in other cities of Russia and Ukraine (See Table 2). It can be assumed that the low bat species diversity in Yekaterinburg is an indicator of the poor quality of urban greening.

The paper contains 3 Figures, 2 Tables and 37 References.

Keywords: bats, community, spatial structure, industrial city, Ural

Funding: Interpretation of the results was carried out within the framework of the State Assignment of the Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Project No 122021000085–1).

Acknowledgments: The author is grateful to all those involved in the collection of information, especially O.S. Zagainova, N.V. Nikolaeva, T.R. Shvetsova, and M.S. Galisheva. I am grateful to E.S. Skurykhina, head of the Sverdlovsk Regional Museum of Local Lore, for organizing the "City Bats" event in 2001, and to A.A. Pervushin, head of the Nature Department, for technical and moral support of the research.

For citation: Pervushina E.M. Community and spatial distribution of bats (Chiroptera, Vespertilionidae) in the industrial city Yekaterinburg. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;57:89-108. doi: 10.17223/19988591/57/5 In Russian, English Summary

Введение

В ходе формирования городских ландшафтов как особого типа организации поверхности Земли в пределах городов и городских агломераций происходит трансформация естественных биогеоценозов, причем складывается эволюционно новая среда. Многие тенденции в динамике городских популяций животных могут сигнализировать о возможности и потенциальной опасности появления тех же особенностей в городских популяциях человека. В связи с этим пристального внимания заслуживают физиологические, морфологические и экологические реакции животных, позволяющие им успешно адаптироваться к условиям урбанизированной среды [1, 2].

Рукокрылые имеют довольно продолжительную историю сосуществования с человеком и успешно заселяют города [3]. Значительный объем сведений об особенностях их экологии в условиях города получен для Северной Америки, Австралии и Европы [4]. Представляют интерес исследования по данной проблематике и на территории России, где их пока недостаточно. Основным фактором, привлекающим рукокрылых в города, считается наличие подходящих убежищ в городских зданиях. Эти укрытия во многих случаях лучше отвечают потребностям животных, чем естествен-

ные [5]. Они позволяют насекомоядным рукокрылым не только оставаться в городах в летнее время, но и пережидать неблагоприятный зимний период [6–9]. Именно с урбанизацией (наряду с изменением климата) связывают изменения ареалов некоторых теплолюбивых перелетных видов на территории России, которые произошли в последние десятилетия [6, 7, 9–11]. С другой стороны, для некоторых видов изменения естественной среды обитания в связи с разрастанием городов губительны [12, 13]. Негативное влияние на них могут оказывать такие факторы, как недостаток естественных убежищ и пищи, антропогенный шум, развитая дорожная инфраструктура с интенсивным движением, искусственное освещение [4]. Высокая плотность городской застройки предполагает значительное сокращение важных для жизни рукокрылых участков древесной растительности [14, 15]. Участки лиственных деревьев площадью несколько квадратных километров (скверы, парки, речные поймы, лесопарки и т.д.) не только предоставляют животным естественные убежища (дупла), но и остаются для них наиболее подходящими кормовыми станциями, особенно вблизи водоемов [3, 5]. Определенное сочетание этих двух условий обеспечивает высокое видовое разнообразие летучих мышей, которых можно назвать своеобразными индикаторами качества озеленения городской среды. Особенно это представляет интерес, если учесть, что озеленение является важным фактором благоустройства городской среды, т.е. улучшает экологические условия для жизни и здоровья человека [16].

Цель исследования – изучение видового разнообразия и особенностей размещения рукокрылых в пределах основной застроенной территории города с учетом трех факторов, определяющих качество среды обитания животных (наличие участков древесной растительности и водоемов как оптимальных кормовых станций и городских зданий как места потенциальных убежищ).

Материалы и методики исследования

Город Екатеринбург находится на территории России, вблизи границы Азии и Европы (56°50'N, 60°35'E.), на рубеже восточных предгорий Среднего Урала и Зауральской складчатой возвышенности. Он расположен в пределах южной тайги в зоне умеренно-континентального климата. Средняя температура воздуха в пределах города зимой составляет от –11 °С до –12 °С, минимальные температуры достигают в городе –30 °С, в пригороде –40 °С. Средняя суточная температура воздуха летом равна 15–16 °С, максимальные температуры могут достигать 30–35 °С. В начале второй декады сентября отмечаются первые заморозки на почве. Город основан в 1723 г., в настоящее время его площадь составляет более 468 км², население более 1,4 млн человек. Долиной р. Исеть и ее прудами город делится на две почти равные части (рис. 1). На застроенную территорию приходится около 111,52 км². В настоящее время основу застройки жилых районов и центральной части города составляют многоэтажные (5–16 этажей) дома.

Площадь промышленных предприятий и объектов достигает 44 км², рекреационная зона – 306,9 км² [17, 18].



Рис. 1. Карта-схема г. Екатеринбурга: *I зона* – центральная часть; *II зона* – основная застроенная часть города; 1 – лесопарки; 2 – водоемы;

• – места длительных наблюдений

[**Fig. 1.** Map-scheme of Yekaterinburg town: *I zone* - Centre; *II zone* - Other built-up territory of the city; 1 - Forest parks; 2 - Water-bodies; dots - Long-term observation sites]

Исследования проведены в пределах основной застроенной территории города (без учета городов-спутников и лесопарков). Для удобства интерпретации данных выделены две зоны (см. рис. 1). *I зона* – центральная часть города с исторически сложившейся плотностью застройки и отсутствием крупных промышленных объектов. Ее границы соответствуют центральным крупным улицам города. Границы современного центра почти

совпадают с территорией всего г. Екатеринбурга в 1920 г. Здесь отмечается наиболее высокая интенсивность движения транспорта (от 700 до 2 000 единиц в час). Температура воздуха выше, чем на окраинах на 0,2–1,0°C. В застройке преобладают многоэтажные дома старой и современной постройки. Здесь расположены искусственные насаждения – скверы, парки, аллеи, дендрарии, а также большей частью благоустроенная скверами набережная р. Исети и городского пруда. Основу насаждений составляют тополь, береза, липа, яблоня, клен, ива; их средний возраст 70–100 лет [18, 19]. *II зона* – основная застроенная часть города за пределами центра без учета лесопарков и крупных водоемов. В этой части расположены новые жилые районы, в застройке преобладают 5-, 9-, 14-, 16-, 25-этажные дома. Имеются другие постройки разных типов и этажности, территории крупных промышленных объектов, коттеджи, дома частного сектора с садами и огородами, дачи, пустыри, городские парки, аллеи, бульвары, санитарно-защитные зоны заводов, участки поймы р. Исети с прудами и т.д. Облик и средний возраст древесных насаждений схож с зоной центра. Лесопарки за пределами *II зоны* общей площадью свыше 130 км² сплошным кольцом окружают город, а некоторые (Центральный, Уктусский, Юго-Западный) заходят в жилые кварталы. Основу лесопарков составляют сосняки, которые чередуются с березняками и осинниками или имеют в своем составе их значительную примесь. Средний возраст деревьев составляет 100–120 лет [18, 19]. В настоящей работе лесопарковая зона не изучена. За все время исследований, в период 2001–2020 гг., отмечено 125 мест регистрации летучих мышей, из них в 25 точках учтено более 110 особей 5 видов (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

Результаты отлова и учета летучих мышей г. Екатеринбурга за 2001–2020 гг.
[The results of trapping and counting bats in Yekaterinburg for 2001–2020]

Вид [Species]	Число особей/встреч [The number of individuals/encounters]	Adults		Juveniles		Лето [Summer]	Осень [Autumn]	Зима [Winter]	Весна [Spring]	Зона [Zone]
		♂	♀	♂	♀					
Двухцветный кожан <i>Vespertilio murinus</i>	> 96/14	–	7	3	5	> 90	2	1	3	I/II
Северный кожанок <i>Eptesicus nilssonii</i>	8/8	3	3	1	–	2	5	–	1	I/II
Прудовая ночница <i>Myotis dasycneme</i>	> 4/1	–	–	–	–	–	> 4	–	–	I
Водяная ночница <i>Myotis daubentonii</i>	1/1	–	1	–	–	–	–	–	1	I
Ночница Брандта <i>Myotis brandtii</i>	1/1	–	–	–	–	1	–	–	–	Лесопарк [Forest park]
Всего [Total]	> 110	3	11	4	5	> 93	> 11	1	5	

Материал для исследований – сведения о встречах рукокрылых города – получен по сообщениям жителей, по результатам отлова и случайных

находок. Основная информация получена после организации просветительской акции «Летучие мыши города» (2001) в Музее природы Свердловской области (СОКМ). Определение до вида проведено только для тех животных, которые отловлены по факту сообщений, а также для тех, которых погибшими или с повреждениями приносили местные жители. В ряде случаев применено определение по фотографиям. Целенаправленные наблюдения в темное время суток выполнены в трех точках – это кормовые участки во дворах между 5–6-этажными домами в *I зоне* (см. рис. 1). Дополнительно изучены коллекционные материалы Зоологического музея Уральского федерального университета (УрФУ), СОКМ и Музея Института экологии растений и животных (ИЭРиЖ) УрО РАН (Екатеринбург).

Отлов летучих мышей проведен в теплое время года с помощью мобильной ловушки [20]. Для обнаружения их в полете использован ультразвуковой детектор MAGENTA ELECTRONICS MK II (Великобритания). У пойманных особей определены вид, пол, репродуктивное состояние, вес, возраст по наличию хрящевых прослоек в местах сочленения метакарпальных костей и фаланг передних конечностей, а также выполнена серия стандартных морфометрических измерений [21].

Осуществлено также индивидуальное мечение с помощью орнитологических алюминиевых колец серий XD, XT, XK и специальной серии для рукокрылых VA. Международные и национальные принципы этичного обращения с отловленными животными соблюдены, все они выпущены в природу.

Пространственное размещение изучено по материалам сообщений жителей о встречах животных (без учета видовой принадлежности) в зависимости от наличия водоемов и крупных участков древесной растительности – оптимальных кормовых станций [3, 5], а также различных городских зданий – мест потенциальных убежищ в условиях города. Для анализа рассчитано по карте расстояние от места встречи до ближайших городских водоемов разного размера, скверов, аллей, парков, лесопарков, санитарно-защитных зон промышленных территорий, пойменных участков и других крупных древесных насаждений. Для оценки размещения животных относительно городских строений учтены находки как вблизи, так и непосредственно внутри зданий. Подробно описан характер строений и условий каждого места встречи.

Для учета качества кормовых условий на дворовой территории в центре города произведен отлов сумеречных и ночных насекомых с помощью световой ловушки механического типа с ртутной лампой Philips ML (250 Вт). Ловушка работала с 23:00 до 5:00 часов (июль 2017 г.). Насекомые определены до отряда [22].

Статистическая значимость различий между *I зоной* и *II зоной* установлена с помощью критерия χ^2 , в качестве переменной взято общее число встреч животных ($n \geq 5$) относительно трех факторов: наличия водоемов, древесной растительности, зданий (число степеней свободы 2 и 3) в каждой зоне. Анализ пространственного размещения проведен без учета видовой принадлежности животных из-за отсутствия этих сведений в большин-

стве сообщений. Для математической обработки данных использован пакет программ StatSoft STATISTICA 6.0. и Excel.

Результаты исследования и обсуждение

Летучих мышей в различных районах города жители наблюдали еще в 1930-е гг. В литературе имеются немногочисленные, весьма разрозненные упоминания о встречах в окрестностях города прудовой ночницы *Myotis dasycneme* Boie, бурого ушана *Plecotus auritus* Linnaeus [23], лесного нетопыря *Pipistrellus nathusii* Keyserling et Blasius [24], северного кожанка *Eptesicus nilssonii* Keyserling et Blasius, двухцветного кожана *Vespertilio murinus* Linnaeus [25, 26]. Непосредственно на территории города отловлен северный кожанок: взрослый самец залетел в июне 2000 г. в здание Уральского педагогического университета [26]. В коллекции СОКМ имеется экземпляр прудовой ночницы, обнаруженный в 1960 г. в здании усадьбы Харитонов-Расторгуева в центре города. В Зоологическом музее УрФУ – экземпляр двухцветного кожана, пойманный в 1989 г. в Верх-Исетском жилом районе. В Музее ИЭРиЖ УрО РАН – самка прудовой ночницы (ИРАЕ 983653), найденная в сентябре 2017 г. погибшей в здании гостиницы «Исеть», и мумия детеныша двухцветного кожана (ИРАЕ 773780), обнаруженного между рамами окна в апреле 2018 г. в доме на ул. Степана Разина.

В ходе настоящих исследований выявлено, что на основной застроенной территории города достоверно встречается 4 вида: двухцветный кожан, северный кожанок, ночницы прудовая и водяная *M. daubentonii* Kuhl (см. табл. 1); кроме того, в лесопарковой зоне на берегу водоема (п-ов Гамаюн, Оброшинский лесопарк) отмечена ночница Брандта *M. brandtii* Eversmann (сообщение В.Е. Полякова). Двухцветный кожан является самым многочисленным в отловах. В пределах Свердловской области это перелетный вид. На территории города летом формируются выводковые колонии самок с детенышами (более 50 особей), взрослые самцы не отмечены. В теплое время года большинство находок связано с 2-, 5-, 6-этажными зданиями, расположенными вблизи крупных древесных участков; животных находили в помещениях и на балконах (число мест встреч $n = 6$), реже – во дворах ($n = 2$), на улицах вблизи парка ($n = 3$), в парке ($n = 1$). Отмечен случай залета в квартиру на 17-й этаж. В зимнее время (17.01.2019) обнаружена взрослая самка на улице. Исходя из дат отлова (см. табл. 1), возможно, часть двухцветных кожанов оседлы и остаются в городе на зимовку. Зимой во время оттепелей жители дважды наблюдали летучих мышей неустановленного вида.

Северный кожанок является вторым по численности. В теплое время года в городе обитают особи первого года жизни и взрослые обоих полов. Находки сделаны в помещениях ($n = 4$), во дворе 5-этажного дома ($n = 1$), на улицах вблизи парка ($n = 2$), одно животное найдено в дупле липы в дендрарии во II зоне. Это оседлый вид, зимующий в пещерах Свердловской области. Находка его в помещении кирпичного городского здания

поздней осенью (26.11.2014) позволяет предполагать, что он также может успешно зимовать в условиях города.

Встречи ночниц немногочисленны. Одна водяная ночница найдена 29.05.2006 на улице около здания УрФУ вблизи р. Исеть. Более 4 прудовых ночниц наблюдали 14.09.2020 над р. Исеть в городском сквере (одна отловлена). Эти находки связаны с рекой в центральной части города и приходится на период весенних и осенних миграций (см. табл. 1). Можно предположить, что городской участок р. Исеть является своеобразным «коридором» проникновения перечисленных видов ночниц на юго-восток Свердловской области, где известны их зимовки в пещерах дальше по руслу реки [26]. В теплое время года эти виды вполне успешно могут формировать выводковые колонии на периферии города вблизи лесопарков.

Пространственное размещение летучих мышей в основной застроенной части города неравномерно. В *I зоне* плотность животных составляет 0,5 встреч/км², причем места встреч сконцентрированы ближе к периферии, дальше от шумных центральных улиц. Во *II зоне*, за пределами центра, плотность увеличивается (2,0 встреч/км²). Часто летучие мыши встречаются в непосредственной близости или на удалении 200–500 м от парков, бульваров, аллей и других крупных насаждений (81%; рис. 2). Число встреч на расстоянии более 1 км от этих насаждений увеличивается во *II зоне* за пределами центра (7,6%; различия между зонами значимы: $\chi^2 = 10,1$; $p < 0,025$). Наибольшая концентрация находок (23,7%, 1,0 встреч/км²) отмечена в юго-западной части *II зоны*, возможно, из-за близости лесопарка к жилым кварталам. По отношению к водоемам четкой зависимости в размещении животных не выявлено, большинство мест встреч (61%) удалено от водоемов на расстояние 500 м и более, что явно прослеживается во *II зоне* (см. рис. 2). Тем самым летучие мыши вполне успешно используют кормовые станции крупных участков древесной растительности или вблизи от них, на значительном удалении от водоемов. Различия между зонами, вероятно, обусловлены разным качеством застройки и озеленения.

Часто животные довольствуются охотничьим пространством со скудной древесной растительностью между жилыми постройками во дворах (72% случаев) и поднимаются на высоту 6 м и выше, до уровня 18-го этажа (80% встреч). Число таких находок увеличивается за пределами центра, во *II зоне*, где дворы лучше озеленены. В станциях этого типа *I зоны* кормовая база представлена достаточным количеством групп насекомых с меньшей численностью (рис. 3) по сравнению с естественной средой [27], и это может определять более низкую активность и незначительное видовое разнообразие летучих мышей в городе [14].

Случаи использования летучими мышами дуплистых деревьев в качестве убежищ редки (*II зона*, $n = 1$). В условиях города животные предпочитают заселять постройки человека. Они часто залетают в помещения через открытые окна и на балконы (22% встреч). В целом и отдельно для каждой зоны большинство встреч отмечено вблизи кирпичных и панельных 2–16-этажных домов (см. рис. 2).

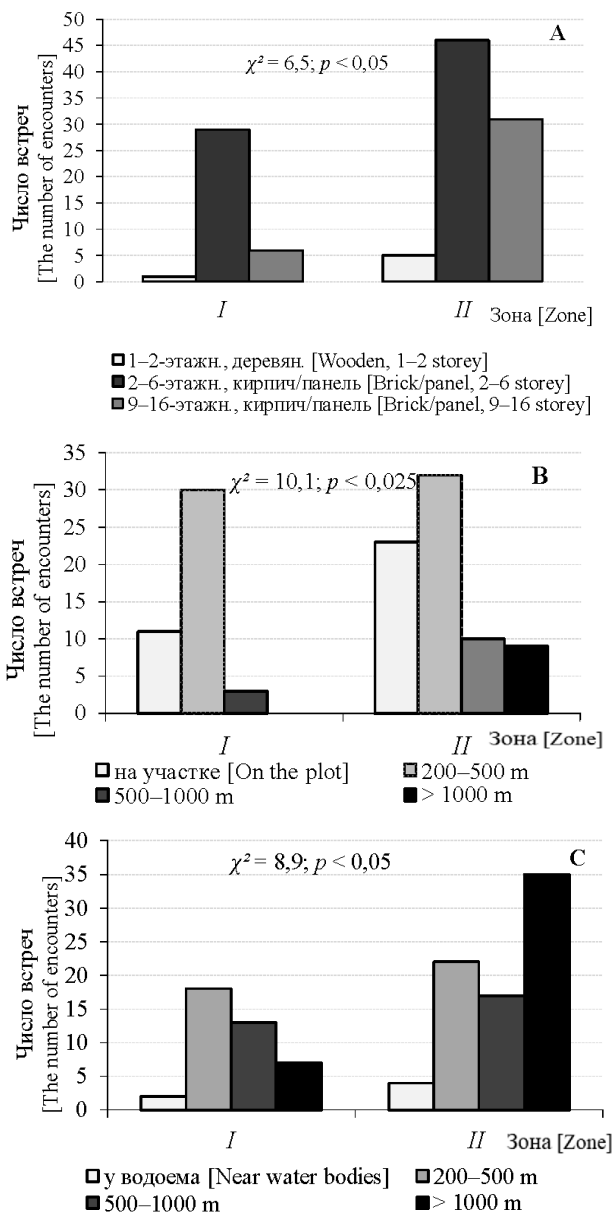


Рис. 2. Размещение рукокрылых относительно различных городских зданий (А), расстояние мест их регистрации до ближайших участков древесной растительности (В) и водоемов (С) в разных зонах города. Критерий χ^2 использован для оценки статистической значимости различий между зонами

[Fig. 2. Detection points of bats relative to: various urban buildings (A), distances to areas of woody vegetation (B), distances to water-bodies (C) in zones I and II of Yekaterinburg. χ^2 criteria was used to estimate of differences between zones]

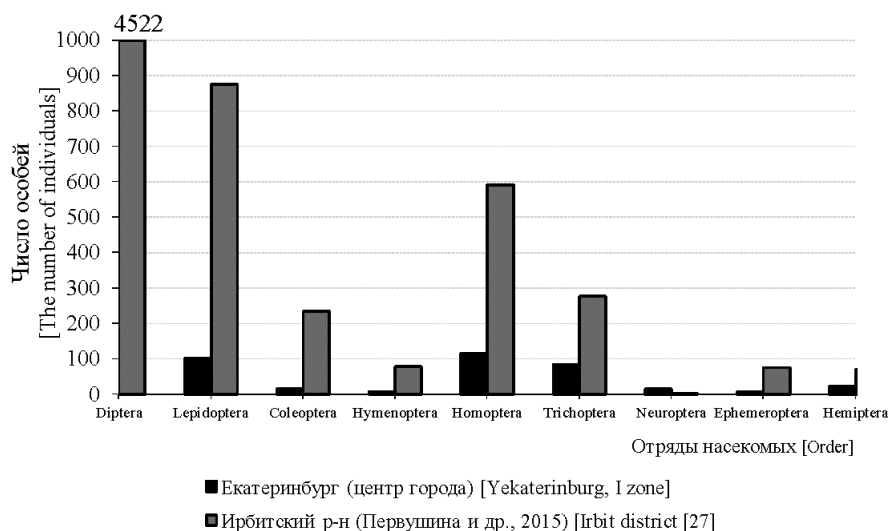


Рис. 3. Разнообразие сумеречных и ночных насекомых в центре Екатеринбурга и в Ирбитском р-не Свердловской области [27] (указано максимальное число особей в светоловушке за одну ночь июля 2017 г.)

[Fig. 3. The diversity of crepuscular and nocturnal insects in a light trap for one night in July in the center of Yekaterinburg in 2017 and in Irbit district of Sverdlovsk oblast [27]]

В *I* зоне значимо высока частота встреч около 2–6-этажных домов старой застройки, а во *II* зоне, за пределами центра, – около 9–16-этажных зданий ($\chi^2 = 6,5$; $p < 0,05$). Высотные дома из кирпича и бетонных блоков преобладают в современной городской застройке. Они изобилуют трещинами и полостями, подходящими в качестве убежищ. Например, в центре города найдена выводковая колония двухцветного кожана (более 50 взрослых особей), которая заселяла узкую вертикальную полость размером 120×3 см на стыке железобетонных блоков панельного 5-этажного дома. Еще одно убежище выводковой колонии отмечено в кирпичном здании ТЭЦ во *II* зоне. Животные найдены в горизонтальной щели на потолке теплого помещения, где температура достигала $+50^\circ\text{C}$. В здании ТЭЦ и аналогичных обогреваемых в летний период постройках города (котельные, заводские цеха и пр.) рукокрылые могут успешно выводить потомство. Высокие температуры обеспечивают быстрый рост детенышей и позволяют самкам экономить энергию в период рождения и выкармливания детенышей [28].

В целом население рукокрылых г. Екатеринбурга, включая находку ночницы Брандта (см. табл. 1), представляет собой обедненный вариант хироптерофауны Свердловской области – 5 из 10 видов [26]. Обитающие в городе животные по эколого-морфологическим характеристикам [29] относятся к кожаноподобным воздушным охотникам (двухцветный кожан и северный кожанок), способным охотиться на большой высоте (уровня вершин деревьев), и к ночницеподобным воздушным охотникам пересеченных пространств (ночницы прудовая, водяная и Брандта). Для ночниц

оптимальной является охота в приземных слоях воздуха над открытым пространством, около деревьев и над водой, причем ночница Брандта способна использовать различные биотопы [29]. Несомненно, для представителей первого эколого-морфологического типа условия обитания в городе являются более благоприятными. Закономерности пространственного размещения рукокрылых, описанные выше по сообщениям жителей, имеют много общего со спецификой экологии именно двухцветного кожана и северного кожана. Эти виды успешно заселяют постройки человека, охотятся на большой высоте и реже, чем ночницы, связаны с водоемами, в особенности двухцветный кожан [5]. К тому же пищевые предпочтения последнего вида позволяют ему успешно использовать кормовые станции в городе [30].

Возможно, видовое разнообразие летучих мышей г. Екатеринбурга с учетом лесопарковой зоны и окрестностей выше, чем в его основной застроенной части, поскольку условия обитания животных на границе города и леса приближены к естественным. Помимо перечисленных видов (см. табл. 1) здесь также могут встречаться ранее отмеченные в окрестностях города бурый ушан и лесной нетопырь.

Сходная картина сокращения числа видов в городских сообществах по сравнению с дикой хироптерофауной отмечается и для других городов России [9, 11]. В табл. 2 приведены сведения о видовом разнообразии и численности рукокрылых городов. Видовое разнообразие увеличивается для европейской части страны [11, 31] по сравнению с городами Зауралья [32] и Сибири [33–35]. Видовой состав рукокрылых г. Екатеринбурга имеет наибольшее сходство с таковым г. Тюмень [32]. Характерными представителями хироптерофауны этих городов являются водяная ночница, северный кожанок и двухцветный кожан, обитающие на застроенной территории. Следует заметить, что северный кожанок, благодаря городским ландшафтам, проникает в зону тундры [36]. Что касается двухцветного кожана, то он занимает первое место по числу находок среди рукокрылых, населяющих города средней полосы России (см. табл. 2). Зимовки этого перелетного вида, помимо г. Екатеринбурга, известны для Тюмени [32], Иркутска [6, 35] и городов с более теплым климатом в европейской части страны [6, 7, 9, 11]. Эти находки подтверждают ранее высказанное предположение [6, 9] о формировании городских оседлых популяций в регионах, неподходящих по климатическим условиям для зимовки перелетных видов. В городах европейской части России [11, 31] и Украины [8, 37] наряду с двухцветным кожаном часто встречаются рыжая вечерница и лесной нетопырь, а также бурый ушан и поздний кожан.

В целом видовое разнообразие животных городов определяется рядом факторов. Помимо географического положения, истории формирования и размера города, значение имеют локальные особенности городского ландшафта. В случае достаточно разнообразной городской среды, сочетающей застройку с естественными или похожими на них ландшафтами, видовое разнообразие увеличивается, т.е. срабатывает эффект микросреды [13].

Таблица 2 [Table 2]

Сведения о рукокрылых городов России и Украины
[Bats of cities in Russia and Ukraine]

Виды [Species]	Город, население [City, population]									Всего [Total]		
	Барнаул, 612 тыс. чел. [Barnaul, 612 thousand people]	Иркутск, 618 тыс. чел. [Irkutsk, 618 thousand people]	Омск, 1,14 млн чел. [Omsk, 1.14 million people]	Тюмень, 817 тыс. чел. [Tyumen, 917 thousand people]	Екатеринбург, 1,4 млн чел. [Yekaterinburg, 1.4 million people]	Воркута, 53 тыс. чел. [Vorkuta, 53 thousand people]	Пенза, 517 тыс. чел. [[Penza, 517 thousand people]	Москва, 17 млн чел. [[Moscow, 17 million people]	Киев, 3 млн чел. [Kiev, 3 million people]	Харьков, 1,5 млн чел. [Kharkov, 1.5 million people]		
Прудовая ночница <i>Myotis dasycneme</i> Boie	-	-	-	++	+	-	+	+	++	-	5	
Волыная ночница <i>Myotis daubentonii</i> Kuhl	-	-	-	+	+	-	+	+	+	-	5	
Ночница Брандта <i>Myotis brandtii</i> Eversmann	-	-	-	-	++	-	++	+	-	-	3	
Восточная ночница <i>Myotis petax</i> Hollister	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	1	
Северный кожанок <i>Eptesicus nilssonii</i> Keyserling et Blasius	+	+++	-	+	++	+	-	+	-	-	6	
Двухцветный кожан <i>Vespertilio murinus</i> Linnaeus	+	++	+	++	+++	-	++	++	++	+	9	
Поздний кожан <i>Eptesicus serotinus</i> Schreber	-	-	-	-	-	-	+	-	+++	++	3	
Лесной нетопырь <i>Pipistrellus nathusii</i> Keyserling et Blasius	-	-	-	-	-	-	+++	+	+	-	3	

Виды [Species]	Город, население [City, population]								Всего [Total]			
	Барнаул, 612 тыс. чел. [Barnaul, 612 thousand people]	Иркутск, 618 тыс. чел. [Irkutsk, 618 thousand people]	Омск, 1,14 млн чел. [Omsk, 1,14 million people]	Тюмень, 817 тыс. чел. [Tyumen, 917 thousand people]	Екатеринбург, 1,4 млн чел. [Yekaterinburg, 1,4 million people]	Воркута, 53 тыс. чел. [Vorkuta, 53 thousand people]	Пенза, 517 тыс. чел. [Penza, 517 thousand people]	Москва, 17 млн чел. [[Moscow, 17 million people]	Киев, 3 млн чел. [Kiev, 3 million people]	Харьков, 1,5 млн чел. [Kharkov, 1,5 million people]		
Средиземноморский нетопырь <i>Pipistrellus kuhli</i> Kuhl	-	-	-	-	-	-	+	-	++	+		
Нетопырь-карлик <i>Pipistrellus pipistrellus</i> Schreber	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-		
Рыжая вечерница <i>Nyctalus noctula</i> Schreber	+	-	-	-	-	-	+++	+	++	+++		
Малая вечерница <i>Nyctalus leisleri</i> Kuhl	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-		
Гигантская вечерница <i>Nyctalus lasiopterus</i> Schreber	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-		
Бурый ушан <i>Plecotus auritus</i> Linnaeus	+	-	+	-	-	-	+	++	+	+		
Всего [Total]	4	3	2	4	5	1	11	9	10	5		
Литература [Publications]	[34]	[6, 35]	[33]	[32]	Собств. данные [Own data]	[36]	[7, 11]	[9, 31]	[37]	[8]		

Примечания: * находки видов в лесопарках и озелененной зоне города, +++ многочисленные, ++ немногочисленные, + малочисленные

[Notes: * Finds in forest parks and garden suburbs, +++ large number, ++ mean number, + small number].

Подобный эффект может возникать либо на периферии очень крупных городов [37], либо небольших по площади городах с хорошим озеленением [11]. Животных может привлекать большое число парков на основной застроенной территории крупного города. На примере г. Мехико показано, что условия обитания в городских ландшафтах для некоторых видов благоприятнее, чем в лесу, где кормовая база из-за большей плотности деревьев ниже, чем в крупных городских парках [14]. Оптимальная плотность деревьев, обеспечивающая доступность кормовой базы, должна соответствовать 10–34 деревьев/га [15]. Помимо плотности и достаточной площади древесных насаждений увеличению видового разнообразия и активности летучих мышей в городе способствуют мозаичные местообитания, например краевые среды (опушки, водная поверхность около деревьев, дороги и т.п.). Они могут представлять собой острова благоприятной среды обитания для некоторых видов в условиях сокращения площади естественных лесов и увеличения сельскохозяйственных территорий вокруг городов [13]. Имеющиеся в литературе сведения о пространственном размещении летучих мышей в разных городах России неоднородны в плане сбора материала. Обычно исследователи не разделяют находки животных в основной застроенной части и озелененной зоне города, включая окрестности с городами-спутниками, или, наоборот, объединяют с другими антропогенными ландшафтами, что завышает видовое разнообразие. К тому же не всегда подробно указывают обстоятельства отлова и приуроченность находок к водоемам, паркам, городским постройкам, определенное сочетание которых формирует подходящие местообитания для разных видов в городских ландшафтах.

Таким образом, можно предположить, что видовое разнообразие летучих мышей на основной застроенной территории крупных городов средней полосы России может увеличиваться при наличии большого числа парков и водоемов за счет типичных лесных дендрофильных и / или тяготеющих к околородным, пойменным биотопам видов, например прудовой и водяной ночниц, рыжей вечерницы, лесного нетопыря. При отсутствии перечисленных условий эту основную застроенную часть городов способны заселять только пластичные в выборе мест обитания летучие мыши. К ним можно отнести, например, двухцветного кожана. В промышленном городе, каким является Екатеринбург, видовое разнообразие летучих мышей невелико, причем численно преобладает именно данный вид. Это можно рассматривать как индикатор низкого качества озеленения городской среды, т.е. на территории города недостаточно древесных насаждений в виде парков, бульваров, аллей и т.п., которые улучшают условия жизни и здоровье человека.

Выводы

Население рукокрылых в основной застроенной части крупного промышленного г. Екатеринбурга представлено такими видами, как двухцвет-

ный кожан, северный кожанок, ночницы прудовая и водяная, в лесопарковой зоне отмечена ночница Брандта. Многочисленным является двухцветный кожан (87,3% встреч), второй по численности – северный кожанок (7,3%). Оба вида регистрируются на протяжении всего теплого периода года и формируют выводковые колонии; известны встречи в зимнее время. Видовое разнообразие рукокрылых города снижено по сравнению с естественной средой обитания.

Пространственное размещение летучих мышей связано с качеством застройки города. В его центральной части большинство встреч животных отмечено около кирпичных и панельных 2–6-этажных домов старой застройки, а за пределами центра – около зданий в 9–16 этажей. Размещение животных в большей степени зависит от крупных участков древесной растительности (81% встреч) и в меньшей степени – от наличия водоемов (61% встреч). В городских ландшафтах подходящими кормовыми станциями для летучих мышей фоновых видов являются участки скудной древесной растительности между жилыми постройками (72% встреч).

Список источников

1. Вершинин В.Л. Экология города : учеб. пособие. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2005. 82 с.
2. Клаусницер Б. Экология городской среды. М. : Мир, 1990. 248 с.
3. Крускоп С.В., Борисенко А.В. К проблеме охраны рукокрылых в городах // Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города : материалы междунар. конф. по прогр. «Экополис» (Москва, 24–25 ноября 2000 г.) / под ред. Д.Н. Кавтарадзе. М. : Изд-во МГУ, 2000. С. 175.
4. Moretto L., Francis Ch.M. What factors limit bat abundance and diversity in temperate, North American urban environments? // Journal of Urban Ecology. 2017. Vol. 3, № 1. PP. 1–9. doi: [10.1093/jue/jux016](https://doi.org/10.1093/jue/jux016)
5. Стрелков П.П., Ильин В.Ю. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // Тр. ЗИН АН СССР. 1990. Т. 225. С. 42–167.
6. Стрелков П.П. Материалы по зимовкам перелетных видов рукокрылых (Chiroptera) на территории бывшего СССР и смежных регионов. Сообщение 1. *Vespertilio murinus* L. // Plecotus et al. 2001. № 4. С. 25–40.
7. Шепелев А.А. Экологическая структура фауны рукокрылых антропогенных ландшафтов юга Среднего и севера Нижнего Поволжья : дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2010. 193 с.
8. Kravchenko K., Vlaschenko A., Prylutska A., Rodenko O., Hukov V., Shuvaev V. Year-round monitoring of bat records in an urban area : Kharkiv (NE Ukraine), 2013, as a case study // Turkish Journal of Zoology. 2017. Vol. 41. PP. 530–548. doi: [10.3906/zoo-1602-51](https://doi.org/10.3906/zoo-1602-51)
9. Кожурина Е.И. К познанию летучих мышей г. Москвы // Животные в городе : материалы науч.-практ. конф. (Москва, 23–24 мая 2000 г.) / под ред. В.В. Рожнова и др. М. : Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН ; Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева, 2000. С. 44–45.
10. Жигалин А.В., Хританков А.М. Об изменении границы распространения вечерницы рыжей *Nyctalus noctula* Schreber, 1775 (Mammalia, Chiroptera, Vespertilionidae) в Сибири // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 1. С. 76–82.
11. Золина Н.Ф., Ильин В.Ю., Смирнов Д.Г., Шепелев А.А. Рукокрылые г. Пензы и его окрестностей // Поволжский экологический журнал. 2007. № 2. С. 116–123.
12. Morris Pat Dans la jungle des villes // Recherche. 2000. № 33. PP. 31–33.

13. Gehrt S.D., Chelsvig J.E. Bat activity in an urban landscape : patterns at the landscape and microhabitat scale // *Ecological Applications*. 2003. Vol. 13, № 4. PP. 939–950.
14. Avila-Flores R., Fenton M.B. Use of spatial features by foraging insectivorous bats in a large urban landscape // *Journal of Mammalogy*. 2005. Vol. 86, № 6. PP. 1193–1204.
15. Lumsden F.L., Bennet A.F. Scattered trees in rural landscapes : foraging habitat for insectivorous bats in south-eastern Australia // *Biological Conservation*. 2005. Vol. 122. PP. 205–222.
16. Панчук А.А. Проблемы и перспективы озеленения крупных городов России : экономические и социальные аспекты (на примере Санкт-Петербурга) // *Вестник Российской академии естественных наук*. 2015. № 2. С. 48–51.
17. Харетовская Г.С., Архипова И.П., Фирюков Н.И. Климат Свердловска. Л. : Гидрометеиздат, 1981. 190 с.
18. Волков С.Н. Екатеринбург. Человек и город. Опыт социальной экологии и практической георбанистики. Екатеринбург, 1997. 144 с.
19. Екатеринбург : энциклопедия / гл. ред. В.В. Маслаков. Екатеринбург : Академкнига, 2002. 728 с.
20. Борисенко А.В. Мобильная ловушка для отлова рукокрылых // *Plecotus et al*. 1999. № 2. С. 10–19.
21. Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1 / сост. И.М. Громов, А.А. Гуреев и др. ; под ред. Н.Н. Павловского. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. 640 с.
22. Плавильщиков Н.Н. Определитель насекомых : краткий определитель наиболее распространенных насекомых европейской части России. М. : Топпал, 1994. 543 с.
23. Сабанеев Л.П. Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губернии. М. : Изд-во МОИП, 1874. 206 с.
24. Марвин М.Я. Фауна наземных позвоночных животных Урала : учеб.-справ. пособие. Вып. 1 : Млекопитающие / под ред. Н.Н. Данилова. Свердловск : Урал. гос. ун-т им. А.М. Горького, 1969. 156 с.
25. Малышев Р.А. Ночные друзья // *Уральский следопыт*. 1978. № 12. С. 65–66.
26. Большаков В.Н., Орлов О.Л., Снитко В.П. Летучие мыши Урала. Екатеринбург : Академкнига. 2005. 176 с.
27. Первушина Е.М., Замшина Г.А., Николаева Н.В., Иванов А.В., Ольшванг В.Н., Костромина Т.С. Структура потенциального энтомокомплекса в питании летучих мышей равнинного Среднего Зауралья // *Сибирский экологический журнал*. 2015. № 2. С. 268–279.
28. Панюгин К.К. Экология летучих мышей в лесных ландшафтах : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1970. 24 с.
29. Крускоп С.В. Эколого-морфологическое исследование сообщества рукокрылых (Chiroptera) Подмоскovie // *Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье : труды Междунар. совещ. (Москва, 1–3 февр. 1995 г.) / под ред. В.Е. Соколова и др. М., 1996. С. 169–173.*
30. Гизуллина О.Р., Первушина Е.М. Определение фрагментов насекомых в питании двухцветного кожана в Среднем Зауралье // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2016. № 3 (35). С. 92–106.
31. Тумасьян Ф.А., Ильченко О.Г. Первые результаты работы реабилитационного центра зимней передержки летучих мышей Москвы на базе Московского зоопарка // *Plecotus et al*. 2018. № 21. С. 62–69.
32. Гашев С.Н., Томишина А.А. Фауна и экология летучих мышей Среднего Зауралья // *Вестник Тюменского государственного университета. Медико-биологические науки*. 2014. № 6. С. 87–94.
33. Кузьмин И.В., Ботвинкин А.Д., Якименко В.В., Афонькова Т.С. Современные данные о рукокрылых Омской области // *Plecotus et al*. 2000. № 3. С. 103–107.
34. Горетовская О.С., Рыжков Д.В., Бурмистров М.В. Изучение фауны рукокрылых на территории Алтайского края // *Plecotus et al*. 2002. Pars spec. С. 106–108.
35. Ботвинкин А.Д., Беликов Д.С., Казаков Д.В., Матвеев В.А., Росина В.В., Хатсон А.М., Шумкина А.П. Разнообразие и относительное обилие рукокрылых в Юж-

- ном Прибайкалье в местообитаниях с различной степенью урбанизации // Байкальский зоологический журнал. Териология. 2016. Т. 19, № 2. С. 101–106.
36. Быховец Н.М., Петров А.Н. Первая находка северного кожанка (*Eptesicus nilssonii* Keyserling et Blasius, 1839, Vespertilionidae, Chiroptera) в тундре (город Воркута, Республика Коми) // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2019. № 4. С. 36–37. doi: [10.31140/j.vestnikib.2019.4\(211\).5](https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2019.4(211).5)
37. Загороднюк И.В. Дикая териофауна Киева, его окрестностей и тенденции ее урбанизации // Вестник зоологии. 2003. Т. 37, № 6. С. 29–38.

References

1. Vershinin VL. *Ekologiya goroda: Ucheb. posobie*. [Urban ecology: Textbook]. Yekaterinburg: Ural. universitet Publ.; 2005. 82 p. In Russian
2. Klausnitzer B. *Ekologiya gorodskoy sredy* [Ecology of Urban Environment]. Moscow: Mir Publ.; 1990. 248 p. In Russian
3. Krusko SV, Borisenko AV. K probleme okhrany rukokrylykh v gorodakh [On the problem of protecting bats in cities]. In: *Ekopolis 2000: ekologiya i ustoychivoe razvitiye goroda: Materialy mezhdunar. konf. po progr. "Ekopolis"* [Ecopolis 2000. Ecology and Stable Development of City. Proceedings of Intercity Conference] (Moscow, Russia, 24–25 November, 2000). Kavtaradze DN, editor. Moscow: RAMS Publ.; 2000. pp. 175. In Russian
4. Moretto L, Francis ChM. What factors limit bat abundance and diversity in temperate, North American urban environments? *Journal of Urban Ecology*. 2017;(3)1:1–9. doi: [10.1093/jue/jux016](https://doi.org/10.1093/jue/jux016)
5. Strelkov PP, Ilin VJ. Bats (Chiroptera, Vespertilionidae) of southern Middle and Lower Volga Region. *Proceedings of the Zoological institute, USSR Academy of Sciences*. Leningrad Publ.; 1990. Vol. 225. pp. 42–167. In Russian
6. Strelkov PP. Materials of wintering of migratory bat species (Chiroptera) on the territory of the former USSR and adjacent regions. Pt 1. 1. *Vespertilio murinus* L. *Plecotus* et al. 2001;4:25–40. In Russian
7. Shepelev AA. *Ekologicheskaya struktura fauny rukokrylykh antropogennykh landshaftov yuga Srednego i severa Nizhnego Povolzh'ya* [Ecological structure of bat fauna of anthropogenic landscapes in southern Middle and northern Lower Volga region]. CandSci. Dissertation, Biology]. Saransk: Mordovskiy gos. university im. Ogareva NP; 2010. 193 p. In Russian
8. Kravchenko K, Vlaschenko A, Prylutska A, Rodenko O, Hukov V, Shuvaev V. Year-round monitoring of bat records in an urban area: Kharkiv (NE Ukraine), 2013, as a case study. *Turkish Journal of Zoology*. 2017;(41):530–548. doi: [10.3906/zoo-1602-51](https://doi.org/10.3906/zoo-1602-51)
9. Kozhurina EI. K poznaniyu letuchikh myshey g. Moskvy [On the knowledge of bats in Moscow]. In: *Zhivotnye v gorode: Materialy nauch.-prakt. konf. [Animals in the city. Proceedings of Sci.-Pract. Conf.]* (Moscow, Russia, 23–24 May, 2000). Rozhnov VV et al, editors. Moscow: AN Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAN, Moskovskaya s.-kh akad. im. K. A. Timiryazeva Publ.; 2000. pp. 44–45. In Russian
10. Zhigalin AV, Khritankov AM. Change in distribution area boundary of common noctule *Nyctalus noctula* Schreber, 1775 in Siberia. *Rossiyskiy zhurnal Biologicheskikh invaziy* = *Russian Journal of Biological Invasions*. 2016;1:76–82. In Russian
11. Zolina NF, Ilin VY, Smirnov DG, Shepelev AA. Rukokrylye g. Penzy i ego okrestnostey [Bats of Penza and its environs]. *Povolzhskiy Ekologicheskii Zhurnal*. 2007;2:116–123. In Russian
12. Morris Pat Dans la jungle des villes. *Recherche*. 2000;33:31–33.
13. Gehrt SD, Chelsvig JE. Bat activity in an urban landscape: patterns at the landscape and microhabitat scale. *Ecological Applications*. 2003;(13)4:939–950.
14. Avila-Flores R, Fenton MB. Use of spatial features by foraging insectivorous bats in a large urban landscape. *Journal of Mammalogy*. 2005;(86)6:1193–1204.

15. Lumsden FL, Bennet AF. Scattered trees in rural landscapes: foraging habitat for insectivorous bats in south-eastern Australia. *Biological Conservation*. 2005;(122):205-222.
16. Panchuk AA. Problemy i perspektivy ozeleneniya krupnykh gorodov Rossii: ekonomicheskie i sotsial'nye aspekty (na primere Sankt-Peterburga) [Problems and prospects of gardening in large cities of Russia: economic and social aspects (the example of St. Petersburg)]. *Vestnik Rossiyskoy Akademii Estestvennykh Nauk*. 2015;2:48-51. In Russian
17. Kharetovskaya GS, Arkhipova IP, Firyukov NI. Klimat Sverdlovsk [Climate of Sverdlovsk]. Leningrad: Gidromedizdat Publ.; 1981. 190 p. In Russian
18. Volkov SN. Ekaterinburg. Chelovek i gorod. Opyt sotsial'noy ekologii i prakticheskoy geourbanistiki [Yekaterinburg. Man and the city. Experience of social ecology and practical geo-urbanism]. Yekaterinburg: Ekot. gumanitarno-ekol. litsey Publ.; 1997. 144 p. In Russian
19. *Ekaterinburg: entsiklopediya* [Yekaterinburg: encyclopedia]. Maslakov VV, editor. Yekaterinburg: Akademkniga Publ.; 2002. 728 p. In Russian
20. Borisenko AV. A mobile trap for capturing bats in flight. *Plecotus et al.* 1999;2:10-19. In Russian
21. *Mlekopitayushchie fauny SSSR. Chast'.1.* [Mammals of the fauna of the USSR. Pt. 1]. Gromov IM, Gureev AA et al, compilers. Pavlovskiy NN, editor. Moscow, Leningrad: AN USSR Publ.; 1963. 640 p. In Russian
22. Plavil'shchikov NN. Opredelitel' nasekomykh: kratkiy opredelitel' naibolee rasprostranennykh nasekomykh evropeyskoy chasti Rossii [The insect identifier: a brief identifier of the most widespread insects of the European part of Russia]. Moscow: Topikal Publ.; 1994. 543 p. In Russian
23. Sabaneev LP. Pozvonochnye Srednego Urala i geograficheskoe rasprostranenie ikh v Permskoy i Orenburgskoy gubernii [Vertebrates of the Middle Urals and their geographical distribution in Perm and Orenburg Guberniya]. Moscow: MOIP Publ.; 1874. 206 p. In Russian
24. Marvin MY. Fauna nazemnykh pozvonochnykh zhivotnykh Urala: uchebno-spravochnoe posobie Vyp. 1: Mlekopitayushchie [Terrestrial vertebrate fauna of the Urals: a text-book. Vol. 1: Mammals]. Danilov NN, editor. Sverdlovsk: Ural State University Publ.; 1969. 156 p. In Russian
25. Malyshev RA. Nochnye druž'ya [Nocturnal friends]. *Ural'skiy sledopyt*. 1978;12:65-66. In Russian
26. Bol'shakov VN, Orlov OL, Snit'ko VP. Letuchie myshi Urala [Bats of the Urals. Yekaterinburg]. Yekaterinburg: Akademkniga Publ.; 2005. 176 p. In Russian
27. Pervushina EM, Zamshina GA, Nikolayeva NV, Ivanov AV, Olschwang VN, Kostromina TS. Structure of potential entomocomplex and its role in the feeding of bats in the plains of middle Trans Urals. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;(8)2:218-226. doi: [10.1134/S1995425515020146](https://doi.org/10.1134/S1995425515020146)
28. Panyutin KK. *Ekologiya letuchikh myshey v lesnykh landshaftakh* [Ecology of bats in forest landscapes] [CandSci. Dissertation Abstract, Biology]. Moscow: Moscow State Pedagogical Institute; 1970. 24 p. In Russian
29. Kruskop SV. Ecomorphological analysis of the Moscow region bat community [Ecological and morphological study of the community of bats (Chiroptera) of Moscow Region]. In: *Sostoyaniye teriofauny v Rossii i blizhnem zarubezh'e*: Trudy Mezhdunar. Soveshch [State of theriofauna in Russia and neighbouring countries. Proceedings of International Council (Moscow, Russia, 1-3 Feb, 1995)]. Sokolov VE, editor. Moscow; 1996. pp. 169-173. In Russian
30. Gizullina OR, Pervushina EM. Determination of insect fragments in the diet of *Vespertilio murinus* in the Middle Trans-Urals. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;3(35):92-106. doi: [10.17223/19988591/35/6](https://doi.org/10.17223/19988591/35/6) In Russian, English Summary

31. Tumas'yan FA, Il'chenko OG. First results of the activities of the Rehabilitation Center for the winter housing of Moscow bats at the Moscow Zoo. *Plecotus et al.* 2018;21:62-69. In Russian
32. Gashev SN, Tomishina AA. Fauna and Ecology of bats in the Middle Zauralye. *Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. Mediko-biologicheskie nauki.* 2014;6:87-94. In Russian
33. Kuz'min IV, Botvinkin AD, Yakimenko VV, Afon'kova TS. Present data on the bats of Omsk Region. *Plecotus et al.* 2000;3:103-107. In Russian
34. Goretovskaya OS, Ryzhkov DV, Burmistrov MV. Study of the bat fauna in Altai Territory. *Plecotus et al.* 2002;pars spec.:106-108. In Russian
35. Botvinkin AD, Belikov DS, Kazakov DV, Matveev VA, Rosina VV, Khatson AM, Shumkina AP. Diversity and relative abundance of bats in the southern part of the lake Baikal region in habitats with different urbanization. *Baykal'skiy zoologicheskii zhurnal. Teriologiya.* 2016;(19)2:101-106. In Russian
36. Bykhovets NM, Petrov AN. The First finding of northern bat (*Eptesicus nilssonii* Keyserling et Blasius, 1839) in tundra (Vorkuta city, Russia). *Vestnik IB Komi NTs UrO RAN.* 2019;4:36-37. doi: [10.31140/j.vestnikib.2019.4\(211\).5](https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2019.4(211).5) In Russian
37. Zagorodnyuk IV. Wild mammal fauna of the Kyiv city and its vicinities, and trends in its urbanization. *Vestn. zoologii.* 2003;(37)6:29-38. In Ukrainian

Информация об авторе:

Первушина Евгения Михайловна, канд. биол. наук, н.с. лаборатории популяционной экологии и моделирования, Институт экологии растений и животных УрО РАН (Россия, 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1561-8869>

E-mail: pervushina@ipae.uran.ru

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Information about the author:

Pervushina Evgenia M., Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Population Ecology and Modeling, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202 8 Marta Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1561-8869>

E-mail: pervushina@ipae.uran.ru

The Author declares no conflict of interest.

*Поступила в редакцию 21.05.2021 г.; повторно 18.02.2022 г.;
принята 31.03.2022 г.; опубликована 20.05.2022 г.*

*Received 21 May 2021; Revised 18 February 2022;
Accepted 31 March 2022; Published 20 May 2022.*

КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

Научная статья

УДК 577.29

doi: 10.17223/19988591/57/6

Фенотипическое разнообразие макрофагов при раке яичников

Анна Дмитриевна Казакова¹, Милица Александровна Ракина²,
Ирина Валерьевна Ларионова^{3,4}

^{1, 2, 3} *Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия*

⁴ *Научно-исследовательский институт онкологии, Томский национальный исследова-
тельский медицинский центр РАН, Томск, Россия*

¹ *a.kazakova99@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0194-6677>*

² *militarakina@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8334-7445>*

³ *larionova0903irina@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5758-7330>*

Аннотация. Рак яичников (РЯ) – одно из наиболее распространенных гинекологических онкологических заболеваний, которое имеет самый худший прогноз и самый высокий уровень смертности среди онкогинекологических патологий. Опухолевое микроокружение, компонентами которого являются клетки иммунной системы, определяет опухолевую прогрессию и влияет на эффективность химиотерапии. Опухолеассоциированные макрофаги (ОАМ) – ключевые клетки врожденного иммунитета в опухолевом микроокружении. ОАМ играют важную роль в развитии и прогрессировании опухоли. В опухолевой ткани яичника прогностическую значимость для предсказания метастазирования и рецидивирования имеет баланс М1/М2 макрофагов, что показано на нескольких когортах пациентов. Но до сих пор открыт вопрос, посредством каких механизмов ОАМ определяют как прогрессию опухоли, так и ее чувствительность к химиотерапии. В асцитической жидкости макрофаги способны образовывать конгломераты с опухолевыми клетками (сфероиды), способствуя метастазированию. Такие метастатические единицы отличаются высокой инвазивностью и устойчивостью к химиотерапии. Кроме того, макрофаги подготавливают метастатическую нишу для перитонеальной диссеминации опухоли за счет активации местных мезотелиальных клеток и фибробластов. Понимание таких сложных межклеточных взаимодействий лежит в основе повышения эффективности противоопухолевой терапии. В данном обзоре описаны основные субпопуляции ОАМ в опухоли и асцитической жидкости и их роль в прогрессировании рака яичников.

Ключевые слова: рак яичников, опухолеассоциированные макрофаги, асцит, химиотерапия, прогрессия, сфероид

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 21-75-10021.

Сокращения [Abbreviations]: БВП – выживаемость без прогрессии [Progression-free survival, PFS]; ИГХ – иммуногистохимическое исследование [Immunohistochemistry, IHC]; ОАМ – опухолеассоциированные макрофаги [Tumor-associated macrophages, TAMs]; ОБ – общая выживаемость [Overall survival, OS]; РЯ –

рак яичников [Ovarian cancer, OC]; ЭМП – эпителиально-мезенхимальный переход [Epithelial-mesenchymal transition, EMT]; CNA – aberrации числа копий ДНК [Copy number alterations]; HGSOС – серозная карцинома яичника высокой степени злокачественности [High-grade serous ovarian carcinoma]; SNV – однонуклеотидный вариант [Single nucleotide variant].

Для цитирования: Казакова А.Д., Ракина М.А., Ларионова И.В. Фенотипическое разнообразие макрофагов при раке яичников // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 57. С. 109–130. doi: 10.17223/19988591/57/6

Original article

doi: 10.17223/19988591/57/6

Phenotypic diversity of macrophages in ovarian cancer

Anna D. Kazakova¹, Militsa A. Rakina², Irina V. Larionova^{3,4}

^{1, 2, 3} *Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

⁴ *Cancer Research Institute, Tomsk National Research Medical Center, Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation*

¹ *a.kazakova99@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0194-6677>*

² *militsarakina@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8334-7445>*

³ *larionova0903irina@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5758-7330>*

Summary. Ovarian cancer (OC) is one of the most common gynecological malignancies. OC has the worst prognosis and the highest mortality rate, not only amid gynecological cancers, but also compared to the most spread breast cancer. High mortality rate is associated to asymptomatic course of the disease, tumor evolution and high tumor aggressiveness. OC differs from other tumors in its ability to implantation metastasis through the peritoneal fluid. The frequency of metastasis is increased by the accumulation of ascitic fluid. Both tumor cells and stromal cells facilitate the accumulation of ascitic fluid. They secrete factors that elevate the permeability of the capillaries in the abdominal cavity for diverse proteins and fluid. The main factors involved in these processes are vascular endothelial growth factor (VEGF) and cytokines IL-6 and IL-8. An increased concentration of common protein leads to a violation of the normal oncotic pressure between the peritoneal fluid and plasma, followed by the flow of fluid into the abdominal cavity. In addition, tumor cells in peritoneal cavity disrupt lymph flow through blockage of lymphatic vessels that also contributes to the accumulation of excess fluid due to impaired reabsorption. Ascitic fluid consists of cellular components and products of their metabolism: cytokines, chemokines and growth factors. The cellular component of ascitic fluid includes tumor cells, stromal component and immune cells. Tumor cells detach from the primary tumor and enter the peritoneal cavity, where they move along with the flow. In ascitic fluid, tumor cells can be represented by free-floating single cells, but more often, they interact with each other or the surrounding stromal and immune components to form multicellular conglomerates – spheroids. The tendency to form spheroids is related to inability of single floating cells to survive due to anoikis – a specific type of apoptosis that occurs due to the interruption of cell adhesion. The tumor microenvironment (TME), where immune cells are one of the most important components, determines tumor progression and affects the effectiveness of chemotherapy. The key cells of innate immunity in the TME are tumor-associated macrophages (TAMs).

In several OC patient cohorts, the balance of M1/M2 macrophages in tumor tissue has been shown to have a prognostic value for predicting metastasis and recurrence. A number of studies have demonstrated a positive correlation of the total number of

CD68-positive TAMs in tumor tissue with a poor prognosis. A meta-analysis of nine studies including 794 patients found that a higher M1(iNOS+ or HLA-DR+)/M2(CD163+) ratio was associated with a favorable outcome in OC. In addition, an increased M1/M2 ratio predicted better progression-free survival (PFS) and 5-year survival for patients with OC. In contrast, lower PFS correlated with a high density of CD163+ TAMs and a higher CD163/CD68 ratio. The density CD206+ macrophage was not predictive, but a higher CD206+/CD68+ cell ratio was strongly associated with worse PFS and overall survival (OS). An association of specific subpopulations of macrophages, expressing various markers, with clinical and pathological parameters in OC has also been found. In the peripheral blood of OC patients, the proportion of PD-L1+ CD68+ cells among all CD68+ cells and the intensity of PD-L1 staining for CD68+ cells were significantly higher compared to the healthy group. Immunohistochemical and immunofluorescence analysis of ovarian tumor samples showed that a reduced M1(HLA-DR+ or iNOS+)/M2(CD163+ or VEGF+) ratio and an increased density of COX-2+ macrophages were predictors of poor survival. Microarray analysis showed that human TAMs express significantly higher levels of insulin-like growth factor 1 (IGF1) than undifferentiated myeloid cells. Under in vitro conditions, TAMs can enhance the proliferation and migration of ovarian tumor cells by increasing IGF1. The infiltration of CD163+TAMs correlates with higher expression of ZEB1, which controls the epithelial-mesenchymal transition (EMT) in OC cells. CD68+ TAM infiltration and HMGB1 expression strongly correlated with lymph node metastasis and poor survival.

Macrophages in ascitic fluid reside both in a free unicellular state and as part of tumor spheroids, forming the core of the latter. The M2 subpopulation of macrophages is predominant in the composition of spheroids. Soluble factors produced by macrophages protect tumor cells from anoikis, prepare the premetastatic niche, and support tumor cell proliferation. The results of flow cytometry performed eight weeks after the injection of tumor cells into the peritoneal cavity of mice showed an increased accumulation of F4/80+, CD11b+ and CD68+ macrophages, expressing M2 macrophage markers (CD163, CD206, CX3CR1), in the peritoneal fluid. Analysis of patients' ascitic fluid revealed the presence of large spheroids composed of EGFR+ tumor cells surrounding EGF+ macrophages located in the center, thus explaining a possible model of spheroid formation. In ascitic fluid, EGF secreted by macrophages induces the migration of EGFR+ tumor cells. EGF promotes adhesion of EGFR+ tumor cells to macrophages through the interaction of ICAM1 molecules and α M β 2 integrin. Another mechanism of spheroid formation can be related to macrophage-produced CCL18 that activates the EMT in tumor cells. In vivo, tumor spheroids overexpressing ZEB1 (an EMT marker) and containing TAMs in their structure, demonstrated a rapid ability to disseminate.

Transcriptomic analysis of tumor cells and TAMs isolated from the ascitic fluid of patients with high-grade serous ovarian cancer (HGSOC) showed several signaling molecules that ensure the interaction between tumor cells and macrophages. They include cytokines, that induce STAT3 signaling (IL-10, IL-6, LIF), and TGF β 1, which are mainly expressed by TAMs, and WNT7A, expressed by tumor cells, as well as various genes belonging to the S100 family, chemokines, ephrins, and their receptors. TGF β 1, tenascin C (TNC) and fibronectin (FN1) produced by TAMs in ascites activate tumor cell migration. The main factors produced by macrophages are shown in the Table.

Thus, in ovarian cancer, TAMs have clinical significance both due to infiltration into the tumor mass and due to close interaction with tumor cells in ascitic fluid. Therefore, the search for new markers associated with TAMs is required to predict an effect of anti-cancer therapy and a prognosis of OC for individual patients. Understanding the mechanisms of macrophage-induced tumor progression will allow finding new potential targets for blocking metastasis to improve OC outcome.

The paper contains 1 Table, and 59 References.

Keywords: ovarian cancer, tumor-associated macrophages, ascites, progression, spheroid

Funding: This work was supported by the Russian Science Foundation Project No 21-75-10021.

For citation: Kazakova AD, Rakina MA, Larionova IV. Phenotypic diversity of macrophages in ovarian cancer. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;57:109-130. doi: 10.17223/19988591/57/6

Введение

Рак яичников (РЯ) – распространенное онкологическое заболевание, имеющее самый худший прогноз и высокий уровень смертности по сравнению с остальными онкогинекологическими патологиями (рак шейки матки и рак эндометрия) и злокачественными новообразованиями молочной железы. В 2018 г. в мире зарегистрировано порядка 300 тыс. новых случаев РЯ, включая 14 318 случаев в Российской Федерации, и около 184 тыс. смертей [1]. В 2020 г. доля РЯ в структуре онкологической заболеваемости населения России составляла 2,4% среди обоих полов и 4,4% среди женского населения [2].

Высокая заболеваемость РЯ сопровождается низкими показателями (35–45%) пятилетней выживаемости. К тому же отмечается низкий уровень (30%) выявления пациенток с РЯ на ранних стадиях [3]. Высокий уровень смертности от РЯ вызван бессимптомным течением опухолевого процесса и несвоевременным выявлением неопластического процесса, что особенно важно для женщин молодого возраста, а также пациенток с исходно агрессивным поведением опухоли. Клинической проблемой также является отсутствие надлежащего скрининга, что приводит к диагностике РЯ на поздних стадиях [4, 5]. Пятилетняя выживаемость пациентов с диссеминированными опухолями составляет около 25% на III стадии и не более 5% на IV стадии [6, 7].

Более 90% злокачественных опухолей яичников имеют эпителиальное происхождение. Эпителиальный РЯ – это гетерогенное заболевание, подразделяющееся на пять гистологических подтипов в соответствии с происхождением клеток, патогенезом и прогнозом: серозная карцинома высокой степени злокачественности (HGSOC; частота до 62%), эндометриоидная карцинома (ENOC; частота до 20%), светлоклеточная карцинома (CCOC; частота до 8%), муцинозная карцинома (MOC; частота до 5%) и серозная карцинома низкой степени злокачественности (LGSOC; 5%) [6, 8]. Серозная карцинома высокой степени злокачественности часто диагностируется на поздних стадиях и является агрессивным гистотипом с самым высоким уровнем смертности [9].

В настоящее время, несмотря на хороший ответ при лечении первой линией стандартной химиотерапии на основе платины/таксанов (циспла-

тин/карбоплатин и паклитаксел/доцетаксел), рецидивы, связанные с множественной лекарственной устойчивостью, выявляются в течение короткого периода времени у 70% пациентов [10]. Важную роль в опухолевой прогрессии и резистентности опухоли к химиотерапии играют опухолеассоциированные макрофаги (ОАМ) как самая многочисленная популяция иммунных клеток в опухолевой ткани и асцитической жидкости [11].

ОАМ – ключевые клетки врожденного иммунитета в микроокружении опухоли и регулируют опухолевый рост, противоопухолевый адаптивный иммунный ответ, ангиогенез, ремоделирование внеклеточного матрикса, интраваскцию и экстравазацию. ОАМ создают благоприятные условия для метастатических клеток во вторичных органах и модулируют эффективность различных видов терапии [12]. Принято считать, что М1-подобные макрофаги проявляют противоопухолевую активность, способствуя активации адаптивного иммунного ответа и воспаления, тогда как М2-подобные макрофаги, напротив, подавляют иммунную функцию в микроокружении опухоли, индуцируют ангиогенез, поддерживают рост опухоли и метастазирование [13]. Однако эта классификация основана на наблюдаемом феномене *in vitro* и лишь схематично отражает векторы поляризации макрофагов *in vivo*, в том числе их поляризацию в опухолевом микроокружении. В каждом типе рака ОАМ могут иметь специфические фенотипы и могут быть представлены гетерогенными популяциями. При анализе роли макрофагов в прогрессировании РЯ следует учитывать как ОАМ, инфильтрирующие опухоль, так и ОАМ, тесно взаимодействующие с опухолевыми клетками в асцитической жидкости.

Цель данного обзора – систематизация и представление современных данных о роли ОАМ в прогрессировании рака яичников и их фенотипическом и функциональном разнообразии, а также анализ возможных терапевтических подходов в лечении рака яичников посредством воздействия на ОАМ.

Внутриопухолевые макрофаги

Ряд исследований продемонстрировал положительную корреляцию общего количества CD68-позитивных ОАМ в опухолевой ткани с неблагоприятным прогнозом РЯ [14, 15]. Связь поляризации макрофагов (М1 и М2) с выживаемостью больных раком яичников продемонстрирована в многочисленных исследованиях. Метаанализ девяти исследований, включающих 794 пациента, выявил, что более высокое соотношение М1(iNOS+ или HLA-DR+)/М2(CD163+) связано с благоприятным исходом РЯ [16]. Кроме того, повышенное соотношение М1/М2 ассоциировано с лучшей выживаемостью без прогрессирования (ВБП) и общей 5-летней выживаемости при РЯ [15, 16]. Напротив, снижение ВБП коррелирует с высокой плотностью CD163+ ОАМ и более высоким соотношением CD163/CD68 [16]. Иммуногистохимический (ИГХ) анализ образцов эпителиального рака яичников III–IV стадий выявил, что более высокие показатели ВБП и общей выживаемости (ОВ) отмечались у пациентов с низким уровнем экс-

прессии CD163 по сравнению со случаями с высокой экспрессией CD163 [17]. Снижение соотношения M1/M2 наблюдалось при РЯ на поздних стадиях (III–IV), при этом количество CD163+ ОАМ положительно коррелировало со стадией заболевания и размером остаточной опухоли [15]. Ассоциация M1(CD14+CD80+)/M2(CD14+CD163+) с ОБ и ВБП наблюдалась у пациентов с разными гистотипами РЯ, включая метастатические формы заболевания [18]. Плотность CD206+ макрофагов не имела прогностического значения, но более высокое соотношение CD206/CD68 оказалось связанным с худшими показателями ВБП и ОБ [19].

Как упоминалось выше, ОАМ могут иметь уникальные для каждого рака фенотипы и могут быть представлены гетерогенными субпопуляциями, экспрессирующими специфические маркеры. В ряде исследований обнаружена ассоциация субпопуляций макрофагов с клиническими и патологическими параметрами РЯ.

Так, в периферической крови пациенток с РЯ доля PD-L1+ CD68+ клеток среди всех CD68+ клеток и интенсивность окрашивания PD-L1 на CD68+ клетках значительно выше по сравнению со онкологически здоровыми лицами [20]. Кроме того, эти параметры повышены при поздних стадиях рака [20]. ИГХ и иммунофлуоресцентный анализ образцов опухолей яичника показали, что сниженное соотношение M1(HLA-DR+ или iNOS+)/M2(CD163+ или VEGF+) и повышенная плотность COX-2+ макрофагов являются предикторами плохой выживаемости [21]. Кроме того, ОАМ при РЯ экспрессируют ингибитор активации Т-клеток B7-H4 [22]. Важно, что подавление активности B7-H4 восстанавливало способность макрофагов стимулировать Т-клетки и способствовало регрессии опухоли *in vivo* [22].

Инфильтрация CD163+ ОАМ коррелирует с более высокой экспрессией белка ZEB1, который является индуктором эпителиально-мезенхимального перехода (ЭМП) [23]. Экспрессия ZEB1 обнаружена в ОАМ, а количество ZEB1+ макрофагов коррелирует с более низкой выживаемостью и более высокой экспрессией хемокинового рецептора CCR2 и матриксной металлопротеиназы MMP9 у пациентов с РЯ [23]. ИГХ-исследование образцов пациентов с РЯ показало, что инфильтрация CD68+ ОАМ и экспрессия ядерного негистонового белка амфотерина (HMGB1) тесно коррелируют с метастазированием в лимфатические узлы и плохой выживаемостью. ОАМ, выделенные из асцита пациентов с РЯ, усиливали лимфангиогенез на модели *in vitro*, индуцируя пролиферацию и миграцию эндотелиальных клеток лимфатических сосудов [24]. Микроматричный анализ показал высокий уровень гена инсулиноподобного фактора роста 1 (IGF1) в ОАМ пациентов с РЯ по сравнению с недифференцированными миелоидными клетками. *In vitro* установлено, что IGF1-позитивные ОАМ усиливают пролиферацию и миграцию опухолевых клеток яичника [25].

Таким образом, основным параметром, связанным с прогнозом РЯ, служит не общее количество макрофагов, а соотношение M1/M2 макрофагов. Преобладание макрофагов M1 связано с благоприятным исходом

заболевания, в то время как большая доля М2 макрофагов, а также других субпопуляций (СОХ-2+, В7-Н4+, IGF1+ и т.д.) коррелирует с низкими показателями ОВ и ВБП.

Асцитические макрофаги

Большинство злокачественных опухолей метастазирует, используя лимфатический и/или гематогенный пути, в то время как при РЯ опухолевые клетки преимущественно распространяются через перитонеальную жидкость [26]. Такой вариант метастазирования называется имплантационным. Начиная со второй стадии развития опухоли, у пациентов с РЯ наблюдается патологическое скопление асцитической жидкости [27].

Асцитическая жидкость накапливается в результате увеличения площади поперечного сечения микрососудов, выстилающих брюшную полость. Опухолевые клетки активно секретируют фактор роста эндотелия сосудов (VEGF) и цитокины IL-6 и IL-8, что приводит к повышенной проницаемости капилляров для различных белков, факторов роста и жидкости. Высокая концентрация общего белка в асцитической жидкости уменьшает разницу между перитонеальным, онкотическим и плазматическим давлениями, что направляет поток жидкости в брюшную полость [28, 29]. Кроме того, опухолевые клетки, воздействуя на лимфатические сосуды, приводят к их обструкции, что влечет за собой нарушение процесса реабсорбции избыточной жидкости, увеличение вязкости и изменение направления тока лимфы [26, 30, 31].

В состав асцитической жидкости входят клеточные элементы и продукты их метаболизма: цитокины, хемокины, ростовые факторы. Клеточный компонент асцитической жидкости представлен опухолевыми, стромальными и иммунными клетками [29]. Опухолевые клетки отделяются от первичной опухоли и переходят в асцитическую жидкость.

В асцитической жидкости опухолевые клетки могут быть представлены свободно плавающими одиночными клетками, но зачастую опухолевые клетки, взаимодействуя друг с другом и с окружающей стромой, формируют многоклеточные конгломераты – сфероиды. Тенденция к образованию сфероидов обусловлена тем, что одиночные плавающие клетки подвержены аноикису, частному случаю апоптоза, происходящему в результате нарушения адгезии клеток [32]. В составе сфероидов опухолевые клетки формируют межклеточные связи друг с другом и/или с иммунными/стромальными элементами: макрофагами и фибробластами [33]; тем самым повышается выживаемость опухолевых клеток [34]. Макрофаги и фибробласты зачастую формируют центральную часть сфероида и удерживают опухолевые клетки [13, 35]. Сфероиды являются метастатической единицей рака яичников благодаря высокой инвазивности и устойчивости к химиотерапии [35, 36]. Опухолевые клетки в составе сфероидов претерпевают частичный (ЭМП), необходимый для поддержания структуры сфероида, что важно для выживания, пролиферации и метастазирования при РЯ [36, 37].

Полногеномное секвенирование образцов первичной опухоли и сфероидов, выделенных из асцитической жидкости, выявило наличие трех кластеров, характеризующихся специфическими профилями CNA (абберрации числа копий ДНК) [38]. Первый кластер был представлен клетками первичной опухоли, а второй и третий – опухолевыми сфероидом. Сфероиды второго кластера отличались от третьего тем, что демонстрировали профиль CNA, аналогичный клеткам первичной опухоли. 36,8% однонуклеотидных вариантов (SNV) оказалось одинаковым для клеток первичных опухолей и сфероидов, 35,7% SNV встречалось только в первичных опухолях и 25,7% SNV были свойственны только сфероидом. По мнению авторов исследования, наличие уникальных мутаций в сфероидом объясняется тем, что в ходе клонального развития опухоли первичные клоны клеток могут переходить в асцитическую жидкость и формировать сфероиды или погибать. Таким образом, анализ опухолевых клеток в составе асцитической жидкости может предоставлять информацию о мутационном ландшафте первичной опухоли. Интересно, что опухолевые клетки в асцитической жидкости имеют мутацию p.G12D в протоонкогене *KRAS*, которая связана с приобретением устойчивости к апоптозу и дальнейшей способности к росту и пролиферации [38].

Опухолевые клетки, фибробласты и макрофаги активно секретируют различные цитокины, факторы роста и другие вещества, формируя благоприятную среду как для опухоли, так и для будущих метастазов посредством подготовки преметастатических и метастатических ниш. В этом плане асцитическая жидкость служит средой для переноса данных молекул в другие ткани и органы. Так, преметастатическая ниша формируется в результате активации перитонеальных фибробластов и мезотелиальных клеток фактором роста опухоли $\beta 1$ (TGF- $\beta 1$), фактором роста гепатоцитов (HGF), рост-зависимым онкогеном 1 (GRO-1) и инсулиноподобным фактором роста (IGF-1) [39, 40].

ОАМ – самая многочисленная популяция иммунных клеток в асцитической жидкости. В асцитической жидкости ОАМ чаще всего представлены М2 субпопуляцией, которая характеризуется высокой экспрессией «скавенджер рецепторов» CD163 и CD204, а также иммуносупрессивных факторов (цитокинов IL-10 и IL-18 и хемокинов CCL18 и CCL22). Макрофаги М1 фенотипа экспрессируют цитокины интерферон гамма (IFN- γ) и IL-12. Кроме того, встречаются макрофаги смешанного фенотипа, экспрессирующие CD163 и IL-10, характерные для М2 субпопуляции, а также CD86 и фактор некроза опухоли α (TNF- α), характерные для М1 субпопуляции. ОАМ М2 фенотипа поддерживают рост, метастазирование рака яичников и индуцируют устойчивость к химиотерапии [41, 42].

ОАМ, выделенные из асцитической жидкости пациентов с РЯ, демонстрируют проопухолевые свойства. Так, в составе асцитической жидкости выявлены две субпопуляции макрофагов: М1 (CD14+/CD80+/Glut1+) и М2 (CD14+/CD163+). Преобладание М1 макрофагов связано с хорошим ответом на платиносодержащие препараты и более длительной общей и безре-

цидивной выживаемостью больных РЯ [43]. Транскриптомный анализ ОАМ, выделенных из асцитической жидкости пациентов с РЯ (серозная и светлоклеточная карцинома), выявил две сигнатуры генов: сигнатуру А, характеризующуюся гиперэкспрессией проопухолевых маркеров (CD163, PCOLCE2, IL-6), относящихся к ремоделированию внеклеточного матрикса, и сигнатуру В с низкой экспрессией проонкогенных и иммуносупрессивных маркеров и повышенной регуляцией генов, связанных с сигналингом интерферона [42]. Для пациентов, демонстрирующих сигнатуру А, характерна короткая общая выживаемость, а для больных с сигнатурой В – благоприятный клинический исход [42].

Секвенирование РНК показало, что CD163+ или CD206+ ОАМ, выделенные из асцитической жидкости пациентов с HGSOC, имеют повышенную экспрессию проопухолевых факторов роста и цитокинов, например, лиганда хемокина 18 (CCL18), фактора стволовых клеток (KITLG или SCF), семафорина 6В (SEMA6B), белка S100B, фактора роста эндотелия сосудов В (VEGFB), и медиаторов, подавляющих опухолевый рост, в частности, хемокинов CXCL10 и CXCL11, интерлейкина 15 (IL-15), цитокинов 10 и 14 семейства фактора некроза опухоли (TNFSF10 и TNFSF14) [44]. Повышенная экспрессия белков, участвующих в ремоделировании внеклеточного матрикса (ADAMTS2, CTSB, FBLN5) и факторов комплемента (C1QC и CR1L), также была обнаружена в ОАМ, экспрессирующих CD163 или CD206. ОАМ из асцитической жидкости также продуцируют хемокины CCL5, CXCL8, CCL18, CXCL2, CXCL3 и антагонист рецептора интерлейкина 1 (IL1RN), действуя как аттрактанты для рекрутирования новых моноцитов/макрофагов [44].

С помощью секвенирования РНК единичных клеток показано, что в асцитической жидкости пациентов с HGSOC транскриптомный профиль макрофагов представлен соотношением M1 макрофагов, высоко экспрессирующих гены рецептора интерферона γ (*IFNGR1*), *CD36*, РНК-геликазы *DDX5* и антигена ядерной дифференцировки миелоидных клеток (*MNDA*), и M2 макрофагов, экспрессирующих гены воспалительного фактора аллотрансплантата-1 (*AIF1*) и домена иммуноглобулина (*VISG4*). Также авторы исследования обнаружили, что неадьювантная химиотерапия способствует смещению макрофагального фенотипа с M1 в сторону M2, что, возможно, индуцирует химиорезистентность при РЯ. Однако транскриптомный профиль ОАМ под воздействием неoadьювантной химиотерапии не изучался [45].

Макрофаги в асцитической жидкости находятся как в виде единичных клеток [37], так и в составе опухолевых сфероидов, формируя центр сфероида. В составе сфероидов макрофаги в основном представлены M2 субпопуляцией [46]. Белки, продуцируемые макрофагами, защищают опухолевые клетки от аноикиса, участвуют в подготовке преметастатических и метастатических ниш, а также поддерживают пролиферацию опухолевых клеток [46–48]. Результаты проточной цитометрии, проведенной спустя восемь недель после введения опухолевых клеток в перитонеальную по-

лость мышей, показали повышенное содержание F4/80+, CD11b+ и CD68+ макрофагов в перитонеальной жидкости, экспрессирующих маркеры M2 макрофагов (CD163, CD206 и CX3CR1) [13].

Доказана ключевая роль макрофагов в формировании опухолевых сфероидов и, следовательно, в развитии устойчивости к химиотерапии и метастазированию. Анализ асцитической жидкости пациентов с РЯ выявил наличие крупных сфероидов, состоящих из EGFR+ опухолевых клеток и EGF+ макрофагов, расположенных в центре, что объясняет возможный способ формирования сфероидов [13]. Рецептор эпидермального фактора роста EGFR усиливает рост, инвазию и метастазирование опухолей [49]. В асцитической жидкости эпидермальный фактор роста (EGF), секретируемый макрофагами, индуцирует миграцию EGFR+ опухолевых клеток. EGF способствует адгезии EGFR+ опухолевых клеток к макрофагам посредством взаимодействия молекул клеточной адгезии ICAM1 и интегрина $\alpha\text{M}\beta 2$. Применение эрлотиниба, противоопухолевого препарата, блокирующего активность тирозинкиназы рецептора EGF, снижает количество ОАМ и ингибирует формирование сфероидов *in vivo* [13]. Также известен другой механизм образования сфероидов [50].

Хемокин CCL18, продуцируемый макрофагами, индуцирует экспрессию белка ZEB1 в опухолевых клетках, приводящему к запуску ЭМП, и стимулирует секрецию макрофагального колониестимулирующего фактора (M-CSF). В эксперименте *in vivo* опухолевые сфероиды с гиперэкспрессией ZEB1 и наличием ОАМ демонстрировали высокую способность к диссеминации, а их наличие существенно снижало выживаемость модельных животных. Подавление ZEB1 нарушало образование сфероидов и снижало метастатический потенциал клеток РЯ [50].

Макрофаги, находящиеся в опухолевом микроокружении, служат основным источником проангиогенных факторов и принимают участие в регуляции ангиогенеза посредством влияния на функциональное состояние эндотелиальных клеток [51].

Так, способность влиять на функционал клеток эндотелия показана для CD33+CD68+MHCII-CD206+ M2 макрофагов, выделенных из асцитической жидкости пациентов, и MHCII-M2 макрофагов, полученных из асцитической жидкости мышей с раком яичников. При этом механизм действия независим от главного проангиогенного фактора VEGF, а опосредован рецептором колониестимулирующего фактора 1 (CSF1R) [52]. Исследования на мышиных моделях показали, что проницаемость и межклеточные связи эндотелиальных клеток брюшной полости опосредованы киназой 1, являющейся регулятором апоптоза (ASK1).

В результате изменений через межклеточные соединения эндотелиальных клеток осуществляется активная трансмиграция макрофагов в перитонеальную полость. Как оказалось, ASK1 принимает участие и в формировании сфероидов в асцитической жидкости [53]. В модели *in vivo* дефицит ASK1 приводил к уменьшению количества CD68+ макрофагов в составе сфероидов, но при этом общее количество ОАМ оставалось неизмен-

ным. Это наблюдение свидетельствует о том, что ASK1 играет важную роль в формировании сфероидов, содержащих ОАМ, и в перитонеальном метастазировании РЯ [53].

Как уже упоминалось ранее, асцитическая жидкость содержит различные растворимые факторы, источниками которых служат ОАМ, опухолевые клетки и стромальные элементы.

Эти факторы принимают активное участие в прогрессировании РЯ [13, 50, 54]. В результате транскриптомного анализа выявлено несколько сигнальных молекул, обеспечивающих взаимодействие опухолевых клеток и ОАМ в асцитической жидкости пациентов с HGSOС: цитокины, индуцирующие STAT3 сигналинг (IL-10, IL-6, LIF), трансформирующий фактор роста TGFβ1, экспрессирующийся ОАМ, ген *WNT7A*, продуцируемый опухолевыми клетками, гены, кодирующие белки семейства S100, хемокины, эфрины и их рецепторы.

По сравнению с опухолевыми клетками в ОАМ асцитической жидкости обнаружена высокая экспрессия IL-10, TGFβ1, S100A8, S100A9 и IL10RA [55]. Помимо TGFβ1, ОАМ асцитической жидкости продуцируют тенасцин С (TNC) и фибронектин (FN1), которые стимулируют миграцию опухолевых клеток [33].

На миграцию опухолевых клеток также влияет высокая экспрессия макрофагами фактора иммуносупрессии CCL18 [56, 57]. Уровень экспрессии CCL18 в асцитической жидкости при РЯ значительно превышает таковой в перитонеальной жидкости при доброкачественных гинекологических новообразованиях. Исследование *in vitro* показало, что культивирование клеточных линий CaOV3 и OVCAR3 в присутствии асцитической жидкости, содержащей CCL18, повышает миграцию опухолевых клеток. Активность миграции положительно зависела от концентрации CCL18 в растворе [58].

Наличие сфероидов с высоким содержанием CD68+ макрофагов (>14,5%) коррелирует с низкой пятилетней выживаемостью больных РЯ [13]. Интересно, что макрофаги асцитической жидкости и макрофаги, находящиеся в опухолевой ткани, имеют некоторые различия [40, 59]. В асцитической жидкости макрофаги экспрессируют эктонуклеотидазы CD39 и CD73, тогда как тканевые макрофаги демонстрируют низкий уровень экспрессии CD39 и вовсе не экспрессируют CD73. Эктонуклеотидазы CD39 и CD73 превращают свободный внеклеточный АТФ в аденозин, который выполняет функцию хемокина для моноцитов [59].

Таким образом, макрофаги являются одним из ключевых компонентов в асцитическом микроокружении опухоли яичника. ОАМ активно секретируют в окружающее пространство множество молекул (таблица), которые стимулируют прогрессирование опухоли и индуцируют резистентность к терапии.

**Ключевые факторы, продуцируемые ОАМ в асцитической жидкости,
и их роль в прогрессировании рака яичников**
[Key factors produced by TAMs in ascitic fluid and their role in the progression of ovarian cancer]

Фактор [Factor]	Функция [Function]	Ссылка [Reference]
CCL18	Увеличивает миграцию опухолевых клеток, участвует в образовании сфероидов [Induces migration of tumor cells, spheroid formation]	[56–58]
EGF, ASK1	Активируют образование сфероидов [Spheroid formation]	[49, 53]
IGF1	Усиливает пролиферацию и миграцию опухолевых клеток [Induces proliferation of tumor cells]	[25]
HMGB1	Усиливает лимфогенное метастазирование [Induces lymphatic metastasis]	[24]
IL-10, IL-18	Факторы иммуносупрессии [Immunosuppressive factor]	[41,42]
CXCL10, CXCL11	Подавляют опухолевый рост [Suppressors of tumor growth]	[44]
CXCL2, CXCL3	Привлекают моноциты/макрофаги [Monocyte/macrophage recruiting]	[44]
ADAMTS2, CTSB, FBLN5	Ремоделируют внеклеточный матрикс [Extracellular matrix remodeling]	[44]
TGFβ1, IL-10, IL-6, LIF	Активируют STAT3 сигналинг [Activate STAT3 signaling]	[55]
TNC, FN1	Увеличивают миграцию опухолевых клеток [Induces migration of tumor cells]	[33]

Примечание. CCL18 – хемокиновый лиганд 18 с мотивом C-C; EGF – эпидермальный фактор роста; ASK1 – киназа 1, регулирующая сигнал апоптоза; IGF1 – инсулиноподобный фактор роста 1; HMGB1 – белок группы высокой подвижности B1; IL-10 – интерлейкин 10; IL-18 – интерлейкин 18; CXCL10 - хемокиновый лиганд 10 с мотивом C-X-C; CXCL11 – хемокиновый лиганд 11 с мотивом C-X-C; CXCL2 – хемокиновый лиганд 2 с мотивом C-X-C; CXCL3 – хемокиновый лиганд 3 с мотивом C-X-C; ADAMTS2 – дезинтегрин и металлопротеаза с мотивом 2 тромбоспондина типа 1; CTSB – катепсин B; FBLN5 – фибулин 5; TGFβ1 – трансформирующий фактор роста β1; IL-6 – интерлейкин 6; LIF – фактор ингибирования лейкемии; TNC – тенасцин C; FN1 – фибронектин 1.

[Note. CCL18 - C-C Motif Chemokine Ligand 18; EGF - Epidermal Growth Factor; ASK1 - Apoptosis Signal-regulating Kinase 1; IGF1 - Insulin-like Growth Factor 1; HMGB1 - High-Mobility Group protein B1; IL-10 - interleukin 10; IL-18 - interleukin 18; CXCL10 - C-X-C motif chemokine ligand 10; CXCL11 - C-X-C motif chemokine ligand 11; CXCL2 - C-X-C motif chemokine ligand 2; CXCL3 - C-X-C motif chemokine ligand 3; ADAMTS2 - A Disintegrin And Metalloprotease with Thrombospondin Type 1 Motif 2; CTSB - Cathepsin B; FBLN5 - Fibulin 5; TGFβ1 - Transforming Growth Factor β1; IL-6 - interleukin 6; LIF - Leukemia Inhibitory Factor; TNC - Tenascin C; FN1 - Fibronectin 1].

Заключение

Таким образом, ОАМ являются одними из ключевых игроков в развитии и прогрессировании рака яичников посредством взаимодействия с опухолевыми клетками как в первичной опухоли, так и в асцитической

жидкости, и стимулирования миграции, инвазии, образования преметастатических/метастатических ниш, химиорезистентности и иммуносупрессии. В связи с чем важно обратить пристальное внимание на изучение фенотипического разнообразия макрофагов, которое также отражает их функциональную активность. Понимание взаимодействий ОАМ с опухолевыми клетками позволит разработать стратегии таргетинга макрофагов. В прогрессировании РЯ межклеточные взаимодействия занимают центральное место, так как именно они обеспечивают активное имплантационное метастазирование. Поиск новых мишеней на основе ОАМ позволит разработать принципиально новые терапевтические подходы. Кроме того, разработка эффективных маркеров прогноза течения заболевания и предсказания эффективности химиотерапии позволит рационализировать терапию на основе учета риска метастазирования и рецидивирования РЯ.

Список источников

1. Bray F., Ferlay J., Soerjomataram I., Siegel R.L., Torre L.A., Jemal A. Global cancer statistics 2018: GLOBOCAN estimates of incidence and mortality worldwide for 36 cancers in 185 countries // *CA: A Cancer Journal for Clinicians*. 2018. Vol. 68, № 6. PP. 394–424. doi: [10.3322/caac.21492](https://doi.org/10.3322/caac.21492)
2. Злокачественные новообразования в России в 2020 году (Заболеваемость и смертность) / под ред. А.Д. Каприна, В.В. Старинского, А.О. Шахзадовой. М. : МНИОИ им. П.А. Герцена – филиал ФГБУ «НМИЦ радиологии» Минздрава России, 2021. 252 с.
3. Ефимова О.А., Сафонова М.А. Эпидемиология рака яичников на ранних стадиях // *Acta Medica Eurasica*. 2018. № 4.
4. Спиридонова Н.В., Демура А.А., Щукин В.Ю. Оценка сопутствующей гинекологической патологии в группе пациенток репродуктивного возраста с опухолями и опухолевидными образованиями яичников // *Медицинский алфавит*. 2020. № 16. С. 10–14. doi: [10.33667/2078-5631-2020-16-10-14](https://doi.org/10.33667/2078-5631-2020-16-10-14)
5. Momenimovahed Z., Tiznobaik A., Taheri S., Salehiniya H. Ovarian cancer in the world: epidemiology and risk factors // *International Journal of Women's Health*. 2019. Vol. 11. PP. 287–299. doi: [10.2147/IJWH.S197604](https://doi.org/10.2147/IJWH.S197604)
6. Narod S. Can advanced-stage ovarian cancer be cured? // *Nature Reviews Clinical Oncology*. 2016. Vol. 13, № 4. PP. 255–261. doi: [10.1038/nrclinonc.2015.224](https://doi.org/10.1038/nrclinonc.2015.224)
7. Matulonis U.A., Sood A.K., Fallowfield L., Howitt B.E., Sehouli J., Karlan B.Y. Ovarian cancer // *Nature Reviews Disease Primers*. 2016. № 2. A. 16061. doi: [10.1038/nrdp.2016.61](https://doi.org/10.1038/nrdp.2016.61)
8. Reid B.M., Permuth J.B., Sellers T.A. Epidemiology of ovarian cancer: a review // *Cancer Biology & Medicine*. 2017. Vol. 14, № 1. PP. 9–32. doi: [10.20892/j.issn.2095-3941.2016.0084](https://doi.org/10.20892/j.issn.2095-3941.2016.0084)
9. Baci D., Bosi A., Gallazzi M., Rizzi M., Noonan D.M., Poggi A., Bruno A., Mortara L. The ovarian cancer tumor immune microenvironment (TIME) as target for therapy: a focus on innate immunity cells as therapeutic effectors // *International Journal of Molecular Sciences*. 2020. Vol. 21, № 9. A. 3125. doi: [10.3390/ijms21093125](https://doi.org/10.3390/ijms21093125)
10. Henderson J.T., Webber E.M., Sawaya G.F. Screening for ovarian cancer updated evidence report and systematic review for the US preventive services task force // *Journal of the American Medical Association*. 2018. Vol. 319, № 6. PP. 595–606. doi: [10.1001/jama.2017.21421](https://doi.org/10.1001/jama.2017.21421)
11. Osborn G., Stavaka C., Adams R., Sayasneh A., Ghosh S., Montes A., Lacy K.E., Kristeleit R., Spicer J., Josephs D.H., Arnold J.N., Karagiannis S.N. Macrophages in ovarian

- cancer and their interactions with monoclonal antibody therapies // *Clinical and Experimental Immunology*. 2021. uxab020. doi: [10.1093/cei/uxab020](https://doi.org/10.1093/cei/uxab020)
12. Larionova I., Tuguzbaeva G., Ponomaryova A., Stakheyeva M., Cherdyntseva N., Pavlov V., Choinzonov E., Kzhyshkowska J. Tumor-associated macrophages in human breast, colorectal, lung, ovarian and prostate cancers // *Frontiers in Oncology*. 2020. № 10. A. 566511. doi: [10.3389/fonc.2020.566511](https://doi.org/10.3389/fonc.2020.566511)
 13. Yin M., Li X., Tan S., Zhou H.J., Ji W., Bellone S., Xu X., Zhang H., Santin A.D., Lou G., Min W. Tumor-associated macrophages drive spheroid formation during early transcoelomic metastasis of ovarian cancer // *The Journal of Clinical Investigation*. 2016. Vol. 126, № 11. PP. 4157–4173. doi: [10.1172/JCI87252](https://doi.org/10.1172/JCI87252)
 14. Monfort A., Owen S., Piskorz A.M., Supernat A., Moore L., Al-Khalidi S., Bohm S., Pharoah P., McDermott J., Balkwill F.R., Brenton J.D. Combining measures of immune infiltration shows additive effect on survival prediction in high-grade serous ovarian carcinoma // *British Journal of Cancer*. 2020. № 122. PP. 1803–1810. doi: [10.1038/s41416-020-0822-x](https://doi.org/10.1038/s41416-020-0822-x)
 15. Zhang M., He Y., Sun X., Li Q., Wang W., Zhao A., Di W. A high M1/M2 ratio of tumor-associated macrophages is associated with extended survival in ovarian cancer patients // *Journal of Ovarian Research*. 2014. № 7. A. 19. doi: [10.1186/1757-2215-7-19](https://doi.org/10.1186/1757-2215-7-19)
 16. Yuan X., Zhang J., Li D., Mao Y., Mo Y., Du W., Ma X. Prognostic significance of tumor-associated macrophages in ovarian cancer: a meta-analysis // *Gynecologic Oncology*. 2017. Vol. 147. № 1. PP. 181–187. doi: [10.1016/j.ygyno.2017.07.007](https://doi.org/10.1016/j.ygyno.2017.07.007)
 17. Lan C., Huang X., Suxia L., Huang H., Cai Q., Wan T., Lu J., Liu J. Expression of M2-polarized macrophages is associated with poor prognosis for advanced epithelial ovarian cancer // *Technology in Cancer Research & Treatment*. 2013. Vol. 12, № 3. PP. 259–267. doi: [10.7785/tert.2012.500312](https://doi.org/10.7785/tert.2012.500312)
 18. Maccio A., Gramignano G., Cherchi M.C., Tanca L., Melis L., Madeddu C. Role of M1-polarized tumor-associated macrophages in the prognosis of advanced ovarian cancer patients // *Scientific Reports*. 2020. № 10. A. 6096. doi: [10.1038/s41598-020-63276-1](https://doi.org/10.1038/s41598-020-63276-1)
 19. Page C., Marineau A., Bonza P.K., Rahimi K., Cyr L., Labouba I., Madore J., Delvoye N., Mes-Masson A.-M., Provencher D.M., Cailhier J.-F. BTN3A2 expression in epithelial ovarian cancer is associated with higher tumor infiltrating T cells and a better prognosis // *PLoS One*. 2012. Vol. 7, № 6. e38541. doi: [10.1371/journal.pone.0038541](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038541)
 20. Qu Q.-X., Quin H., Shen Y., Zhu Y.-B., Zhang X.-G. The increase of circulating PD-L1-expressing CD68(+) macrophage in ovarian cancer // *Tumor Biology*. 2016. № 37. PP. 5031–5037. doi: [10.1007/s13277-015-4066-y](https://doi.org/10.1007/s13277-015-4066-y)
 21. He Y.-F., Zhang M.-Y., Wu X., Sun X.-J., Xu T., He Q.-Z., Di W. High MUC2 expression in ovarian cancer is inversely associated with the M1/M2 ratio of tumor-associated macrophages and patient survival time // *PLoS One*. 2018. Vol. 8, № 12. e79769. doi: [10.1371/journal.pone.0079769](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079769)
 22. Kryczek I., Zou L., Rodriguez P., Zhu G., Wei S., Mottram P., Brumlik M., Cheng P., Curiel T., Myers L., Lackner A., Alvarez X., Ochoa A., Chen L., Zou W. B7-H4 expression identifies a novel suppressive macrophage population in human ovarian carcinoma // *Journal of Experimental Medicine*. 2006. Vol. 203, № 4. PP. 871–881. doi: [10.1084/jem.20050930](https://doi.org/10.1084/jem.20050930)
 23. Cortes M., Sanchez-Moral L., Barrios O., Fernandez-Acenero M., Martinez-Campanario M.C., Esteve-Codia A., Darling D.S., Gyorffy B., Lawrence T., Dean D.C., Postigo A. Tumor-associated macrophages (TAMs) depend on ZEB1 for their cancer-promoting roles // *European Molecular Biology Organization Journal*. 2017. № 36. PP. 3336–3355. doi: [10.15252/embj.201797345](https://doi.org/10.15252/embj.201797345)
 24. Zhang W., Tian J., Hao Q. HMGB1 combining with tumor-associated macrophages enhanced lymphangiogenesis in human epithelial ovarian cancer // *Tumour Biology*. 2014. № 35. PP. 2175–2186. doi: [10.1007/s13277-013-1288-8](https://doi.org/10.1007/s13277-013-1288-8)
 25. Liu L., Wang X., Li X., Wu X., Tang M., Wang X. Upregulation of IGF1 by tumor-associated macrophages promotes the proliferation and migration of epithelial ovarian

- cancer cells // *Oncology Reports*. 2018. Vol. 39, № 2. PP. 818–826. doi: [10.3892/or.2017.6148](https://doi.org/10.3892/or.2017.6148)
26. Yeung T.-L., Leung C.S., Yip K.-P., Au Yeung C.L., Wong S.T.C., Mok S.C. Cellular and molecular processes in ovarian cancer metastasis. A review in the theme: cell and molecular processes in cancer metastasis // *The American Journal of Physiology*. 2015. Vol. 309, № 7. PP. 444–C456. doi: [10.1152/ajpcell.00188.2015](https://doi.org/10.1152/ajpcell.00188.2015)
 27. Huang L.-L., Xia H.H.-X., Zhu S.-L. Ascitic fluid analysis in the differential diagnosis of ascites: focus on cirrhotic ascites // *Journal of Clinical and Translational Hepatology*. 2014. Vol. 2, № 1. PP. 58–64. doi: [10.14218/JCTH.2013.00010](https://doi.org/10.14218/JCTH.2013.00010)
 28. Виллерт А.Б., Коломиец Л.А., Юнусова Н.В., Иванова А.А. Асцит как предмет исследований при раке яичников // *Сибирский онкологический журнал*. 2019. № 18 (1). С. 116–123. doi: [10.21294/1814-4861-2019-18-1-116-123](https://doi.org/10.21294/1814-4861-2019-18-1-116-123)
 29. Rickard B.P., Conrad C., Sorrin A.J., Ruhi M.K., Reader J.C., Huang S.A., Franco W., Scarcelli G., Polacheck W.J., Roque D.M., Carmen M.G., Huang H.-C., Demirci U., Rizvi I. Malignant ascites in ovarian cancer: cellular, acellular, and biophysical determinants of molecular characteristics and therapy response // *Cancers (Basel)*. 2021. Vol. 13, № 17. A. 4318. doi: [10.3390/cancers13174318](https://doi.org/10.3390/cancers13174318)
 30. Feki A., Berardi P., Bellingan G., Major A., Krause K.-H., Petignat P., Zehra R., Perwaiz S., Irminger-Finger I. Dissemination of intraperitoneal ovarian cancer: discussion of mechanisms and demonstration of lymphatic spreading in ovarian cancer model // *Critical Reviews in Oncology/Hematology*. 2009. Vol. 72, № 1. PP. 1–9. doi: [10.1016/j.critrevonc.2008.12.003](https://doi.org/10.1016/j.critrevonc.2008.12.003)
 31. Kipps E., Tan D.S.P., Kaye S.B. Meeting the challenge of ascites in ovarian cancer: new avenues for therapy and research // *Nature Reviews Cancer*. 2013. № 13. PP. 273–282. doi: [10.1038/nrc3432](https://doi.org/10.1038/nrc3432)
 32. Gilmore A.P. Anoikis // *Cell Death and Differentiation*. 2005. № 12. PP. 1473–1477. doi: [10.1038/sj.cdd.4401723](https://doi.org/10.1038/sj.cdd.4401723)
 33. Steitz A.M., Steffes A., Finkernagel F., Unger A., Sommerfeld L., Jansen J.M., Wagner U., Graumann J., Müller R., Reinartz S. Tumor-associated macrophages promote ovarian cancer cell migration by secreting transforming growth factor beta induced (TGFB1) and tenascin C // *Cell Death & Disease*. 2020. № 11. A. 249. doi: [10.1038/s41419-020-2438-8](https://doi.org/10.1038/s41419-020-2438-8)
 34. Motohara T., Masuda K., Morotti M., Zheng Y., El-Sahhar S., Chong K.Y., Wietek N., Alsaadi A., Karaminejadranjbar M., Hu Z., Artibani M., Gonzalez L.S., Katabuchi H., Saya H., Ahmd A.A. An evolving story of the metastatic voyage of ovarian cancer cells: cellular and molecular orchestration of the adipose-rich metastatic microenvironment // *Oncogene*. 2019. № 38. PP. 2885–2898. doi: [10.1038/s41388-018-0637-x](https://doi.org/10.1038/s41388-018-0637-x)
 35. Gao Q., Yang Z., Xu S., Li X., Yang X., Jin P., Liu Y., Zhou X., Zhang T., Gong C., Wei X., Liu D., Sun C., Chen G., Hu J., Meng L., Zhou J., Sawada K., Fruscio R., Grunt T.W., Wischhusen J., Varga-Hernandez V.M., Pothuri B., Coleman R. Heterotypic CAF-tumor spheroids promote early peritoneal metastasis of ovarian cancer // *Journal of Experimental Medicine*. 2019. Vol. 216, № 3. PP. 688–703. doi: [10.1084/jem.20180765](https://doi.org/10.1084/jem.20180765)
 36. Winter S.J., Miller H.A., Steinbach-Rankins J.M. Multicellular ovarian cancer model for evaluation of nanovector delivery in ascites and metastatic environments // *Pharmaceutics*. 2021. Vol. 13, № 11. A. 1891. doi: [10.3390/pharmaceutics13111891](https://doi.org/10.3390/pharmaceutics13111891)
 37. Capellero S., Enriquez J., Battistini C., Porporato R., Scotto G., Borella F., Di Renzo M.F., Valabrega G., Olivero M. Ovarian cancer cells in ascites form aggregates that display a hybrid epithelial-mesenchymal phenotype and allows survival and proliferation of metastasizing cells // *The International Journal of Molecular Sciences*. 2022. Vol. 23, № 2. A. 833. doi: [10.3390/ijms23020833](https://doi.org/10.3390/ijms23020833)
 38. Kim S., Kim S., Kim J., Kim B., Kim S.I., Kim M., Kwon S., Song Y.S. Evaluating tumor evolution via genomic profiling of individual tumor spheroids in a malignant ascites // *Scientific Reports*. 2018. Vol. 8. A. 12724. doi: [10.1038/s41598-018-31097-y](https://doi.org/10.1038/s41598-018-31097-y)

39. Uruski P., Mikula-Pietrasik J., Pakula M., Budkiewicz S., Drzewiecki M., Gaiday A.N., Wierzowiecka M., Naumowicz E., Moszyński R., Tykarski A., Ksiazek K. Malignant ascites promote adhesion of ovarian cancer cells to peritoneal mesothelium and fibroblasts // The International Journal of Molecular Sciences. 2021. Vol. 22, № 8. A. 4222. doi: [0.3390/ijms22084222](https://doi.org/10.3390/ijms22084222)
40. Wang J., Liu C., Chang X., Qi Y., Zhu Z., Yang X. Fibrosis of mesothelial cell-induced peritoneal implantation of ovarian cancer cells // Cancer Management and Research. 2018. Vol. 10. PP. 6641–6647. doi: [10.2147/CMAR.S183043](https://doi.org/10.2147/CMAR.S183043)
41. Worzfeld T., Pogge von Strandmann E., Huber M., Adhikary T., Wagner U., Reinartz S., Müller R. The unique molecular and cellular microenvironment of ovarian cancer // Frontiers in Oncology. 2017. № 7. P. 24. doi: [10.3389/fonc.2017.00024](https://doi.org/10.3389/fonc.2017.00024)
42. Adhikary T., Wortmann A., Finkernagel F., Lieber S., Nist A., Stiewe T., Wagner U., Müller-Brüsselbach S., Reinartz S., Müller R. Interferon signaling in ascites-associated macrophages is linked to a favorable clinical outcome in a subgroup of ovarian carcinoma patients // BMC Genomics. 2017. № 18. A. 243. doi: [10.1186/s12864-017-3630-9](https://doi.org/10.1186/s12864-017-3630-9)
43. Macciò A., Gramignano G., Cherchi M.C., Tanca L., Melis L., Madeddu C. Role of M1-polarized tumor-associated macrophages in the prognosis of advanced ovarian cancer patients // Scientific Reports. 2020. № 10. A. 6096. doi: [10.1038/s41598-020-63276-1](https://doi.org/10.1038/s41598-020-63276-1)
44. Worzfeld T., Finkernagel F., Reinartz S., Konzer A., Adhikary T., Nist A., Stiewe T., Wagner U., Looso M., Graumann J., Muller R. Proteotranscriptomics reveal signaling networks in the ovarian cancer microenvironment // Molecular & Cellular Proteomics. 2018. Vol. 17, № 2. PP. 270–289. doi: [10.1074/mcp.RA117.000400](https://doi.org/10.1074/mcp.RA117.000400)
45. Izar B., Tirosh I., Stover E.H., Wakiro I., Cuoco M.S., Alter I., Rodman C., Leeson R., Su M.J., Shah P., Iwanicki M., Walker S.R., Kanodia A., Melms J.C., Mei S., Lin J.-R., Porter C.B.M., Slyper M., Waldman J., Jerby-Arnon L., Ashenberg O., Brinker T.J., Mills C., Rogava M., Vigneau S., Sorger P.K., Garraway L.A., Constantinopoulos P.A., Liu J.B., Matulonis U., Johnson B.E., Rozenblatt-Rosen O., Rotem A., Regev A. A single-cell landscape of high-grade serous ovarian cancer // Journal of Natural Medicines. 2020. № 26. PP. 1271–1279. doi: [10.1038/s41591-020-0926-0](https://doi.org/10.1038/s41591-020-0926-0)
46. Takaishi K., Komohara Y., Tashiro H., Ohtake H., Nakagawa T., Katabuchi H., Takeya M. Involvement of M2-polarized macrophages in the ascites from advanced epithelial ovarian carcinoma in tumor progression via STAT3 activation // Cancer Science. 2010. Vol. 101, № 10. PP. 2128–2136. doi: [10.1111/j.1349-7006.2010.01652.x](https://doi.org/10.1111/j.1349-7006.2010.01652.x)
47. Cavazzoni E., Bugiantella W., Graziosi L., Franceschini M.S., Donini A. Malignant ascites: pathophysiology and treatment // The International Journal of Clinical Oncology. 2013. № 18. PP. 1–9. doi: [10.1007/s10147-012-0396-6](https://doi.org/10.1007/s10147-012-0396-6)
48. Yin M., Shen J., Yu S., Fei J., Zhu X., Zhao J., Zhai L., Sadhukhan A., Zhou J. Tumor-associated macrophages (TAMs): a critical activator in ovarian cancer metastasis // OncoTargets and Therapy. 2019. Vol. 12. PP. 8687–8699. doi: [10.2147/OTT.S216355](https://doi.org/10.2147/OTT.S216355)
49. Sigismund S., Avanzato D., Lanzetti L. Emerging functions of the EGFR in cancer // Molecular Oncology. 2018. Vol. 12, № 1. PP. 3–20. doi: [10.1002/1878-0261.12155](https://doi.org/10.1002/1878-0261.12155)
50. Long L., Hu Y., Long T., Lu X., Tuo Y., Li Y., Ke Z. Tumor-associated macrophages induced spheroid formation by CCL18-ZEB1-M-CSF feedback loop to promote transcoelomic metastasis of ovarian cancer // The Journal for ImmunoTherapy of Cancer. 2021. Vol. 9, № 12. e003973. doi: [10.1136/jitc-2021-003973](https://doi.org/10.1136/jitc-2021-003973)
51. Larionova I., Kazakova E., Gerashchenko T., Kzhyshkowska J. New angiogenic regulators produced by TAMs: perspective for targeting tumor angiogenesis // Cancers (Basel). 2021. Vol. 13, № 13. A. 3253. doi: [10.3390/cancers13133253](https://doi.org/10.3390/cancers13133253)
52. Moughon D.L., He H., Schokrpur S., Jiang Z.K., Yaqoob M., David J., Lin C., Iruela-Arispe M.L., Dorigo O., Wu L. Macrophage blockade using CSF1R inhibitors reverses the vascular leakage underlying malignant ascites in late-stage epithelial ovarian cancer // Cancer Research. 2015. Vol. 75, № 22. PP. 4742–4752. doi: [10.1158/0008-5472.CAN-14-3373](https://doi.org/10.1158/0008-5472.CAN-14-3373)
53. Yin M., Zhou H.J., Zhang J., Lin C., Li H., Li X., Li Y., Zhang H., Breckenridge D.G., Ji W., Min W. ASK1-dependent endothelial cell activation is critical in ovarian cancer

- growth and metastasis // *Journal of Clinical Investigation insight*. 2017. Vol. 2, № 18. e91828. doi: [10.1172/jci.insight.91828](https://doi.org/10.1172/jci.insight.91828)
54. Duluc D., Delneste Y., Tan F., Moles M.-P., Grimaud L., Lenoir J., Preisser L., Anegon I., Catala L., Ifrah N., Descamps P., Gamelin E., Gascan H., Hebbbar M., Jeannin P. Tumor-associated leukemia inhibitory factor and IL-6 skew monocyte differentiation into tumor-associated macrophage-like cells // *Blood*. 2007. Vol. 110, № 13. PP. 4319–4330. doi: [10.1182/blood-2007-02-072587](https://doi.org/10.1182/blood-2007-02-072587)
 55. Reinartz S., Finkernagel F., Adhikary T., Rohnalter V., Schumann T., Schober Y., Nockher W.A., Nist A., Stiewe T., Jansen J.M., Wagner U., Muller-Brusselbach S., Muller R. A transcriptome-based global map of signaling pathways in the ovarian cancer microenvironment associated with clinical outcome // *Genome Biology and Evolution*. 2016. № 17. A. 108. doi: [10.1186/s13059-016-0956-6](https://doi.org/10.1186/s13059-016-0956-6)
 56. Schutyser E., Struyf S., Proost P., Opdenakker G., Laureys G., Verhasselt B., Peperstraete L., Van de Putte I., Sacconi A., Allavena P., Mantovani A., Damme J.V. Identification of biologically active chemokine isoforms from ascitic fluid and elevated levels of CCL18/pulmonary and activation-regulated chemokine in ovarian carcinoma // *The Journal of Biological Chemistry*. 2002. Vol. 277, № 27. PP. 24584–24593. doi: [10.1074/jbc.M112275200](https://doi.org/10.1074/jbc.M112275200)
 57. Korbecki J., Olbromski M., Dzięgiel P. CCL18 in the Progression of Cancer // *The International Journal of Molecular Sciences*. 2020. Vol. 21, № 21. A. 7955. doi: [10.3390/ijms21217955](https://doi.org/10.3390/ijms21217955)
 58. Lane D., Matte I., Laplante C., Garde-Granger P., Carignan A., Bessette P., Rancourt C., Piché A. CCL18 from ascites promotes ovarian cancer cell migration through proline-rich tyrosine kinase 2 signaling // *Molecular Cancer*. 2016. № 15. A. 58. doi: [10.1186/s12943-016-0542-2](https://doi.org/10.1186/s12943-016-0542-2)
 59. Montalbán del Barrio I., Penski C., Schlahs L., Stein R.G., Diessner J., Wöckel A., Dietl J., Lutz M.B., Mittelbronn M., Wischhusen J., Hausler S.F.M. Adenosine-generating ovarian cancer cells attract myeloid cells which differentiate into adenosine-generating tumor associated macrophages – a self-amplifying, CD39- and CD73-dependent mechanism for tumor immune escape // *Journal for ImmunoTherapy of Cancer*. 2016. Vol. 4, № 1. A. 49. doi: [10.1186/s40425-016-0154-9](https://doi.org/10.1186/s40425-016-0154-9)

References

1. Bray F, Ferlay J, Soerjomataram I, Siegel RL, Torre LA, Jemal A. Global cancer statistics 2018: GLOBOCAN estimates of incidence and mortality worldwide for 36 cancers in 185 countries. *CA Cancer J Clin*. 2018;68(6):394-424. doi: [10.3322/caac.21492](https://doi.org/10.3322/caac.21492)
2. *Zlokachestvennye novoobrazovaniya v Rossii v 2020 godu (Zabolevaemost' i smertnost')* [Malignant neoplasms in Russia in 2020 (morbidity and mortality)]. Kaprin AD, Starinskiy VV and Shakhzadova AO, editors. Moscow: MNIOI im. P.A.Gertsena – filial FGBU «NMTs radiologii» Minzdruva Rossii; 2021. 252 p. In Russian
3. Efimova O, Safonova M. Epidemiology of ovarian cancer in early stages. *Acta Medica Eurasica*. 2018;4:9-18. In Russian, English Summary
4. Spiridonova NV, Demura AA, Shchukin VYu. Otsenka sopotstvuyushchey ginekologicheskoy patologii v gruppe patsientok reproduktivnogo vozrasta s opukholyami i opukholevidnymi obrazovaniyami yaichnikov [Evaluation of concomitant gynecological pathology in the group of patients of reproductive age with tumors and tumor-like formations of the ovaries]. *Meditinskiy Alfavit*. 2020;16:10-14. In Russian
5. Momenimovahed Z, Tiznobaik A, Taheri S, Salehiniya H. Ovarian cancer in the world: epidemiology and risk factors. *Int J Womens Health*. 2019;30(11):287-299. doi: [10.2147/IJWH.S197604](https://doi.org/10.2147/IJWH.S197604)
6. Narod S. Can advanced-stage ovarian cancer be cured? *Nat Rev Clin Oncol*. 2016;13(4):255-61. doi: [10.1038/nrclinonc.2015.224](https://doi.org/10.1038/nrclinonc.2015.224)
7. Matulonis UA, Sood AK, Fallowfield L, Howitt BE, Sehouli J, Karlan BY. Ovarian cancer. *Nat Rev Dis Primers*. 2016; 2:16061 doi: [10.1038/nrdp.2016.61](https://doi.org/10.1038/nrdp.2016.61)

8. Reid BM, Permuth JB, Sellers TA. Epidemiology of ovarian cancer: a review. *Cancer Biol Med.* 2017;14(1):9-32. doi: [10.20892/j.issn.2095-3941.2016.0084](https://doi.org/10.20892/j.issn.2095-3941.2016.0084)
9. Baci D, Bosi A, Gallazzi M, et al. The ovarian cancer tumor immune microenvironment (TIME) as target for therapy: a focus on innate immunity cells as therapeutic effectors. *Int J Mol Sci.* 2020;21(9):3125. doi: [10.3390/ijms21093125](https://doi.org/10.3390/ijms21093125)
10. Henderson JT, Webber EM, Sawaya GF. Screening for ovarian cancer: updated evidence report and systematic review for the US preventive services task force. *JAMA.* 2018;319(6):595-606. doi: [10.1001/jama.2017.21421](https://doi.org/10.1001/jama.2017.21421)
11. Osborn G, Stavraka C, Adams R, et al. Macrophages in ovarian cancer and their interactions with monoclonal antibody therapies. *Clin Exp Immunol.* 2021;uxab020. doi: [10.1093/cei/uxab020](https://doi.org/10.1093/cei/uxab020)
12. Larionova I, Tuguzbaeva G, Ponomaryova A, Stakheyeva M, Cherdyntseva N, Pavlov V, Choinzonov E, Kzhyshkowska J. Tumor-associated macrophages in human breast, colorectal, lung, ovarian and prostate cancers. *Front Oncol.* 2020;10:566511. doi: [10.3389/fonc.2020.566511](https://doi.org/10.3389/fonc.2020.566511)
13. Yin M, Li X, Tan S, Zhou HJ, Ji W, Bellone S, Xu X, Zhang H, Santin AD, Lou G, Min W. Tumor-associated macrophages drive spheroid formation during early transcoelomic metastasis of ovarian cancer. *J Clin Invest.* 2016;126(11):4157-4173. doi: [10.1172/JCI87252](https://doi.org/10.1172/JCI87252)
14. Montfort A, Owen S, Piskorz AM, Supernat A, Moore L, Al-Khalidi S, Böhm S, Pharoah P, McDermott J, Balkwill FR, Brenton JD. Combining measures of immune infiltration shows additive effect on survival prediction in high-grade serous ovarian carcinoma. *Br J Cancer.* 2020;122(12):1803-1810. doi: [10.1038/s41416-020-0822-x](https://doi.org/10.1038/s41416-020-0822-x)
15. Zhang M, He Y, Sun X, Li Q, Wang W, Zhao A, Di W. A high M1/M2 ratio of tumor-associated macrophages is associated with extended survival in ovarian cancer patients. *J Ovarian Res.* 2014;7:19. doi: [10.1186/1757-2215-7-19](https://doi.org/10.1186/1757-2215-7-19)
16. Yuan X, Zhang J, Li D, Mao Y, Mo F, Du W, Ma X. Prognostic significance of tumor-associated macrophages in ovarian cancer: A meta-analysis. *Gynecol Oncol.* 2017;147(1):181-187. doi: [10.1016/j.ygyno.2017.07.007](https://doi.org/10.1016/j.ygyno.2017.07.007)
17. Lan C, Huang X, Lin S, Huang H, Cai Q, Wan T, Lu J, Liu J. Expression of M2-polarized macrophages is associated with poor prognosis for advanced epithelial ovarian cancer. *Technol Cancer Res Treat.* 2012;12(3):259-67. doi: [10.7785/tcrt.2012.500312](https://doi.org/10.7785/tcrt.2012.500312)
18. Macciò A, Gramignano G, Cherchi MC, Tanca L, Melis L, Madeddu C. Role of M1-polarized tumor-associated macrophages in the prognosis of advanced ovarian cancer patients. *Sci Rep.* 2020;10(1):6096. doi: [10.1038/s41598-020-63276-1](https://doi.org/10.1038/s41598-020-63276-1)
19. Le Page C, Marineau A, Bonza PK, Rahimi K, Cyr L, Labouba I, Madore J, Delvoe N, Mes-Masson AM, Provencher DM, Cailhier JF. BTN3A2 expression in epithelial ovarian cancer is associated with higher tumor infiltrating T cells and a better prognosis. *PLoS One.* 2012;7(6):e38541. doi: [10.1371/journal.pone.0038541](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038541)
20. Qu QX, Huang Q, Shen Y, Zhu YB, Zhang XG. The increase of circulating PD-L1-expressing CD68(+) macrophage in ovarian cancer. *Tumour Biol.* 2016;37(4):5031-7. doi: [10.1007/s13277-015-4066-y](https://doi.org/10.1007/s13277-015-4066-y)
21. He YF, Zhang MY, Wu X, Sun XJ, Xu T, He QZ, Di W. High MUC2 expression in ovarian cancer is inversely associated with the M1/M2 ratio of tumor-associated macrophages and patient survival time. *PLoS One.* 2013;8(12):e79769. doi: [10.1371/journal.pone.0079769](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079769)
22. Kryczek I, Zou L, Rodriguez P, Zhu G, Wei S, Mottram P, Brumlik M, Cheng P, Curiel T, Myers L, Lackner A, Alvarez X, Ochoa A, Chen L, Zou W. B7-H4 expression identifies a novel suppressive macrophage population in human ovarian carcinoma. *J Exp Med.* 2006;203(4):871-81. doi: [10.1084/jem.20050930](https://doi.org/10.1084/jem.20050930)
23. Cortes M, Sanchez-Moral L, Barrios O, Fernandez-Acenero M, Martinez-Campanario MC, Esteve-Codia A, Darling DS, Gyorffy B, Lawrence T, Dean DC, Postigo A. Tumor-associated macrophages (TAMs) depend on ZEB1 for their cancer-promoting roles. *The EMBO Journal.* 2017;36:3336-3355. doi: [10.15252/embj.201797345](https://doi.org/10.15252/embj.201797345)

24. Zhang W, Tian J, Hao Q. HMGB1 combining with tumor-associated macrophages enhanced lymphangiogenesis in human epithelial ovarian cancer. *Tumour Biol.* 2014 Mar;35(3):2175-86. doi: [10.1007/s13277-013-1288-8](https://doi.org/10.1007/s13277-013-1288-8)
25. Liu L, Wang X, Li X, Wu X, Tang M, Wang X. Upregulation of IGF1 by tumor-associated macrophages promotes the proliferation and migration of epithelial ovarian cancer cells. *Oncol Rep.* 2018;39(2):818-826. doi: [10.3892/or.2017.6148](https://doi.org/10.3892/or.2017.6148)
26. Yeung TL, Leung CS, Yip KP, Au Yeung CL, Wong ST, Mok SC. Cellular and molecular processes in ovarian cancer metastasis. A review in the theme: cell and molecular processes in cancer metastasis. *Am J Physiol Cell Physiol.* 2015;309(7):444-56. doi: [10.1152/ajpcell.00188.2015](https://doi.org/10.1152/ajpcell.00188.2015)
27. Huang LL, Xia HH, Zhu SL. Ascitic Fluid Analysis in the Differential Diagnosis of Ascites: Focus on Cirrhotic Ascites. *J Clin Transl Hepatol.* 2014;2(1):58-64. doi: [10.14218/JCTH.2013.00010](https://doi.org/10.14218/JCTH.2013.00010)
28. Villert AB, Kolomiets LA, Yunusova NV, Ivanova AA. Ascites as a subject of studies in ovarian cancer. *Siberian journal of oncology.* 2019;18(1):116-123. doi: [10.21294/1814-4861-2019-18-1-116-123](https://doi.org/10.21294/1814-4861-2019-18-1-116-123) In Russian
29. Feki A, Berardi P, Bellingan G, Major A, Krause KH, Petignat P, Zehra R, Pervaiz S, Irminger-Finger I. Dissemination of intraperitoneal ovarian cancer: Discussion of mechanisms and demonstration of lymphatic spreading in ovarian cancer model. *Critical Reviews in Oncology/Hematology.* 2009;72(1):1-9. doi: [10.1016/j.critrevonc.2008.12.003](https://doi.org/10.1016/j.critrevonc.2008.12.003)
30. Kipps E, Tan DS, Kaye SB. Meeting the challenge of ascites in ovarian cancer: new avenues for therapy and research. *Nature Reviews. Cancer.* 2013;13(4):273-82. doi: [10.1038/nrc3432](https://doi.org/10.1038/nrc3432)
31. Gilmore AP, Anoikis. *Cell Death and Differentiation.* 2005;12 Suppl 2:1473-7. doi: [10.1038/sj.cdd.4401723](https://doi.org/10.1038/sj.cdd.4401723)
32. Steitz AM, Steffes A, Finkernagel F, Unger A, Sommerfeld L, Jansen JM, Wagner U, Graumann J, Müller R, Reinartz S. Tumor-associated macrophages promote ovarian cancer cell migration by secreting transforming growth factor beta induced (TGFB1) and tenascin C. *Cell Death and Disease.* 2020;11(4):249. doi: [10.1038/s41419-020-2438-8](https://doi.org/10.1038/s41419-020-2438-8)
33. Motohara T, Masuda K, Morotti M, Zheng Y, El-Sahhar S, Chong KY, Wietek N, Alsaadi A, Karaminejadranjbar M, Hu Z, Artibani M, Gonzalez LS, Katabuchi H, Saya H, Ahmed AA. An evolving story of the metastatic voyage of ovarian cancer cells: cellular and molecular orchestration of the adipose-rich metastatic microenvironment. *Oncogene.* 2019;38(16):2885-2898. doi: [10.1038/s41388-018-0637-x](https://doi.org/10.1038/s41388-018-0637-x)
34. Gao Q, Yang Z, Xu S, Li X, Yang X, Jin P, Liu Y, Zhou X, Zhang T, Gong C, Wei X, Liu D, Sun C, Chen G, Hu J, Meng L, Zhou J, Sawada K, Fruscio R, Grunt TW, Wischhusen J, Vargas-Hernández VM, Pothuri B, Coleman RL. Heterotypic CAF-tumor spheroids promote early peritoneal metastasis of ovarian cancer. *The Journal of Experimental Medicine.* 2019;216(3):688-703. doi: [10.1084/jem.20180765](https://doi.org/10.1084/jem.20180765)
35. Winter SJ, Miller HA, Steinbach-Rankins JM. Multicellular Ovarian Cancer Model for Evaluation of Nanovector Delivery in Ascites and Metastatic Environments. *Pharmaceutics.* 2021;13(11):1891. doi: [10.3390/pharmaceutics13111891](https://doi.org/10.3390/pharmaceutics13111891)
36. Capellero S, Erriquez J, Battistini C, Porporato R, Scotto G, Borella F, Di Renzo MF, Valabrega G, Olivero M. Ovarian Cancer Cells in Ascites Form Aggregates That Display a Hybrid Epithelial-Mesenchymal Phenotype and Allows Survival and Proliferation of Metastasizing Cells. *International Journal of Molecular Sciences.* 2022;23(2):833. doi: [10.3390/ijms23020833](https://doi.org/10.3390/ijms23020833)
37. Wang J, Liu C, Chang X, Qi Y, Zhu Z, Yang X. Fibrosis of mesothelial cell-induced peritoneal implantation of ovarian cancer cells. *Cancer Management and Research.* 2018;10:6641-6647. doi: [10.2147/CMAR.S183043](https://doi.org/10.2147/CMAR.S183043)
38. Kim S, Kim S, Kim J, Kim B, Kim SI, Kim M, Kwon S, Song YS. Evaluating tumor evolution via genomic profiling of individual tumor spheroids in a malignant ascites. *Scientific Reports.* 2018;8:12724. doi: [10.1038/s41598-018-31097-y](https://doi.org/10.1038/s41598-018-31097-y)

39. Uruski P, Mikula-Pietrasik J, Pakula M, Budkiewicz S, Drzewiecki M, Gaiday AN, Wierzowiecka M, Naumowicz E, Moszyński R, Tykarski A, Książek K. Malignant Ascites Promote Adhesion of Ovarian Cancer Cells to Peritoneal Mesothelium and Fibroblasts. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021;22(8):4222. doi: [10.3390/ijms22084222](https://doi.org/10.3390/ijms22084222)
40. Worzfeld T, Pogge von Strandmann E, Huber M, Adhikary T, Wagner U, Reinartz S, Müller R. The Unique Molecular and Cellular Microenvironment of Ovarian Cancer. *Frontiers in Oncology*. 2017;7:24. doi: [10.3389/fonc.2017.00024](https://doi.org/10.3389/fonc.2017.00024)
41. Adhikary T, Wortmann A, Finkernagel F, Lieber S, Nist A, Stiewe T, Wagner U, Müller-Brüsselbach S, Reinartz S, Müller R. Interferon signaling in ascites-associated macrophages is linked to a favorable clinical outcome in a subgroup of ovarian carcinoma patients. *BMC Genomics*. 2017;18(1):243. doi: [10.1186/s12864-017-3630-9](https://doi.org/10.1186/s12864-017-3630-9)
42. Macciò A, Gramignano G, Cherchi MC, Tanca L, Melis L, Madeddu C. Role of M1-polarized tumor-associated macrophages in the prognosis of advanced ovarian cancer patients. *Scientific Reports*. 2020;10(1):6096. doi: [10.1038/s41598-020-63276-1](https://doi.org/10.1038/s41598-020-63276-1)
43. Worzfeld T, Finkernagel F, Reinartz S, Konzer A, Adhikary T, Nist A, Stiewe T, Wagner U, Looso M, Graumann J, Müller R. Proteotranscriptomics Reveal Signaling Networks in the Ovarian Cancer Microenvironment. *Molecular & Cellular Proteomics*. 2018;17(2):270-289. doi: [10.1074/mcp.RA117.000400](https://doi.org/10.1074/mcp.RA117.000400)
44. Izar B, Tirosh I, Stover EH, Wakiro I, Cuoco MS, Alter I, Rodman C, Leeson R, Su MJ, Shah P, Iwanicki M, Walker SR, Kanodia A, Melms JC, Mei S, Lin JR, Porter CBM, Slyper M, Waldman J, Jerby-Aron L, Ashenberg O, Brinker TJ, Mills C, Rogava M, Vigneau S, Sorger PK, Garraway LA, Konstantinopoulos PA, Liu JF, Matulonis U, Johnson BE, Rozenblatt-Rosen O, Rotem A, Regev A. A single-cell landscape of high-grade serous ovarian cancer. *Nature Medicine*. 2020;26(8):1271-1279. doi: [10.1038/s41591-020-0926-0](https://doi.org/10.1038/s41591-020-0926-0)
45. Takaishi K, Komohara Y, Tashiro H, Ohtake H, Nakagawa T, Katabuchi H, Takeya M. Involvement of M2-polarized macrophages in the ascites from advanced epithelial ovarian carcinoma in tumor progression via Stat3 activation. *Cancer Science*. 2010;101(10):2128-36. doi: [10.1111/j.1349-7006.2010.01652.x](https://doi.org/10.1111/j.1349-7006.2010.01652.x)
46. Cavazzoni E, Bugiantella W, Graziosi L, Franceschini MS, Donini A. Malignant ascites: pathophysiology and treatment. *The International Journal of Clinical Oncology*. 2013;18(1):1-9. doi: [10.1007/s10147-012-0396-6](https://doi.org/10.1007/s10147-012-0396-6)
47. Yin M, Shen J, Yu S, Fei J, Zhu X, Zhao J, Zhai L, Sadhukhan A, Zhou J. Tumor-Associated Macrophages (TAMs): A Critical Activator In Ovarian Cancer Metastasis. *OncoTargets and Therapy*. 2019;12:8687-8699. doi: [10.2147/OTT.S216355](https://doi.org/10.2147/OTT.S216355)
48. Sigismund S, Avanzato D, Lanzetti L. Emerging functions of the EGFR in cancer. *Molecular Oncology*. 2018;12(1):3-20. doi: [10.1002/1878-0261.12155](https://doi.org/10.1002/1878-0261.12155)
49. Long L, Hu Y, Long T, Lu X, Tuo Y, Li Y, Ke Z. Tumor-associated macrophages induced spheroid formation by CCL18-ZEB1-M-CSF feedback loop to promote transcoelomic metastasis of ovarian cancer. *The Journal for ImmunoTherapy of Cancer*. 2021;9(12):e003973. doi: [10.1136/jitc-2021-003973](https://doi.org/10.1136/jitc-2021-003973)
50. Larionova I, Kazakova E, Gerashchenko T, Kzhyshkowska J. New Angiogenic Regulators Produced by TAMs: Perspective for Targeting Tumor Angiogenesis. *Cancers (Basel)*. 2021;13(13):3253. doi: [10.3390/cancers13133253](https://doi.org/10.3390/cancers13133253)
51. Moughon DL, He H, Schokrpur S, Jiang ZK, Yaqoob M, David J, Lin C, Iruela-Arispe ML, Dorigo O, Wu L. Macrophage Blockade Using CSF1R Inhibitors Reverses the Vascular Leakage Underlying Malignant Ascites in Late-Stage Epithelial Ovarian Cancer. *Cancer Research*. 2015;75(22):4742-52. doi: [10.1158/0008-5472.CAN-14-3373](https://doi.org/10.1158/0008-5472.CAN-14-3373)
52. Yin M, Zhou HJ, Zhang J, Lin C, Li H, Li X, Li Y, Zhang H, Breckenridge DG, Ji W, Min W. ASK1-dependent endothelial cell activation is critical in ovarian cancer growth and metastasis. *Journal of Clinical Investigation insight*. 2017;2(18):e91828. doi: [10.1172/jci.insight.91828](https://doi.org/10.1172/jci.insight.91828)
53. Duluc D, Delneste Y, Tan F, Moles MP, Grimaud L, Lenoir J, Preisser L, Anegon I, Catala L, Ifrah N, Descamps P, Gamelin E, Gascan H, Hebbar M, Jeannin P. Tumor-

- associated leukemia inhibitory factor and IL-6 skew monocyte differentiation into tumor-associated macrophage-like cells. *Blood*. 2007;110(13):4319-30. doi: [10.1182/blood-2007-02-072587](https://doi.org/10.1182/blood-2007-02-072587)
54. Reinartz S, Finkernagel F, Adhikary T, Rohnalter V, Schumann T, Schober Y, Nockher WA, Nist A, Stiewe T, Jansen JM, Wagner U, Müller-Brüsselbach S, Müller R. A transcriptome-based global map of signaling pathways in the ovarian cancer microenvironment associated with clinical outcome. *Genome Biology and Evolution*. 2016;17(1):108. doi: [10.1186/s13059-016-0956-6](https://doi.org/10.1186/s13059-016-0956-6)
55. Schutyser E, Struyf S, Proost P, Opdenakker G, Laureys G, Verhasselt B, Peperstraete L, Van de Putte I, Saccani A, Allavena P, Mantovani A, Van Damme J. Identification of biologically active chemokine isoforms from ascitic fluid and elevated levels of CCL18/pulmonary and activation-regulated chemokine in ovarian carcinoma. *The Journal of Biological Chemistry*. 2002;277(27):24584-93. doi: [10.1074/jbc.M112275200](https://doi.org/10.1074/jbc.M112275200)
56. Korbecki J, Olbromski M, Dzięciel P. CCL18 in the Progression of Cancer. *The International Journal of Molecular Sciences*. 2020;21(21):7955. doi: [10.3390/ijms21217955](https://doi.org/10.3390/ijms21217955)
57. Lane D, Matte I, Laplante C, Garde-Granger P, Carignan A, Bessette P, Rancourt C, Piché A. CCL18 from ascites promotes ovarian cancer cell migration through proline-rich tyrosine kinase 2 signaling. *Molecular Cancer*. 2016;15(1):58. doi: [10.1186/s12943-016-0542-2](https://doi.org/10.1186/s12943-016-0542-2)
58. Montalbán Del Barrio I, Penski C, Schlausa L, Stein RG, Diessner J, Wöckel A, Dietl J, Lutz MB, Mittelbronn M, Wischhusen J, Häusler SFM. Adenosine-generating ovarian cancer cells attract myeloid cells which differentiate into adenosine-generating tumor associated macrophages - a self-amplifying, CD39- and CD73-dependent mechanism for tumor immune escape. *Journal for ImmunoTherapy of Cancer*. 2016;4:49. doi: [10.1186/s40425-016-0154-9](https://doi.org/10.1186/s40425-016-0154-9)
59. Rickard BP, Conrad AJ, Sorrin AJ, Ruhi MK, Reader JC, Huang SA, Franco W, Scarcelli G, Polacheck WJ, Roque DM, Del Carmen MG, Huang HC, Demirci U, Rizvi I. Malignant ascites in ovarian cancer: cellular, acellular, and biophysical determinants of molecular characteristics and therapy response. *Cancers (Basel)*. 2021;13(17):4318. doi: [10.3390/cancers13174318](https://doi.org/10.3390/cancers13174318)

Информация об авторах:

Казакова Анна Дмитриевна – магистр автономной магистерской программы «Трансляционные химические и биомедицинские технологии»; лаборант лаборатории трансляционной клеточной и молекулярной биомедицины, Научно-исследовательский институт биологии и биофизики, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-0194-6677>

E-mail: a.kazakova99@mail.ru

Ракина Милица Александровна – магистр автономной магистерской программы «Трансляционные химические и биомедицинские технологии»; лаборант лаборатории трансляционной клеточной и молекулярной биомедицины, Научно-исследовательский институт биологии и биофизики, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-8334-7445>

E-mail: militsarakina@mail.ru

Ларионова Ирина Валерьевна – канд. мед. наук, с.н.с. лаборатории трансляционной клеточной и молекулярной биомедицины, Научно-исследовательский институт биологии и биофизики, Томский государственный университет (Россия, 660050, г. Томск, пр. Ленина, 36); с.н.с. лаборатории биологии опухолевой прогрессии, Научно-исследовательский институт онкологии, Томский национальный исследовательский медицинский центр РАН (Россия, 634009, г. Томск, пер. Кооперативный, 5).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-5758-7330>

E-mail: larionova0903irina@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Kazakova Anna D, Masters Student of “Translational chemical and biomedical technologies” program; Laboratory Assistant, Laboratory of Translational Cellular and Molecular Biomedicine, Tomsk State University, 36 Lenina Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-0194-6677>

E-mail: a.kazakova99@mail.ru

Rakina Militsa A, Masters Student of “Translational chemical and biomedical technologies” program; Laboratory Assistant, Laboratory of Translational Cellular and Molecular Biomedicine, Tomsk State University, 36 Lenina Ave., Tomsk 634050, Tomsk, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-8334-7445>

E-mail: militsarakina@mail.ru

Larionova Irina V, Cand. Sci. (Medicine), Senior Researcher, Laboratory of Translational Cellular and Molecular Biomedicine, Tomsk State University, 36 Lenina Ave., Tomsk 634050, Russian Federation; Senior Researcher, Laboratory of Cancer Progression Biology, Cancer Research Institute, Tomsk National Research Medical Center, Russian Academy of Sciences, 5 Kooperativny Str., Tomsk 634009, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-5758-7330>

E-mail: larionova0903irina@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Поступила в редакцию 15.02.2022 г.; повторно 25.04.2022 г.;
принята 27.04.2022 г.; опубликована 20.05.2022 г.*

*Received 15 February 2022; Revised 25 April 2022;
Accepted 27 April 2022; Published 20 May 2022.*

ЭКОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 597.551.2-1.05.03(262.54)

doi: 10.17223/19988591/57/7

Физиолого-биохимические адаптационные показатели азовской тарани *Rutilus rutilus* (L.) на разных этапах жизненного цикла

Светлана Григорьевна Сергеева¹, Леонид Анатольевич Бугаев²,
Анна Владимировна Войкина³, Марина Анатольевна Цыбульская⁴

^{1, 2, 3, 4} Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии, Азово-Черноморский филиал, Ростов-на-Дону, Россия

¹ sgs1301@yandex.ru, <http://orcid.org/0000-0001-5685-8709>

² bugaev_l_a@azniirkh.ru, <http://orcid.org/0000-0002-4440-0845>

³ voykina_a_v@azniirkh.ru, <http://orcid.org/0000-0001-8953-8154>

⁴ tsybulskaya_m_a@azniirkh.ru, <http://orcid.org/0000-0002-0134-0934>

Аннотация. Обобщены результаты многолетних исследований по изучению ряда показателей, используемых для оценки физиологического состояния популяции азовской тарани *Rutilus rutilus* (L., 1758). Определены среднемноголетние значения и референсный диапазон изменений, так называемый «коридор нормы», содержания влаги, белка и общих липидов в тканях и органах тарани, белка, холестерина и липидов, веществ, характеризующих трофическую составляющую крови. Показано, что многие из этих показателей имеют определенную сезонную динамику и зависят от пола рыб и стадии зрелости гонад. Результаты исследований состояния азовской тарани на основании изучения ее биохимического статуса позволили определить физиологическую норму для этого объекта в современных условиях. Снижение жирности мышц (< 3%) и печени (<8%) в преднерестовый период сказывается на обеспечении нормального процесса созревания рыб и в дальнейшем благополучного хода эмбриогенеза. Содержание белка в мышцах тарани – достаточно стабильный показатель, оптимальные значения его составляют 130–170 мг/г. В сыворотке крови уровень белка ниже 30 г/л, холестерина ниже 2,6 ммоль/л (100 мг%), липидов ниже 0,50 г/л является сигналом неблагоприятных условий обитания. Оптимальные значения содержания белка в зрелой икре самок тарани находятся в интервале 150–250 мг/г, а жира – не менее 7–8%.

Ключевые слова: тарань *Rutilus rutilus*, жизненный цикл, белок, влага, липиды, холестерин, гонады, стадия зрелости

Для цитирования: Сергеева С.Г., Бугаев Л.А., Войкина А.В., Цыбульская М.А. Физиолого-биохимические адаптационные показатели азовской тарани *Rutilus rutilus* (L.) на разных этапах жизненного цикла // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 57. С. 131–157. doi: 10.17223/19988591/57/7

Original article

doi: 10.17223/19988591/57/7

**Physiological and biochemical adaptation indicators of the Azov sea roach
Rutilus rutilus (L.) at various stages of its life cycle**

**Svetlana G. Sergeeva¹, Leonid A. Bugaev², Anna V. Voykina³,
Marina A. Tsybul'skaya⁴**

^{1, 2, 4} Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
Azov-Black Sea Branch, Rostov-on-Don, Russian Federation

¹ sgs1301@yandex.ru, <http://orcid.org/0000-0001-5685-8709>

² bugaev_1_a@azniirkh.ru, <http://orcid.org/0000-0002-4440-0845>

³ voykina_a_v@azniirkh.ru, <http://orcid.org/0000-0001-8953-8154>

⁴ tsybul'skaya_m_a@azniirkh.ru, <http://orcid.org/0000-0002-0134-0934>

Summary. The roach, inhabiting the Azov Sea, is a semi-anadromous form of the species *Rutilus rutilus* (L., 1758) that holds major commercial importance. This study has been aimed at the investigation of long-term dynamics exhibited by some characteristics of metabolic activity in roach.

The samples for various stages of its life cycle, including spawning, fattening, and wintering states, have been collected during sea trips, through catches of coastal stationary seines in various areas of the Azov Sea, and upon the breeders approaching to the spawning and rearing farms (hatcheries) of the Azov-Kuban Region. Around 3000 matured roach individuals aged 3-5 years have been investigated. Average long-term and reference intervals have been established, which limited 80% of the sample; the content of moisture, protein and total lipids in the tissues and organs of roach, as well as protein, cholesterol and lipids in blood, and the elements indicating its trophic quality has been identified. Table 1 shows the results obtained for determining the content of protein and lipids in gonads, liver and muscles, protein, cholesterol and lipids in blood serum. The data are presented in the form of a mean and a mean error ($M \pm m_M$).

We found out that the investigated characteristics have high variability showing seasonal dynamics and associated with metabolic features of fish individuals with the gonad differing in maturity. During the fattening season that covers the end of spring, summer and autumn, the synthesis of lipids and protein and their deposition in muscle tissue and liver is taking place, their content in blood serum increases, and after this, a relatively fast gonadogenesis begins. Wintering starts with the developed reproductive products at the 4th maturity stage in females and at the 3rd–4th maturity stage in males. After winter depletion of depot fat used for maintaining catabolism and formative processes, their further reduction ensues. After spawning, content of these elements drops to their minimum. In female gonads, in the course of oocyte maturation from the 2nd to the 4th maturity stage, considerable accumulation of fat and protein takes place. Protein content in muscles is normally maintained at a constant level. The dynamics of the studied indicators is shown in Figures 2-8.

Results of the investigation of the physiological status of the Azov Sea roach have made it possible to determine a physiological norm for this fish species for the present time. The fat content varies by season from 5.7 to 10.2% in muscles, and from 10.2 to 50.4% in liver. Its decrease during pre-spawning (down to less than 3% in muscles and less than 8 % in liver) affects the normal course of fish maturation and, later on, interferes with successful embryogenesis. The protein content in roach muscles is relatively stable; its optimal values lie within the range 130-170 mg/L. The protein content in muscles that is lower than 100 mg/g is considered critical. Optimal values of the protein content in ripe eggs of roach females range between 150 and 250 mg/g, and for the fat content they are no lower than 7-8%. High content of protein

(58-100 g/L), lipids (2.0-3.8 g/L) and cholesterol (5.9-15.9 mmol/L) is recorded in blood serum during fattening; in the pre-spawning season, their amount decreases. Total protein content in the blood serum of roach females being higher than 80 g/L during the pre-spawning season indicates the beginning of resorption processes in reproductive products, which is supported by the data collected during histological surveys. The content of protein lower than 30 g/L, of lipids lower than 0.50 g/L, and cholesterol lower than 2.6 mmol/L is indicative of emaciation in fish, and attests to the unfavorable environment.

The paper contains 8 Figures, 1 Table and 61 References.

Keywords: Azov roach *Rutilus rutilus*, life cycle, protein, moisture, lipids, cholesterol, gonads, maturity stage

For citation: Sergeeva SG, Bugaev LA, Voykina AV, Tsybul'skaya MA. Physiological and biochemical adaptation indicators of the Azov sea roach *Rutilus rutilus* (L.) at various stages of its life cycle. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;57:131-157. doi: 10.17223/19988591/57/7

Введение

Каждый период жизненного цикла рыб характеризуется специфическими особенностями метаболизма, без которых невозможно нормальное осуществление жизненных процессов в популяции [1]. Метаболические процессы являются одним из инструментов реализации адаптационных возможностей организма на абиотические (температура, гидрохимические особенности водоема) и биотические (качество и доступность кормовой базы, наличие тех или иных инвазий) факторы среды. Наиболее распространенными биохимическими тестами функционального состояния рыб в аспекте реализации адаптационного потенциала особи на разных этапах цикла являются определения таких биологических параметров, как содержание влаги, белка и липидов в тканях и органах. Биологическая ценность и информативность этих показателей подтверждены большим количеством теоретических и экспериментальных работ [2–6]. Достаточно информативными являются и индексы жизненно важных органов рыб, динамика которых порой зависит от зрелости гонад и сезонных изменений метаболизма [7].

Для диагностики состояния организма особую важность приобретает знание нормы, диапазона значений исследуемых показателей, характеризующих эту «норму», позволяющих нормальному протеканию всех жизненно важных процессов организма, связанных с репродукцией и поддержанием жизнеспособности организма в изменяющихся условиях среды [8, 9].

Тарань представляет собой полупроходную форму плотвы *Rutilus rutilus* (L, 1758), которая эволюционно возникла в условиях относительно пресного Азовского моря. Это важный промысловый вид Азовского моря, основные нерестилища тарани находятся в Азово-Кубанском и Азово-Донском районах. Распространение азовской популяции тарани в морской части ареала неравномерно и зависит от солености воды и продуктивности кормовых площадей [10]. В настоящее время ареал тарани занимает прибрежную зону восточной и северо-восточной части Азовского

моря. Распределение тарани в прибрежной зоне моря ограничивается глубинами 4–8 м. Изогалина 11‰ – это верхняя граница оптимальной солёности для тарани. В результате зарегулирования стока Азовского моря в середине 1970-х гг. солёность вод увеличилась до критических значений и составила в среднем 13,8‰. В этот период было отмечено снижение численности и ухудшение качества рыб в популяции азовской тарани [11]. В 1990-е гг. солёность вод менялась от 10,6 до 11‰, т.е. была сопоставимой с величинами, отмечавшимися в годы естественного режима стока рек бассейна [12]. В дальнейшем отмечалось незначительное снижение солёности, к 2006 г. она достигла 9,3‰. Период 2000–2013 гг. характеризовался распреснением Азовского моря до значений, свойственных естественным условиям [13]. С 2013 г. вследствие климатических и антропогенных преобразований материкового стока в Азовское море, особенно стока р. Дон, отмечена тенденция роста этого показателя. В 2018 г. значение среднегодовой солёности незначительно превысило 13,8‰, а в 2020 г. значения этого показателя достигли максимальных значений для периода наблюдений 1960–2019 гг. и составили 14,5‰ [14]. Таким образом, до 2018 г. солёность Азовского моря была на оптимальном для популяции тарани уровне. Все описанные гидрохимические флуктуации оказывали существенное влияние на динамику тарани, так как в значительных пределах изменялась площадь нагульной части ареала как для взрослых особей, так и для молоди. В ответ на снижение благоприятности среды обитания отмечались общее уменьшение размерно-массовых характеристик производителей, идущих на нерест, уменьшение на один год сроков первого созревания особей [15]. Все это находит отражение в изменении показателей метаболизма рыб.

Результаты мониторинга физиологического состояния нерестовой части популяции тарани в разные периоды жизненного цикла, проводимого нами с 1991 г., позволяют определить количественные границы содержания запасных и лабильных веществ в организме рыб, характерные для современного (благополучного для тарани) состояния экосистемы Азовского моря. В дальнейшем такие данные должны учитываться при оценке «нормальности» или «ненормальности» состояния организма в изменяющихся условиях среды [9].

Цель данного исследования – анализ многолетних данных по динамике содержания белка и общих липидов в мышцах, печени и гонадах тарани, общего белка, альбуминов, глобулинов, холестерина и липидов сыворотки крови, индекса печени, определение референсных диапазонов этих показателей.

Материалы и методики исследования

Представленные нами материалы получены за более чем двадцатипятилетний период исследования (с 1991 по 2020 г.) современного состояния популяции азовской тарани. В разные периоды жизненного цикла, включающие нерестовое, нагульное и зимовальное состояние, проводился сбор проб в морских рейсах, из уловов береговых ставников в разных районах

Азовского моря, а также в период подходов производителей к нерестово-выростным хозяйствам (НВХ) Азово-Кубанского района. Ежегодно в каждый сезон для анализа отбирали по 20 самок и 10 самцов. Исследовано более 3 000 половозрелых особей в возрасте 3–5 лет. Сбор материала осуществляли согласно стандартной методике И.Ф. Правдина (1966) [16]. Каждую особь измеряли с точностью до 0,1 см и взвешивали с точностью до 0,05 г. Для определения возраста использовали чешую. По внешнему виду гонад определяли половую принадлежность и стадию зрелости половых продуктов в соответствии со шкалой зрелости, предложенной В.А. Мейен (1940) [17]. Пробы мышц вырезали из большой боковой мышцы тела рыбы выше боковой линии. Кровь собирали из каудальной вены с помощью стерильного пластикового шприца объемом 2 см³, помещали в сухую пластиковую пробирку Эппендорфа (Eppendorf Russia & CIS). Отделение жидкой части (сыворотки) от клеток крови осуществляли методом центрифугирования с использованием центрифуги СМ-12-08 (Россия) в течение 10 мин при 4 500 об/мин. Полученную сыворотку хранили при –18 °С [18]. После забора крови рыбу вскрывали, выделяли печень, взвешивали с точностью до 0,001 г для расчета гепатосоматического индекса ($M_{\text{печени}} / M_{\text{тела}} \times 100$). Затем каждую рыбу осматривали для выявления внешних и внутренних аномалий или поражений.

Определение влаги проведено весовым методом [19]. Для определения массовой доли липидов в образцах ткани осуществляли непрерывную экстракцию по методу Сокслета [19] с использованием полуавтоматического анализатора содержания жиров FA-46 (Bioeuropeak Co., Ltd, China). Метод основан на экстракции жира органическим растворителем (эфир диэтиловый) из сухой навески и последующим определении его массы взвешиванием. Содержание белка в тканях определяли по методике Лоури [20] с использованием бычьего сывороточного альбумина в качестве стандарта.

Сыворотка крови без следов гемолиза использована для определения количества общего белка, альбумина и глобулинов, холестерина и липидов. Анализ состава сыворотки крови проведен с помощью автоматического биохимического анализатора Stat Fax 4500 (Awareness Technology, USA) наборами реагентов компании Абрис+ (Санкт-Петербург, Россия).

Массив данных обрабатывали статистически с использованием *t*-критерия Стьюдента, отличия считались статистически значимыми при $p < 0,05$. Для установления референсных значений использовали интердецильный размах, содержащий в себе центральные 80% наблюдений, т.е. те наблюдения, которые располагаются между 10-м и 90-м процентилями. Для количественной оценки тесноты связи между исследованными показателями использовали коэффициент корреляции *CR*. Данные в таблице и на рисунках представлены в виде средней и ошибки средней ($M \pm m_M$). Статистическая обработка полученных данных и построение графических изображений (гистограммы) осуществлялись с использованием стандартного пакета программ Microsoft Office Excel 2010, StatSoft Statistica 12 for Windows.

Результаты исследования и обсуждение

У тарани в соответствии с периодами жизненного цикла происходят изменения яичников и семенников, которые связаны с присутствием в них определенных комплексов половых клеток, находящихся на разных фазах развития. Стадия II у половозрелых особей начинается после окончания VI стадии (посленерестовый период), т.е. с мая, и продолжается по июнь–июль. Этот процесс может продолжаться до 1,5 месяца. Продолжительность созревания гонад III стадии длится 1–1,5 месяца (до конца августа). Это период активного нагула тарани (летний и осенний нагул). Стадия зрелости IV у самок тарани наступает с октября и продолжается до марта–апреля. Всю зиму яичники находятся в IV стадии зрелости (зимовальный период). Гонады самцов в этот период менее зрелые (стадии III–IV). Ранней весной переход гонад из IV (преднерестовый период) в V стадию совершается быстро, в течение нескольких дней. Затем наступает нерест.

Анализ многолетней динамики физиологических показателей тарани свидетельствует об их высокой зависимости от периода жизненного цикла и, соответственно, от стадий зрелости половых продуктов. Средние величины некоторых показателей и их референсные значения приведены в таблице.

Многолетние данные по физиологическим показателям тарани

в разные периоды цикла

[Long-term data on the physiological parameters of roach
in different periods of the cycle], $M \pm m_M$

Показатель [Indicator]	Летний нагульный период [Summer feeding period]		Осенний нагульный период [Autumn feeding period]		Зимовальный период [Wintering period]		Нерестовый период [Spawning period]	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Липиды гонад [Gonadal lipids], % *	61,3±1,5	56,7±1,	16,1±0,8	41,2±2,8	9,9±0,5	18,5±0,5	8,6±0,4	21,4±0,4
Референсные значения, [The reference values], % *	42–75	40–69	6–30	28–60	6–14	8–27	5–4	9–35
Липиды печени [Liver lipids], % *	50,4±1,3	50,2±1,1	29,3±2,4	33,7±3,2	19,7±3,6	19,9±5,2	10,1±0,5	10,9±0,8
Референсные значения [The reference values], % *	40–61	43–56	20–50	20–55	11–24	10–32	5–16	5–17
Липиды мышц [Muscle lipids], % *	7,1±1,1	9,2±0,8	8,1±0,5	10,2±0,7	6,3±0,4	9,3±0,6	5,7±0,2	6,0±0,4
Референсные значения [The reference values], % *	5–20	5–13	5–12	7–16	4–11	4–14	3,5–11	4–14

Продолжение таблицы [Table (continuade)]

Показатель [Indicator]	Летний нагульный период [Summer feeding period]		Осенний нагульный период [Autumn feeding period]		Зимовальный период [Wintering period]		Нерестовый период [Spawning period]	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Белок гонад, мг/г [Gonadal protein, mg/g]	115±6	64±3	202±7	82±4	217±8	80±5	203±4	84±5
Референсные значения, мг/г [The reference values, mg/g]	65–166	48–104	140–264	59–104	151–284	56–118	131–270	68–121
Белок печени, мг/г [Liver protein, mg/g]	161±6	166±6	156±6	136±8	124±8	149±4	148±3	132±7
Референсные значения, мг/г [The reference values, mg/g]	112–211	127– 206	105–206	92–180	92–136	104–157	104–213	91–173
Белок мышц, мг/г [Muscle protein, mg/g]	154±4	148±7	157±5	161±6	156±5	148±6	142±3	144±4
Референсные значения, мг/г [The reference values, mg/g]	119–189	114– 183	118–195	122–199	111–200	107–189	102–187	100–189
Количество исследованных рыб, экз. [The number of fish studied, pcs.]	360	270	220	180	180	150	530	380
Белок сыворот- ки крови, г/л [Blood serum protein, g/l]	–	–	81,1±5,5	82,0±7,8	–	–	65,7±1,4	63,9±1,9
Референсные значения [The reference values, g/l]	–	–	58,5– 110,0	64,1– 99,7	–	–	45,1– 87,2	36,4– 87,1
Холестерин сыворотки крови [Blood serum cholesterol], mmol/l	–	–	10,7±1,3	13,4±1,4	–	–	9,0±0,5	8,8±0,6
Референсные значения, г/л [The reference values, mmol/l]	–	–	5,9–13,1	10,1– 15,9	–	–	5,4–11,9	4,0–12,1

Показатель [Indicator]	Летний нагульный период [Summer feeding period]		Осенний нагульный период [Autumn feeding period]		Зимовальный период [Wintering period]		Нерестовый период [Spawning period]	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Липиды сыво- ротки крови, г/л [Blood serum lipids, g/l]	–	–	2,2±0,1	2,6±0,0,3	–	–	1,8±0,3	2,0±0,1
Референсные значения, г/л [The reference values, g/l]	–	–	1,8–3,2	2,0–3,8	–	–	0,8–2,4	1,1–2,5
Количество исследованных рыб, экз. [The number of fish studied, pcs.]	–	–	250	180	–	–	320	270

* Содержание жира на сухое вещество [* Fat content per dry substance].

Печень – один из ведущих органов в процессах метаболизма, поэтому кроме показателей обмена мы использовали и такой показатель, как индекс печени. В значительной мере состояние печени определяется экологическим качеством внешней среды, однако эти проблемы в рамках данной статьи не рассматриваются. Важная функция этого органа – синтез и депонирование запасных веществ (белков, липидов, углеводов в виде гликогенов) [2]. Поэтому от количества накопления этих резервных веществ в гепатоцитах зависят и размеры органа. В период нагула у рыб с гонадами II–III стадии зрелости индекс печени максимальный, так как идет активное питание рыб (1,66% у самок и 1,61% у самцов), различия по полу отсутствуют ($p = 0,63$). В конце осеннего периода, когда происходят значительные траты на созревание гонад (IV стадия зрелости у самок и III стадия зрелости у самцов), индекс печени уменьшается до 1,21% у самок и 1,29% у самцов, причем здесь не наблюдалось статистически значимых различий в зависимости от пола ($p = 0,69$). В период зимовки относительные размеры печени минимальные – 1,07% как у самок, так и самцов. Весной перед нерестом отмечается увеличение индекса до 1,36 у самок и 1,39 у самцов, что свидетельствует об активизации деятельности печени (различия по полу отсутствуют, $p = 0,22$). После нереста, когда тарань начинает питаться, относительные размеры печени увеличиваются. Таким образом, изменения этого показателя не зависят от пола, а определяются периодом жизненного цикла, достигая максимального значения в период активного нагула (рис. 1).

Ресурсы, поступающие в организм, идут, с одной стороны, на соматический рост, поддерживающий обмен, и на формирование репродуктивных тканей. Важное место в этом процессе занимают липиды (суммарный жир). У рыб липиды могут находиться в печени, в мышцах, висцеральной

жировой ткани; места хранения, так называемые жировые депо, зависят от вида рыб [21, 22]. Содержание липидов у представителей разных видов рыб значительно изменяется по сезонам [23–26]. Особенности и периодичность липидного обмена в значительной степени определяют характер созревания рыб и время вступления их в процесс нереста [27, 28]. Особенно активно используются липиды на заключительной стадии созревания ооцитов [25], а также в период нерестовых миграций [27, 29].

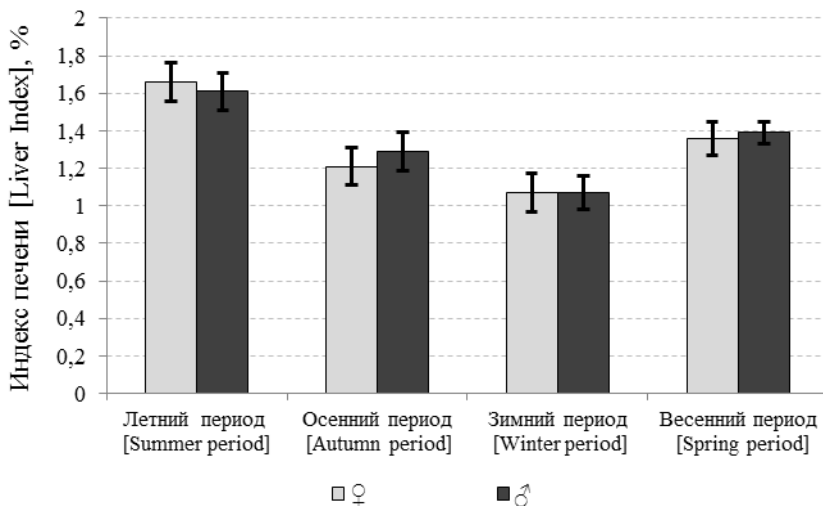


Рис. 1. Индекс печени (%) самок и самцов тарани в разные периоды
[Fig. 1. Liver Index (%) of female and male roach in different periods] ($M \pm m_M$)

Известно, что у особей одного поколения, в организме которых не достигнут определенный уровень содержания резервных органических веществ, ооциты протоплазматического роста (II стадия зрелости) не переходят в период трофоплазматического роста (III стадия зрелости) [30]. При дефиците липидов созревание рыб не только замедляется, в критических ситуациях их половые продукты резорбируются [31–33].

У половозрелой тарани в нагульный период, который охватывает конец весны, лето и осень, происходит интенсивное накопление липидов, и только после этого начинается довольно быстрый гонадогенез. В зиму тарань уходит со сформированными половыми продуктами IV стадии зрелости. Основная часть жировых запасов у тарани сосредоточена в так называемом висцеральном жире, в том числе на поверхности гонад. Жир буквально обволакивает гонады как самок, так и самцов. В нагульный летний период различия в содержании общих липидов в гонадах у самок и самцов невысокие ($p < 0,05$). По многолетним данным, количество липидов гонад достигает у самок 61,3%, у самцов 56,7%. В конце осеннего периода, когда у самок уже сформированы зрелые гонады (IV незавершенная стадия зрелости), содержание общих липидов снижается до 16,1%. У самцов, у которых в этот период гонады III стадии зрелости, их содержание остается еще вы-

соким – 41,1% (различия по полу статистически значимые, $p < 0,0001$). В зимний период содержание общих липидов в гонадах снижается до 9,9% у самок и 18,5% у самцов ($p < 0,0001$). Самое большое падение количества общих липидов отмечается в нерестовый период, когда его запасы у самок истощены (рис. 2). В это время определяется только жир, содержащийся непосредственно в зрелой икре в виде жировой капли (среднемноголетнее значение 8,6%). Референсный диапазон содержания общих липидов в зрелых гонадах самок перед нерестом составляет 5–14%, содержание общих липидов ниже 4% для самок является критическим. У самцов в гонадах содержание липидов высокое (до 21,4%), жир рассредоточен в строме семенников в виде жировых вакуолей. Различия по полу статистически значимые, $p < 0,0001$. Такие различия являются следствием более высокого темпа накопления в яйцеклетках нелипидных веществ (прежде всего, белков), что сильно увеличивает общее содержание сухих веществ в гонадах, достигающее почти 50% у самок и 25% у самцов. При сравнении содержания общих липидов в гонадах в сезонном аспекте отмечены различия между всеми сезонами. К примеру, для самок по оси «зима–лето» $p < 0,0001$, «весна–лето» $p < 0,0001$. Таким образом, различия по содержанию липидов в гонадах тарани зависят как от пола, так и от сезона.

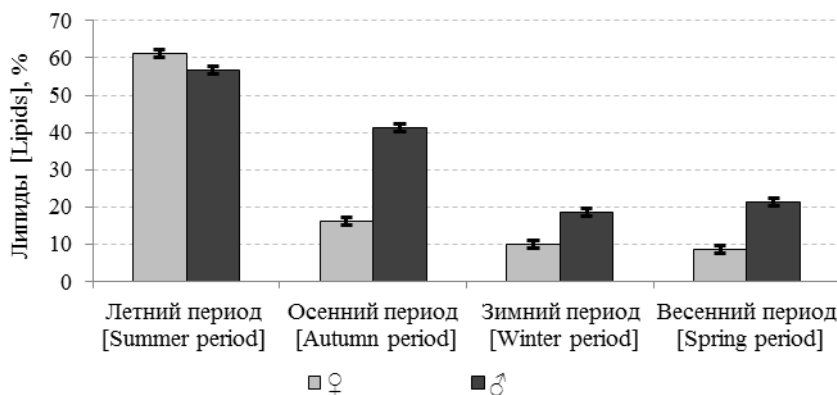


Рис. 2. Содержание общих липидов в гонадах самок и самцов тарани в разные периоды
[Fig. 2. The content of total lipids in the gonads of female and male roach in different periods] ($M \pm m_M$)

Физиолого-биохимические сдвиги в организме созревающих рыб сказываются на состоянии печени, занимающей главное место в промежуточном обмене веществ. Во время зимовки липиды, запасенные в печени, используются на поддержание энергетического обмена и на формообразовательные процессы [28]. Максимальное содержание липидов в печени отмечается в период летнего нагула и осенью и составляет в среднем 50,4% у самок и 50,2% у самцов (различия по полу отсутствуют, $p = 0,907$). Перед зимовкой у самок со зрелыми гонадами IV стадии зрелости содержание липидов снижается до 29,3%, у самцов (III стадия) – до 33,7% (при более высоких значениях у самцов, $p < 0,05$). В зимний период отмечается сни-

жение содержания общих липидов в печени, различия по полу отсутствуют ($p = 0,898$). Минимальные значения этого показателя отмечаются в нерестовый период и в среднем составляют 10,1% у самок и 10,9% у самцов ($p = 0,340$). Референсный диапазон для производителей в преднерестовый период составляет 5–17%, содержание липидов в печени ниже 4% свидетельствует об истощенности рыб. По содержанию общих липидов в печени отмечаются статистически значимые различия в зависимости от сезона как у самок, так и у самцов («зима–весна» $p < 0,0001$; «весна–лето» $p < 0,00001$) (рис. 3).

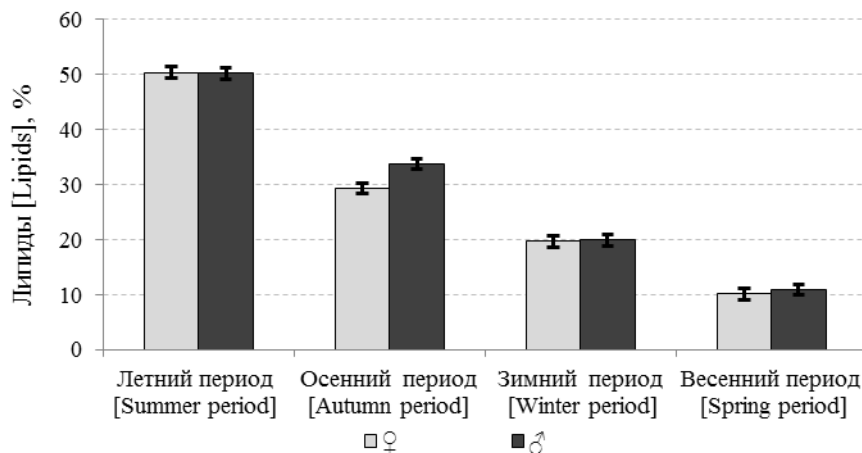


Рис. 3. Содержание общих липидов в печени самок и самцов тарани в разные периоды [Fig. 3. The content of total lipids in the liver of female and male roach in different periods] ($M \pm m_M$)

Тарань по содержанию общих липидов в мышцах относят к группе среднежирных рыб. Динамика содержания жира в мышцах половозрелой тарани имеет такую же направленность, как в гонадах и печени, однако его количество в мышечной ткани гораздо ниже. Если для гонад и печени содержание липидов от максимальных значений в нагульный период до минимальных в нерестовый снижается в 5–6 раз, то для мышц эта величина изменяется на 20–30%. При сравнении зависимости количества общих липидов в мышцах от пола рыб отдельно во все исследованные периоды были отмечены статистически значимые различия в летний, осенний и зимовальный период ($p < 0,05$, $p < 0,005$ и $p < 0,0002$). Перед нерестом значения этого показателя у самок и самцов близкие. Более существенные различия для самок и самцов были отмечены при сезонном сравнении ($p < 0,005$). В период интенсивного нагула среднееголетние значения содержания общих липидов составляют для самок 8,1% (референсные значения 5–12%), для самцов 10,2% (референсные значения 7–16%), в нерестовый период их количество снижается до 5,7% (референсные значения 3,5–11%) и 6,0% (референсные значения 4–14%) соответственно (рис. 4).

В последние годы у азовской тарани отмечается значительное снижение содержания общих липидов в тканях. Так, в 2019 г. по результатам обследо-

дования производителей тарани из нерестово-выростных хозяйств, относящихся в ФГБУ «Бейсугское НВХ», в нерестовый период содержание общих липидов в мышцах рыб всех возрастов варьировало от 2,4 до 8,2% (среднее значение 5,0%) у самок и от 5,3 до 7,6% (среднее значение 6,5%) у самцов. Причем доля самок с критически низкими значениями этого показателя (менее 3,5%) составляла 20%. Наибольшее снижение содержания липидов отмечено в 2020 и 2021 гг. Содержание общих липидов в мышцах самок (3,2%) и самцов (2,8%) перед нерестом ниже среднееголетних значений для этого периода ($p < 0,001$). В печени самок их содержание составляло 8,7%, самцов – 8,9%, что также гораздо ниже среднееголетних значений (10,1% для самок и 10,5% для самцов).

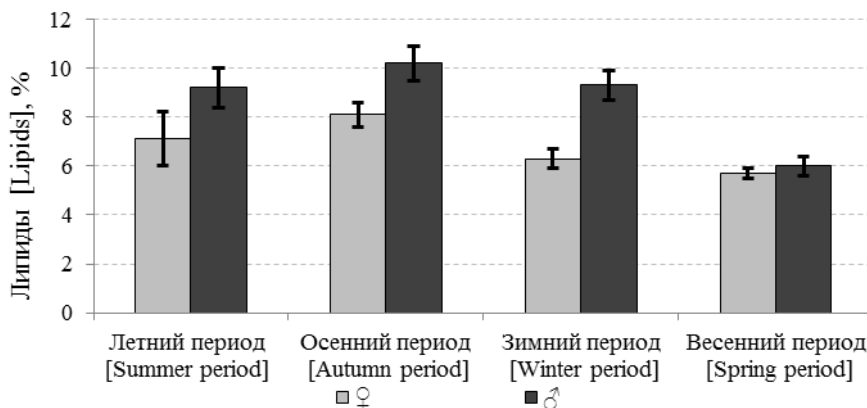


Рис. 4. Содержание общих липидов в мышцах самок и самцов тарани в разные периоды [Fig. 4. The content of total lipids in the muscles of female and male roach in different periods] ($M \pm m_M$)

Аналогичная картина отмечается и для воблы Волжского бассейна. Уровень общих липидов в мышцах воблы в последние годы был настолько низким, что большую часть производителей можно отнести к категории истощенных рыб [34, 35]. По сравнению с началом 2000-х гг. содержание липидов в мышцах в осенний период снизилось в 2,5–4,0 раза, в гонадах – в 3–4 раза [33]. Расход липидов за зимовку и при переходе в нерестовое состояние у каспийской воблы достигает в среднем 50%, поэтому снижение показателей нагула влияет на качество нерестовых мигрантов. По оценкам исследователей, в период нереста отмечается до 40% рыб с дефицитом общих липидов в мышцах [31, 35, 36].

Для азовской тарани одной из причин существенного снижения жирности мышц является катастрофическое повышение солености азовоморских вод, наблюдаемое с 2018 г. [14]. В ряде работ по изучению влияния солености на обмен веществ у рыб отмечается, что с увеличением солености воды в мышцах рыб содержание белка увеличивается, а содержание общих липидов снижается. Изменение минерализации воды сопровождается изменением нагрузки на системы обеспечения осмотического, ионного и кислотно-щелочного баланса организма [37–39]. На содержание жира в

мышечной ткани рыб влияет и такой важный фактор, как кормовые ресурсы [40–42]. Увеличение солености существенно изменило видовой и количественный состав животного планктона и бентоса Азовского моря и Таганрогского залива, в том числе видов, являющихся основными кормовыми организмами для тарани [43, 44]. Этот вопрос требует особого внимания и будет рассмотрен авторами в дальнейших публикациях.

Содержание белка в гонадах самок тарани зависит от стадии зрелости. Наименьшее его количество (30–40 мг/г) отмечается после нереста, когда в гонадах II стадии зрелости присутствуют только ооциты протоплазматического роста (резервный фонд). В летний период по достижении гонадами III стадии зрелости (фаза первоначального накопления желтка) содержание белка увеличивается более чем в два раза (среднемноголетнее значение 115 мг/г). Перед зимовкой у тарани в гонадах IV незавершенной стадии зрелости (фаза накопления желтка) количество белка в среднем достигает 200 мг/г, т.е. отмечается двукратное увеличение по сравнению с гонадами III стадии зрелости ($p < 0,0001$). В зимний период и до начала нереста, когда гонады имеют IV завершенную и IV–V стадии зрелости, содержание белка в икре практически не изменяется ($p = 0,874$) (рис. 5). Референсные значения содержания белка в зрелой икре находятся в интервале 131–270 мг/г. Количество белка ниже 100 мг/г свидетельствует о низком качестве икры.

У самцов содержание белка в гонадах невысокое и по сезонам изменяется незначительно. Сразу после нереста белок в гонадах практически не определяется. В период летнего нагула, когда семенники имеют II стадию зрелости, количество белка достигает 64 мг/г, а затем оно увеличивается, к периоду нереста (IV стадия) составляет в среднем 84 мг/г (референсные значения 68–121 мг/г) (рис. 6).

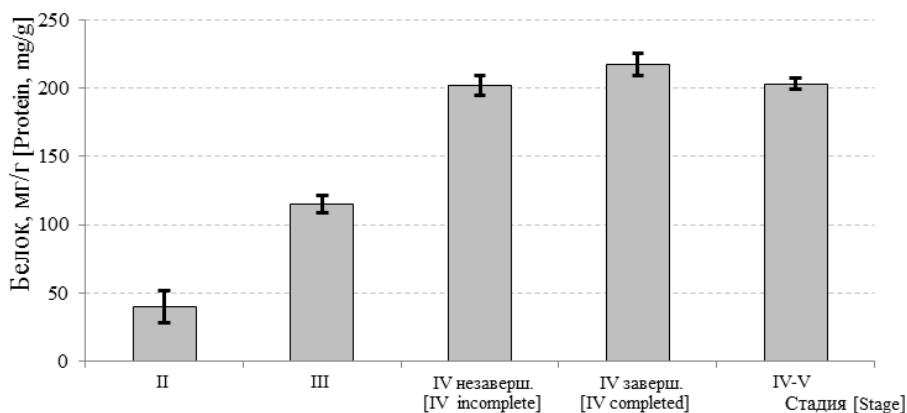


Рис. 5. Содержание белка в гонадах самок тарани разной стадии зрелости
 [Fig. 5. The protein content in the gonads of female roach at different stages of maturity] ($M \pm m_M$)

Содержание белка в печени самок и самцов в меньшей степени зависит от стадии зрелости гонад. Наибольшее количество белка отмечается летом

и осенью в период активного нагула, в зимний период у самок отмечается достаточно резкое (до 20%) снижение количества белка ($p < 0,005$) (рис. 7), что происходит на фоне увеличения количества белка в гонадах (см. рис. 5).

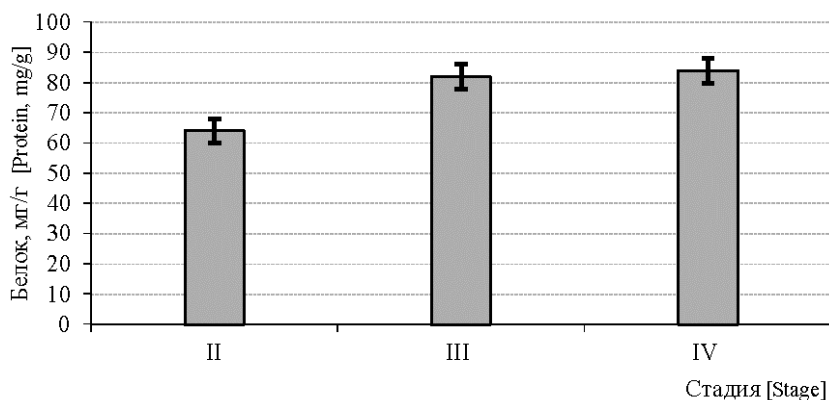


Рис. 6. Содержание белка в гонадах самцов тарани разной стадии зрелости
[Fig. 6. The protein content in the gonads of male roach different stages of maturity] ($M \pm m_M$)

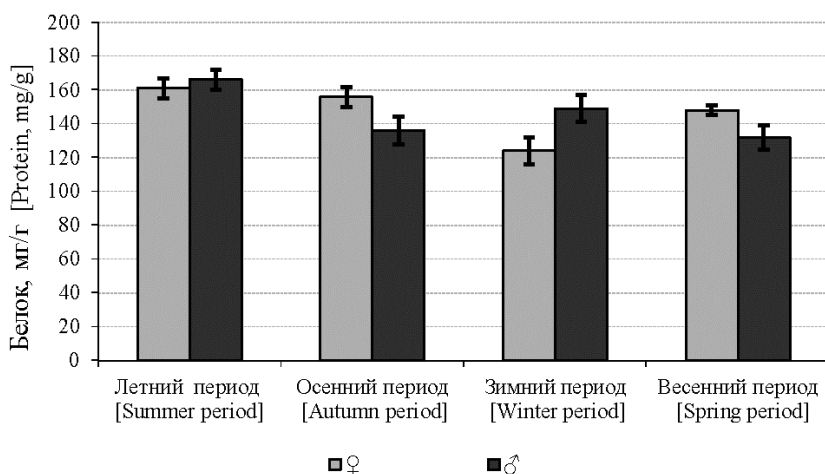


Рис. 7. Содержание белка в печени самок и самцов тарани в разные периоды
[Fig. 7. The protein content in the liver female and male of roach in different periods] ($M \pm m_M$)

Содержание белка в мышцах в течение года характеризуется близкими значениями как у самок, так и у самцов. Лишь в нерестовый период отмечается незначительное снижение его количества, которое коррелирует с содержанием жира ($CR = -0,528$). В конце нагульного периода содержание белка в мышцах самок составляет 157 мг/г, самцов – 161 мг/г, а к началу нереста – 142 (референсные значения 102–187) и 144 (референсные значения 100–189) мг/г соответственно (рис. 8). Такая динамика содержания белка в мышцах характерна и для других видов рыб [9, 29, 36]. Потери белка во время зимовки и созревания половых продуктов у представителей

рода *Rutilus*, как правило, не превышают 10–30% от их количества осенью [45, 46]. Снижение уровня белка мышц является результатом неудовлетворительного состояния рыбы в период формирования и созревания половых продуктов. Мышечные белки являются структурными веществами и входят в качестве важнейших компонентов в состав тканевых оболочек, клеточных и субклеточных мембран, отсюда ясно значение поддержания белка в организме на постоянном уровне [1]. Ориентируясь на референсные значения этого показателя (коридор нормы) в разные сезоны жизненного цикла самок и самцов тарани, мы можем говорить о том, что содержание белка в мышцах ниже 100 мг/г может свидетельствовать об ухудшении физиологического состояния особей.

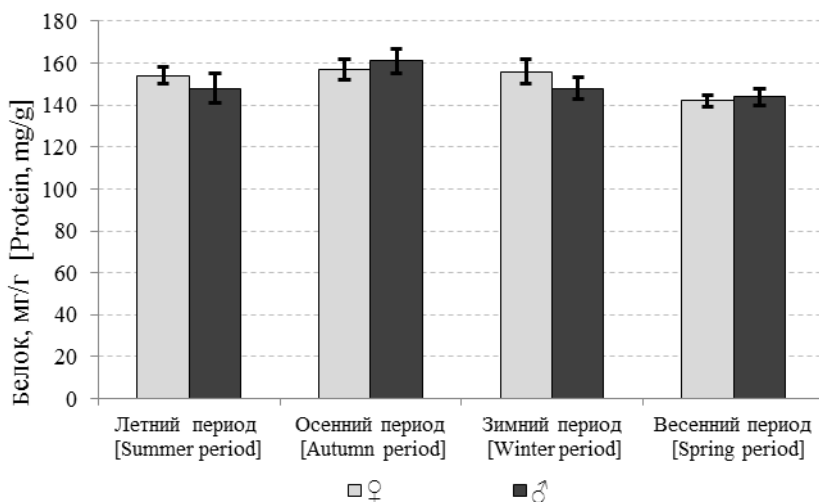


Рис. 8. Содержание белка в мышцах самок и самцов тарани в разные периоды
 [Fig. 8. The protein content in the muscles female and male of roach in different periods] ($M \pm m_M$)

Информативным индикатором состояния организма является кровь, биохимический состав которой чутко реагирует на воздействие факторов среды [47]. Показатели белково-липидного комплекса сыворотки крови отражают такие биологические процессы, как степень нагула, истощение, процессы, связанные с созреванием или дегенерацией икры [48]. Достаточно важный показатель физиологического состояния рыб – содержание белка в сыворотке крови. Снижение его уровня отмечается при истощении, которое может быть биологически нормальным, обусловленным созреванием гонад, или быть вызванным неблагоприятными условиями обитания. В преднерестовый период и во время нереста содержание белка в сыворотке крови составляет у самок в среднем 65,7 г/л (референсные значения 45,1–87,2 г/л), у самцов – 63,9 г/л (референсные значения 36,4–87,1 г/л) (различия по полу отсутствуют, $p = 0,418$). После нереста (стадии зрелости VI–II) содержание сывороточного белка снижается до 35–45 г/л, а затем к лету оно увеличивается. Максимальных величин значения этого показателя достигают в конце нагульного периода (гонады IV стадии зрелости).

Для тарани нормой содержания белка считаются величины порядка 60–100 г/л, среднее значение для самок составляет 81,1 г/л, для самцов – 82,0 г/л ($p = 0,0382$). То есть содержание белка в крови тесно связано со стадией развития гонад и не зависит от пола.

Под термином «общий белок» понимают суммарную концентрацию альбумина и глобулинов, находящихся в сыворотке крови. Для тарани характерно незначительное преобладание альбуминовой фракции. У тарани соотношение количества альбумина к количеству глобулинов, или белковый коэффициент, варьирует от 1,2 в нагульный период до 1,07 в преднерестовый период. Снижение количества альбумина связано как с усилением катаболизма, так и со снижением его синтеза, что зависит от его расходования на пластические и энергетические нужды при созревании половых продуктов [47, 49]. Достоверное повышение уровней белка и, в частности, альбумина у тарани согласуется с результатами, полученными у других видов рыб [50–52].

Содержание общего белка в преднерестовый период 80 г/л и выше свидетельствует о начинающихся процессах резорбции половых продуктов, что подтверждается нашими данными гистологических исследований [32]. Снижение этого показателя в стадии зрелости IV до 20–30 г/л говорит об истощенности организма. Наши многолетние наблюдения показали, что доля рыб в составе нерестовой части популяции тарани с высоким содержанием белка в сыворотке крови не превышает 10%, что укладывается в норму реакции. Однако количество рыб с изменением уровня суммарного количества сывороточного белка в сторону гипопроотеинемии по годам изменяется значительно – от 0 до 20%, что является следствием неудовлетворительных условий нагула, зимовки и, в том числе, нестабильной экологической обстановки.

Характерной особенностью рыб считается высокое содержание липидов в крови, изменение их содержания происходит в зависимости от физиологических потребностей организма [53]. Резкое увеличение содержания липидов, в частности, фосфолипидов, холестерина и его производных, в сыворотке самок многих видов рыб происходит в период созревания половых продуктов [54–56]. Это объясняется тем, что в процессе генеративного синтеза происходит физиологическая перестройка организма, что находит выражение в усилении транспорта кровью липидных компонентов [57].

Направленность метаболизма общих липидов крови тарани в процессе созревания идентична белковому обмену. Перед нерестом содержание общих липидов невысокое и в среднем составляет 1,8 г/л (референсные значения 0,8–2,4 г/л) у самок и 2,0 г/л (референсные значения 1,1–3,0 г/л) у самцов. После нереста содержание липидов в крови тарани составляет 0,5–1,0 г/л. В осенний период после длительного нагула содержание общих липидов сыворотки крови тарани значительно увеличивается и составляет в среднем у самок 2,2 г/л (референсные значения 1,8–3,2 г/л), у самцов – 2,6 г/л (референсные значения 2,0–3,8 г/л). Отмеченные различия по полу ($p < 0,05$) можно объяснить тем, что у самок идет более интенсивный рас-

ход липидов, так как для формирования икры в процессе онтогенеза требуется гораздо больше энергетических и пластических веществ, чем при сперматогенезе [57]. Для тарани, имеющей в этот период уже сформированные половые продукты, это нормальный процесс. Еще один фактор, который влияет на уровень липидов в крови, связан с тем, что в зимний период падает интенсивность питания, а перед нерестом большинство производителей тарани не питается.

Холестерин, как и фосфолипиды, относится к мембранным компонентам и является наиболее распространенным стероидным метаболитом. Расходуется холестерин в разные периоды жизни рыб по-разному. У взрослых рыб холестерин главным образом используется на пищеварительные и репродуктивные процессы (метаболический фонд), приблизительно 8% его содержания в организме приходится на кровь, выполняющую транспортную роль при переносе холестерина [58]. Значительная часть холестерина, поступающего из печени, расходуется для синтеза половых гормонов (андрогенов и эстрогенов), а также кортикостероидов, которые выбрасываются в кровь при различных стрессовых состояниях организма [57]. К концу созревания гонад у тарани, как и у большинства рыб, количество холестерина в сыворотке крови значительно снижается. В осенний период, когда гонады уже сформированы (IV стадия зрелости), количество холестерина в сыворотке крови самок тарани составляет в среднем 10,7 ммоль/л (референсные значения 5,9–13,1 ммоль/л), а непосредственно перед нерестом, когда процессы созревания ооцитов уже завершены, его содержание снижается в среднем до 9,0 ммоль/л (референсные значения 5,4–11,9 ммоль/л) ($p < 0,05$). У самцов значения этого показателя осенью (гонады III стадии зрелости) составляют в среднем 13,4 ммоль/л (референсные значения 10,1–15,9 ммоль/л), а весной перед нерестом они существенно снижаются – 8,8 ммоль/л (4,0–12,1 мг%) ($p < 0,001$). Это может быть связано с тем, что созревание половых продуктов у самцов – достаточно быстрый процесс, и расход холестерина на выработку андрогенов происходит к моменту созревания. Содержание холестерина в сыворотке крови может увеличиться при нарушении жирового обмена. Отмечено, что при длительном пребывании рыб в неблагоприятных условиях происходит дегенерация гонад, в результате чего увеличивается не только содержание холестерина, но и белка и липидов в сыворотке крови [59]. Большая роль отводится холестерину в регуляции обмена при понижении температуры воды. Как правило, в такой ситуации происходит увеличение содержания холестерина в сыворотке крови. Увеличение содержания холестерина относительно общих липидов сигнализирует о неудовлетворительных условиях обитания рыб [59].

Разнокачественность физиологического состояния тарани определяет различный темп созревания. Первыми созревают рыбы с повышенной интенсивностью обменных процессов. Поскольку белок и липиды в преднерестовый период интенсивно расходуются на генеративный синтез, при отсутствии достоверных различий по накоплению запасных веществ у раз-

новозрелых производителей можно говорить о высоком качестве нагула тарани и хорошей подготовленности к нересту. Различия по содержанию общих липидов и белка в сезонном аспекте определяются температурным режимом [39, 60]. Именно температура определяет сезонные колебания метаболизма, сказывается на кормовой базе рыб, на их пищевой активности и, соответственно, на изменении скорости и направлении реакций метаболизма [39]. Механизм таких изменений довольно сложен, но известно, что важную роль в процессах тепловой адаптации играют липидные и белковые компоненты клеток [61]. В отдельные годы у тарани на фоне аномально теплой зимовки отмечались максимальные траты резервных веществ, в результате чего зрелые рыбы всех возрастных групп весной характеризовались крайне низкими показателями резервных веществ по сравнению с благоприятными годами. В такой ситуации отмечался очень слабый и растянутый ход производителей тарани на нерест. При низких зимних температурах, когда обмен замедлен, наблюдается обратная реакция.

Заключение

Для азовской тарани наблюдаются четко выраженные сезонные колебания запасных питательных веществ. После зимнего снижения жировых запасов происходит их дальнейшее уменьшение за счет развития половых продуктов, после нереста содержание этих веществ падает до минимума. В период нагула происходит синтез и депонирование жира в мышечных тканях, печени. У незрелых рыб содержание общих липидов в мышцах в среднем в полтора-два раза выше, чем у рыб в четвертой стадии зрелости.

Анализ результатов исследований позволил определить физиологическую норму для этого объекта в современных условиях. Снижение жирности мышц (менее 3%) и печени (менее 8%) в преднерестовый период сказывается на обеспечении нормального процесса созревания рыб и в дальнейшем благополучного хода эмбриогенеза. Содержание белка в мышцах тарани – достаточно стабильный показатель, оптимальные значения его составляют 130–170 мг/г. В сыворотке крови уровень белка ниже 30 г/л, холестерина ниже 1,3 ммоль/л, липидов ниже 0,50 г/л является сигналом неблагоприятных условий обитания. Оптимальные значения содержания белка в зрелой икре самок тарани должны находиться в интервале 150–250 мг/г, а жира – не менее 7–8%.

Список источников

1. Шульман Г.Е. Принципы физиолого-биохимических исследований годовых циклов рыб // Биология моря. 1978. Вып. 46. С. 90–99.
2. Шульман Г.Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М. : Пищ. пром-сть, 1972. 368 с.
3. Шатуновский М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М., 1980. 288 с.
4. Кривобок М.Н., Тарковская О.И. Определение сроков нерестовых миграций салаки на основании изучения ее жирового обмена // Тр. ВНИРО. М., 1960. Т. XLII. С. 171–188.

5. Сторожук А.Я. Морфофизиологические и биохимические особенности созревания сайды (*Pollachius virens* L.) Северного моря // Тр. ВНИРО. М., 1977. Т. СХХI. С. 58–65.
6. Сидоров В.С. Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л. : Наука, 1983. 240 с.
7. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И., Федоненко Е.В., Абдулаева Н.М., Маренков О.Н. Особенности воспроизводства рыб на примере рода *Rutilus* в водоемах южных широт // Біологічний вісник МДПУ. 2013. № 13. С. 203–221.
8. Пронина Г.И., Корягина Н.Ю. Референсные значения физиолого-иммунологических показателей гидробионтов разных видов // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2015. № 4. С. 103–108.
9. Бугаев Л.А., Войкина А.В., Ружинская Л.П., Ложичевская Т.В. Референсные значения некоторых показателей пиленгаса *Liza haematocheilus* (Temminck & Schlegel, 1845) Азово-Черноморского бассейна на разных этапах репродуктивного цикла // Водные биоресурсы и среда обитания. 2019. Т. 2, № 1. С. 27–46.
10. Чередников С.Ю., Власенко Е.С., Жердев Н.А., Кузнецова И.Д., Лукьянов С.В. Лимитирующие факторы абиотической среды и биологические особенности важнейших промысловых мигрантов Азовского моря // Водные биоресурсы и среда обитания. 2020. Т. 3, № 1. С. 2–41.
11. Агапов С.А. Тенденции изменения численности популяции азовской тарани // VI Всерос. конф. по проблемам промыслового прогнозирования : материалы науч. конф. 1995. Мурманск : Из-во ПИНРО, 1995. С. 6–7.
12. Куропаткин А.П. Изменение солености и вертикальной устойчивости вод Азовского моря в современных условиях // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна : сб. науч. тр. АЗНИИРХ. Ростов н/Д : Изд-во АЗНИИРХ, Полиграф, 1998. С. 23–30.
13. Матишов Г.Г., Гаргопа Ю.М., Бердников С.В., Дженюк С.Л. Закономерности экосистемных процессов в Азовском море. М. : Наука, 2006. 304 с.
14. Жукова С.В., Шишкин В.М., Карманов В.Г., Подмарева Т.И., Безрукавая Е.А., Бурлачко Д.С., Лутынская Л.А., Фоменко И.Ф. Новые рекорды солёности Азовского моря // Актуальные проблемы изучения черноморских экосистем : тез. докл. Всероссийской онлайн-конф., 19–22 октября 2020 г. Севастополь : ФИЦ ИнБЮМ, 2020. С. 104.
15. Куцын Д.Н. Структура нерестового стада и темпы роста азовской тарани (*Rutilus rutilus heckeli* Nordman, 1840) восточной части Таганрогского залива // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2013. № 3. С. 46–54.
16. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М. : Пищевая промышленность, 1966. 267 с.
17. Мейен В.А. Годовой цикл изменений яичников воблы Северного Каспия // Тр. ВНИРО. 1940. Т. XI, ч. II. С. 99–114.
18. Биохимические методы исследования в клинике / под ред. А.А. Покровского. М. : Медицина, 1969. 652 с.
19. ГОСТ 7636–85. Рыба, морские млекопитающие, морские беспозвоночные и продукты их переработки. Методы анализа. М. : Стандартинформ, 2010. С. 38–123.
20. Lowry O., Rosebrough N., Farr A., Randall R. Protein measurment with the folin phenol reagent // J. Biol. Chem. 1951. Vol. 193. PP. 265–270.
21. Corraze G., Kaushik S. Les lipids des poisons marins et d'eau douce / OCL: Oleagineux, corps gras. lipides. 1999. Vol. 6, № 1. PP. 111–115. doi: [10.1051/ocl.2010.0322](https://doi.org/10.1051/ocl.2010.0322)
22. Sheridan M.A. Lipid dynamics in fish: aspects of absorption, transportation, deposition and mobilization // Comp. Biochem. Physiol. 1988. Vol. 90 B, № 4. PP. 679–690. doi: [10.1051/ocl.2010.0322](https://doi.org/10.1051/ocl.2010.0322)
23. Jensen B.H., Taylor M.H. Lipid transport in female *Fundulus heteroclitus* during the reproductive season // Fish Physiol. and Biochem. 2002. Vol. 25. PP. 141–151. doi: [10.1046/j.1365-2621.2002.00604.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2621.2002.00604.x)
24. Grigorakis K., Alexis M.N., Taylor K.D.A., Hole M. Comparison of wild and cultured gilthead sea bream (*Sparus aurata*); composition, appearance and seasonal variations //

- International Journal of Food Science and Technology. 2002. Vol. 37. PP. 477–484. doi: [10.1046/j.1365-2621.2002.00604.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2621.2002.00604.x)
25. Grigorakis K., Alexis M.N., Taylor K.D.A., Hole M. Comparison of wild and cultured gilthead sea bream (*Sparus aurata*); composition, appearance and seasonal variations // International Journal of Food Science and Technology. 2002. Vol. 37. PP. 477–484. doi: [10.1046/j.1365-2621.2002.00604.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2621.2002.00604.x)
 26. Gandotra R., Sharma M., Kumari R. Studies on the seasonal variations in proximate composition of *Labeo boga* // International Journal of Scientific Research and Modern Education (IJSRME). 2017. Vol. 2, № 2. PP. 1269–1278. doi: [10.13140/rg.2.2.22736.81926](https://doi.org/10.13140/rg.2.2.22736.81926)
 27. Yeganeh S., Shabanpour B., Hosseini H., Imanpour M. R., Shabani A. Comparison of farmed and wild common carp (*Cyprinus carpio*): Seasonal variations in chemical composition and fatty acid profile // CJFS. 2012. Vol. 30, №. 6. PP. 503–511. doi: [10.17221/455/2011-CJFS](https://doi.org/10.17221/455/2011-CJFS)
 28. Venkatesan V., Gandhi V., Zacharia P.U. Observations on the utilization of the biochemical constituents during maturation of the butterfish *Scatophagus argus* (L. 1766) from Palk Bay, south east coast of India // Ind. J. Marine Sci. 2013. Vol. 42, №. 1. PP. 75–81. doi: [10.15406/jamb.2015.02.00041](https://doi.org/10.15406/jamb.2015.02.00041)
 29. Kurita Y. Energetics of reproduction and spawning migration for Pacific saury (*Cololabis saira*) // Fish Physiol. and Biochem. 2003. Vol. 28. PP. 271–272. doi: [10.1023/B:FISH.0000030550.48016.37](https://doi.org/10.1023/B:FISH.0000030550.48016.37)
 30. Шатуновский М.И., Белянина Т.Н. Созревание и плодовитость рыб в пределах поколения в связи с их физиологической неоднородностью // Обмен веществ и биохимия рыб. М. : Наука, 1967. С. 38–44.
 31. Матишов Г.Г., Балыкин П.А., Гераскин П.П. Результаты ихтиологических исследований на Нижней Волге / под ред. Г.Г. Матишова. Ростов н/Д : Изд-во ЮНЦ РАН, 2015. 72 с.
 32. Сергеева С.Г., Корниенко Г.Г. Морфофизиологические особенности созревания азовской тарани *Rutilus rutilus* L. // Ветеринарная патология. 2016. № 3 (57). С. 71–79.
 33. Корниенко Г.Г., Бугаев Л.А., Сергеева С.Г., Ружинская Л.П., Дудкин С.И., Цема Н.И., Войкина А.В. Физиологические аспекты роста, полового цикла и созревания пиленгаса (*Liza haematocheilus*, Temminck & Shlegel) в Азово-Черноморском бассейне // Ветеринарная патология. 2020. № 1 (71). С. 78–90. doi: [10.25690/VET_PET.2020.1.71.011](https://doi.org/10.25690/VET_PET.2020.1.71.011)
 34. Металлов Г.Ф., Гераскин П.П., Кушнаренко А.И., Аксенов В.П., Ветлугина Т.А., Файзулина Д.Р. Многолетняя динамика липидного и белкового обменов у каспийской воibly // Комплексный подход к проблеме сохранения и восстановления биоресурсов Каспийского бассейна: материалы докл. междунар. практич. конф. Астрахань : Изд-во КаспНИИРХ, 2008. С. 244–247.
 35. Гераскин П.П., Файзулина Д.Р., Металлов Г.Ф., Дубовская А.В., Аксенов В.П., Галлактинова М.Л. Особенности физиологического состояния воibly (*Rutilus rutilus caspicus*) Волго-Каспийского бассейна в период нерестовой миграции // Сборник тезисов Международной конференции «Экологические исследования Казахского сектора Каспийского моря и прибрежной зоны». Казахстан, Алмааты : Изд-во ТОО «КАПЭ», 2011. С. 40–45.
 36. Файзулина Д.Р., Гераскин П.П. Физиолого-биохимическая характеристика воibly (*Rutilus rutilus caspicus*) и леща (*Abramis brama*) в современных экологических условиях Волго-Каспийского бассейна // Вопросы рыболовства. 2011. Т. 12, № 3 (47). С. 535–542.
 37. Усламин Д.В., Алешина О.А. Структура популяции, физиологические и биохимические показатели *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) в градиенте солености воды // Вестник Тюменского государственного университета: Медико-биологические науки. 2013. № 6. С. 71–78.
 38. Кириллов В.Н. Особенности липидного обмена в организме рыб в условиях повышенной минерализации воды // Вестник АГТУ. Сер. : Рыбное хозяйство. 2009. № 1. С. 132–133.

39. Номова Н.Н., Мещерякова О.В., Лысенко Л.А., Фокина Н.Н. Оценка состояния водных организмов по биохимическому статусу // Тр. КарНЦ РАН, 2014. № 5. С. 18–29.
40. Сидоров В.С. Сравнительная биохимия рыб и их гельминтов. Липиды, ферменты, белки. Петрозаводск : Карел. филиал АН СССР, 1977. 160 с.
41. Костылева А.А., Флёрова Е.А. Особенности химического состава мышечной ткани леща *Abramis brama* Горьковского водохранилища // Вопросы рыболовства. 2015. Т. 16, № 4. С. 412–418.
42. Kalay M., Sangün M.K., Ayas D. et al. Chemical composition and some trace element levels of thinlip mullet, *Liza ramada* caught from mersin gulf // Ekoloji. 2008. Vol. 17, № 68. PP. 11–16. doi: [10.5053/ekoloji.2008.682](https://doi.org/10.5053/ekoloji.2008.682)
43. Корпакова И.Г., Афанасьев Д.Ф., Барабашин Т.О., Бычкова М.В., Жукова С.В., Налетова Л.Ю., Воловик С.П. Осолонение вод Азовского моря как одна из возможных причин трансформации сообществ планктона и бентоса в 2007–2014 гг. // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. 2015. № 11. С. 16–20.
44. Афанасьев Д.Ф., Мирзоян З.А., Сафронова Л.М., Фроленко Л.Н., Живоглядова Л.А. Планктон и бентос Азовского моря. Многолетняя динамика // Труды IX Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU-2020)». 2020. С. 132–134.
45. Лапина Н.Н. К оценке масштабов некоторых обменных процессов плотвы Можайского водохранилища в течение годового цикла // Биологические науки. 1979. Т. 2. С. 28–32.
46. Шихшабеков М.М. Влияние изменения условий на репродуктивные циклы у рыб южных широт // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах южных широт. М., 1985. С. 134–148.
47. Гулиев Р.А., Мелякина Э.И. Некоторые биохимические показатели крови рыб дельты Волги // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. 2014. № 2. С. 85–91.
48. Корниенко Г.Г., Кожин А.А., Воловик С.П., Макаров Э.В. Экологические аспекты биологии и репродукции. Ростов н/Д : Эверест, 1998. 238 с.
49. Yousefian M., Sheikholeslami M., Amiri M., Hedayatifard A.A., Dehpour H., Fazli M., Ghiaci S.V., Najafpour S.H. Serum biochemical parameter of male and female rainbow trout cultured in Haraz River, Iran // World Journal of Fish & Marine Sciences. 2010. Vol. 2, № 6. PP. 513–518. doi: [10.13140/RG.2.1.4718.0962](https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4718.0962)
50. Bani A. Vayghan A.H. Temporal variations in haematological and biochemical indices of the *Caspian kutum, Rutilus frisii kutum* // Ichthyol. Res. 2011. Vol. 58. PP. 126–133. doi: [10.1007/s10228-010-0199-6](https://doi.org/10.1007/s10228-010-0199-6)
51. De Pedro N., Guijarro A.I., Lo'pez-Patino M.A., Marti'nez-ALlvarez R., Delgado M.J. Daily and seasonal variations in haematological and blood biochemical parameters in the tench, *Tinca tinca* Linnaeus, 1758. // Aquac. Res. 2005. Vol. 36. PP. 1185–1196. doi: [10.1111/j.1365-2109.2005.01338.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2005.01338.x)
52. Folmart L.C., Moody T., Bonomelli S., Gibson J. Annual cycle of blood chemistry parameters in striped mullet (*Mugil cephalus* L.) and pinfish (*Lagodon rhomboids* L.) from the Gulf of Mexico // J. Fish Biol. 1992. Vol. 41. PP. 999–1011. doi: [10.1111/jai.12584](https://doi.org/10.1111/jai.12584)
53. Zhang L., Zhang T., Zhuang P., Zhao F., Wang B., Feng G.P., Song C., Wang Y., Xu S.J. Discriminant analysis of blood biochemical parameters at different developmental gonad stages and gender identification for controlled breeding of Amur sturgeon (*Acipenser schrenckii*, Brandt, 1869) // J. Appl Ichthyol. 2014. Vol. 30. PP. 1207–1211. doi: [10.4236/cm.2012.33020](https://doi.org/10.4236/cm.2012.33020)
54. Persin F. Serum biochemical profiles of captive and wild northern bluefin tuna (*Thunnus thunnus* L., 1758) in the Eastern Mediterranean // Aquaculture Research, 2008. Vol. 39. PP. 945–953. doi: [10.1111/j.1365-2109.2008.01954.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.01954.x)
55. Лизенко Е.И., Сидоров В.С., Лукьяненко В.И., Регеранд Т.И., Гурьянова С.Д., Васильева Т.С., Такшеев С.А. Общая характеристика липидного состава липопротеидов сыворотки крови осетровых (*Acipenseridae*) // Вopr. ихтиологии. 1995. Т. 35, № 4. С. 553–557.

56. Wallaert Ch., Babin P.K.J. Age-related, sex-related and seasonal changes of plasma lipoprotein in trout // J. of Lipid Res. 1994. Vol. 35. PP. 1619–1633. doi.org/10.1016/S0022-2275(20)41160-5
57. Регеранд Т.И., Лизенко М.В., Лизенко Е.И. Роль различных факторов в формировании липидного состава липопротеидов рыб // Матер. междунар. конф. Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2009. С. 659.
58. Гурин В.Н. Обмен липидов при гипотермии, гипертермии и лихорадке. Минск : Беларусь, 1986. С. 190.
59. Попова Л.В. Некоторые показатели липидного обмена у полупроходной волжской стерляди // Информационный бюллетень № 60. Л. : Наука. 1983. С. 59–61.
60. Озернюк Н.Д. Феноменология и механизмы адаптационных процессов. М. : Изд-во МГУ, 2003. 215 с.
61. Смирнов Л.П., Богдан В.В. Липиды в физиолого-биохимических адаптациях экотермных организмов к абиотическим и биотическим факторам среды. М. : Наука, 2007. 184 с.

References

1. Shul'man GE. Printsipy fiziologo-biokhimicheskikh issledovaniy godovykh tsiklov ryb [Principles of physiological and biochemical studies of the annual cycles of fish development]. *Biologiya morya*. 1978;46:90-99. In Russian
2. Shul'man GE. Fiziologo-biokhimicheskie osobennosti godovykh tsiklov ryb [Physiological and biochemical studies of the annual cycles of fish]. Moscow: Pishchevaya promyshlennost Publ.; 1972. 368 p. In Russian
3. Shatunovskiy MI. Ekologicheskie zakonomernosti obmena veshchestv morskikh ryb [Ecological regularities in sea fish metabolism]. Moscow: Nauka Publ.; 1980. 288 p. In Russian
4. Krivobok MN, Tarkovskaya OI. Opredelenie srokov nerestovykh migratsiy salaki na osnovanii izucheniya ee zhirovogo obmena [Determination of timing of spawning migrations in herring based on the study of their fat metabolism]. *Trudy VNIRO*. 1960;XLII:171-188. In Russian
5. Storozhuk AY. Morfofiziologicheskie i biokhimicheskie osobennosti sozrevaniya saydy (*Pollachius virens* L.) Severnogo morya [Morphophysiological and biochemical features of *Pollachius virens* L. maturation in the North Sea]. *Trudy VNIRO*. 1977;CXXI:58-65. In Russian
6. Sidorov VS. Ekologicheskaya biokhimiya ryb. Lipidy [Ecological biochemistry of fish. Lipids]. Leningrad: Nauka Publ.; 1983. 240 p. In Russian
7. Shikhshabekov MM, Rabazanov NI, Fedonenko EV, Abdulaeva NM, Marenkov ON. Fish reproduction in water bodies of the equatorial latitudes (the case of the genus *Rutilus*). *Biologichnyy visnik MDPU = Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagogical University*. 2013;13:203-221. In Russian
8. Pronina GI, Koryagina NYu. Reference values of physiological and immunological indicators of hydrobionts of different species. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaystvo = Vestnic of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry*. 2015;4:103-108. In Russian
9. Bugaev LA, Voikina AV, Ruzhinskaya LP, Lozhichevskaya TV. Reference values of some indicators of the so-iuy mullet *Liza haematocheilus* (Temminck & Schlegel, 1845) from the Azov and Black seas basin at different stages of reproductive cycle. *Vodnye bioresursy i sreda obitaniya = Aquatic Bioresources & Environment*. 2019;2(1):27-46. In Russian
10. Cherednikov SYu, Vlasenko ES, Zherdev NA, Kuznetsova ID, Lukyanov SV. Limiting factors of the abiotic environment and biological characteristics of important commercial migratory fish species of the Azov Sea. *Vodnye bioresursy i sreda obitaniya = Aquatic Bioresources & Environment*. 2020;3(1):27-41. In Russian

11. Agapov SA. Tendentsii izmeneniya chislennosti populyatsii azovskoy tarani [Trends in the population of the Azov roach].In: VI Vseros. konf. po problemam promyslovogo prognozirovaniya. Materialy nauch. konf. [VI Russian national conf. on the problems of fishing forecasting. Proc. of the Sci. Conf. (Murmansk, Russia, 4-6 October, 1995)]. Murmansk: PINRO Publ. 1995. pp. 6-7. In Russian
12. Kuropatkin AP. Izmenenie solenosti i vertikal'noy ustoychivosti vod Azovskogo morya v sovremennykh usloviyakh [Changes in salinity and vertical stability of the waters of the Sea of Azov in modern conditions]. In: *Osnovnye problemy rybnogo khozyaystva i okhrany rybokhozyaystvennykh vodoemov Azovo-Chernomorskogo basseyna* [The main problems of fisheries and protection of waterbodies with fisheries in the Azov and Black Sea Basin. Proceedings]. Makarov EV, editor. Rostov-on-Don: AzNIIRKH Publ., Poligraf [Polygraph], 1998. pp. 23-30. In Russian
13. Matishov GG, Gargopa YuM, Berdnikov SV, Dzhenyuk SL. Patterns of ecosystem processes in the Sea of Azov. Moscow: Nauka Publ.; 2006. 304 p. In Russian
14. Zhukova SV, Shishkin VM, Karmanov VG, Podmareva TI, Bezrukavaya EA, Burlachko D, Lutynskaya LA, Fomenko IF. Novye rekordy solenosti Azovskogo morya [New record events in the salinity of the Sea of Azov]. In: *Aktual'nye problemy izucheniya chernomorskiikh ekosistem* [Current problems of studying the Black Sea ecosystems. Thesis of reports of All-Russian Online Conf. (Sevastopol, Russia, October 19-22, 2020)]. Sevastopol: Federal Research Center "Institute of Biology of the Southern Seas named after A.O. Kovalevsky RAS"; 2020. p. 104. doi: [10.21072/978-5-6044865-4-2](https://doi.org/10.21072/978-5-6044865-4-2) In Russian
15. Kutsyn DN. Structure of the spawning flock and the growth rates of the Azov Sea roach (*Rutilus rutilus heckeli* Nordman, 1840) in the eastern part of the Taganrog Bay. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaystvo = Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry*. 2013;3:46-54. In Russian
16. Pravdin IF. Rukovodstvo po izucheniyu ryb [Manual on Fish Study]. Moscow: Pishchevaya promyshlennost Publ.; 1966. 267 p. In Russian
17. Meyen VA. Godovoy tsikl izmeneniy yaichnikov voblyi Severnogo Kaspiya [The annual cycle of changes in the ovaries of roach in the Northern Caspian]. *Trudy VNIRO*. 1940;XI:99-114. In Russian
18. *Biokhimicheskie metody issledovaniya v klinike* [Biochemical methods of clinical studies]. Pokrovskiy AA, editor. Moscow: Meditsina Publ.; 1969. 652 p. In Russian
19. GOST 7636-85. Ryba, morskije mlekopitayushchie, morskije bespozvonochnye i produkty ikh pererabotki. Metody analiza [State Standard 7636-85. Fish, marine mammals, invertebrates and products of their processing. Methods for analysis]. Moscow: Standartinform [Russian Scientific and Technical Centre for Information on Standardization, Metrology and Conformity Assessment] Publ.; 2010:38-123. In Russian
20. Lowry O, Rosebrough N, Farr A, Randall R. Protein measurment with the folin phenol reagent. *J. Biol.Chem*. 1951;193:265-270.
21. Corraze G., Kaushik S. Les lipids des poisons marins et d'eau douce. OCL: Oleagineux, corps gras. lipides. 1999;1:111-115. doi: [10.1051/ocl.2010.0322](https://doi.org/10.1051/ocl.2010.0322)
22. Sheridan MA. Lipid dynamics in fish: aspects of absorption, transportation, deposition and mobilization. *Comp. Biochem. Physiol.* 1988;4:679-690. doi: [10.1684/ocl.2010.0322](https://doi.org/10.1684/ocl.2010.0322)
23. Jensen BH, Taylor MH. Lipid transport in female *Fundulus heteroclitus* during the reproductive season. *Fish Physiol. and Biochem.* 2002;25:141-151. doi: [10.1023/A:1020564121935](https://doi.org/10.1023/A:1020564121935)
24. Çelik M, Diler A, Küçükgülmez A. A comparison of the proximate compositions and fatty acid profiles of zander (*Sander lucioperca*) from two different regions and climatic condition. *Food Chemistry*. 2005;92:637-641. doi: [10.1016/j.foodchem.2004.08.026](https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2004.08.026)
25. Grigorakis K, Alexis MN, Taylor KDA, Hole M. Comparison of wild and cultured gilthead sea bream (*Sparus aurata*); composition, appearance and seasonal variations. *International Journal of Food Science and Technology*. 2002;37:477-484. doi: [10.1046/j.1365-2621.2002.00604.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2621.2002.00604.x)

26. Gandotra R, Sharma M, Kumari R. Studies on the seasonal variations in proximate composition of *Labeo boga*. *International Journal of Scientific Research and Modern Education (IJSRME)*. 2017;2:1269-1278. doi: [10.13140/rg.2.2.22736.81926](https://doi.org/10.13140/rg.2.2.22736.81926)
27. Yeganeh S, Shabanpour B, Hosseini H, Imanpour MR, Shabani A. Comparison of farmed and wild common carp (*Cyprinus carpio*): Seasonal variations in chemical composition and fatty acid profile. *CJFS*. 2012;0 (6):503-511. doi: [10.17221/455/2011-CJFS](https://doi.org/10.17221/455/2011-CJFS)
28. Venkatesan V, Gandhi V, Zacharia PU. Observations on the utilization of the biochemical constituents during maturation of the butterfish *Scatophagus argus* (L. 1766) from Palk Bay, south east coast of India. *Ind. J. Marine Sci.* 2013;42(1):75-81. doi: [10.15406/jamb.2015.02.00041](https://doi.org/10.15406/jamb.2015.02.00041)
29. Kurita Y. Energetics of reproduction and spawning migration for Pacific saury (*Cololabis saira*). *Fish Physiol. and Biochem.* 2003;28:271-272. doi: [10.1023/B:FISH.0000030550.48016.37](https://doi.org/10.1023/B:FISH.0000030550.48016.37)
30. Shatunovskiy MI, Belyanina TN. Sozrevanie i plodovitost' ryb v predelakh pokoleniya v svyazi s ikh fiziologicheskoy neodnorodnost'yu [Maturation and fecundity of fish within a generation in regard to their physiological heterogeneity]. In: *Obmen veshchestv i biokhimiya ryb* [Metabolism and biochemistry of fish]. Moscow: Nauka Publ.; 1967. pp. 38-44. In Russian
31. Matishov GG, Balykin PA, Geraskin PP. Rezul'taty ikhtiologicheskikh issledovaniy na Nizhney Volge [Results of ichthyological studies on the Lower Volga]. Matishov GG, editor. Rostov-on-Don: Southern Scientific Center of RAS Publ.; 2015. p. 72 In Russian
32. Sergeeva SG, Kornienko GG. Morphophysiological specificities of maturation of the Azov roach *Rutilus rutilus* L. *Veterinarnaya patologiya = Veterinary Pathology*. 2016;3(57):71-79. In Russian
33. Kornienko GG, Bugaev LA, Sergeeva SG, Ruzhinskaya LP, Dudkin SI, Tsema NI, Voykina AV. Physiological aspects of growth, sexual cycle and ripening of so-iyu mullet (*Liza haematocheilus*, Temminck & Shlegel) in the Azov-Black Sea basin. *Veterinarnaya patologiya = Veterinary Pathology*. 2020;1(71):78-90. doi: [10.25690/VETPET.2020.1.71.011](https://doi.org/10.25690/VETPET.2020.1.71.011). In Russian
34. Metallov GF, Geraskin PP, Kushnarenko AI, Aksenov VP, Vetlugina TA, Fayzulina DR. Mnogoletnyaya dinamika lipidnogo i belkovogo obmenov u kaspiskoy vobly [Long-term dynamics of lipid and protein metabolism in the Caspian roach]. In: *Kompleksnyy podkhod k probleme sokhraneniya i vosstanovleniya bioresursov Kaspiskogo basseyne* [An integrated approach to the problem of conservation and restoration of biological resources of the Caspian basin. Proc. of the Sci. Conf.]. Astrakhan': CaspNIIRKh Publ.; 2008. pp. 244-247. In Russian
35. Geraskin PP, Fayzulina DR, Metallov GF, Dubovskaya AV, Aksenov VP, Galaktionova ML. Osobennosti fiziologicheskogo sostoyaniya vobly (*Rutilus rutilus caspicus*) Volgo-Kaspiskogo basseyne v period nerestovoy migratsii [Features of physiological state of the roach *Rutilus rutilus caspicus* during their spawning migration in the Volga-Caspian basin]. In: *Ekologicheskie issledovaniya Kazakhskogo sektora Kaspiskogo morya i pribrezhnoy zony*. [Ecological studies of the Kazakh sector of the Caspian Sea and its coastal zone. Proc. of the Sci. Conf.]. Kazakhstan, Almaaty: Publishing house of "KAPE"; 2011. pp. 40-45. In Russian
36. Fayzulina DR, Geraskin PP. Physiological and biochemical characteristics of roach (*Rutilus rutilus caspicus*) and bream (*Abramis brama*) under the present ecological conditions of the Volga-Caspian basin. *Voprosy rybolovstva = Problems of Fisheries*. 2011;3(47):535-542. In Russian
37. Uslamin DV, Aleshina OA. Struktura populyatsii, fiziologicheskie i biokhimicheskie pokazateli *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) v gradiente solenosti vody [Population structure, physiological and biochemical parameters of *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) vs. the water salinity]. *Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta: Mediko-biologicheskie nauki = Tyumen State University Journal: Medical and Biological Sciences*. 2013;6:71-78. In Russian

38. Kirillov VN. Osobennosti lipidnogo obmena v organizme ryb v usloviyakh povyshennoy mineralizatsii [Lipid metabolism of fish under conditions of increased water mineralization]. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaystvo = Vestnic of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry*. 2009;1:132-133. In Russian
39. Nemova NN, Meshcheryakova OV, Lysenko LA, Fokina NN. The assessment of the fitness of aquatic organisms relying on the biochemical status. *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences*. 2014;5:18-29. In Russian
40. Sidorov VS. Sravnitel'naya biokhimiya ryb i ikh gel'mintov. Lipidy, fermenty, belki [Comparative biochemistry of fish and their helminths. Lipids, enzymes, proteins]. Petrozavodsk: Petrozavodsk Karel. Branch of the USSR Academy of Sciences Publ.; 1977. p. 160. In Russian
41. Kostyleva AA, Flerova EA. Features of chemical composition of muscle tissue of the bream *Abramis brama* of Gorky water reservoir. *Voprosy rybolovstva = Problems of Fisheries*. 2015;4:412-418. In Russian
42. Kalay M, Sangün MK, Ayas D, Göçer M. Chemical composition and some trace element levels of thinlip mullet, *Liza ramada* caught from mersin gulf. *Ekoloji*. 2008;17(68):11-16.
43. Korpakova IG, Afanas'ev DF, Barabashin TO, Bychkova MV, Zhukova SV, Naletova LYu, Volovik SP. The Sea of Azov salinization as one of the possible causes of plankton and benthos communities transformation in 2007-2014. *Zashchita okruzhayushchey sredy v neftegazovom komplekse = Environmental Protection in the Oil and Gas Complex*. 2015;11:16-20. In Russian
44. Afanas'ev DF, Mirzoyan ZA, Saffronova LM, Frolenko LN, Zhivoglyadova LA. Plankton i bentos Azovskogo morya. Mnogoletnyaya dinamika [Plankton and benthos of the Sea of Azov. Long-term dynamics]. In: *Morskie issledovaniya i obrazovanie (MARESEDU-2020)* [Marine Research and Education (MARESEDU-2020)]. Proc. of the IX International conf. (Moscow, Russia, 26-30 October, 2020). Tver: PoliPRESS; 2020. pp. 132-134. In Russian
45. Lapina NN. K otsenke masshtabov nekotorykh obmennyykh protsessov plotvy Mozhayskogo vodokhranilishcha v techenie godovogo tsikla [On the assessment of some metabolic processes in the Mozhaisk reservoir roach during their annual cycle development]. *Biologicheskie nauki*. 1979;2:28-32. In Russian
46. Shikhshabekov MM. Vliyanie izmeneniya usloviy na reproduktivnye tsikly u ryb yuzhnykh shirot [Influence of changed conditions on the reproductive cycles of fish from the southern regions]. In: *Osobennosti reproduktivnykh tsiklov u ryb v vodoemakh yuzhnykh shirot* [Features of reproductive cycles in fish in the waterbodies of southern latitudes]. Moscow: Nauka Publ.; 1985. pp. 134-148. In Russian
47. Guliev RA, Melyakina EI. Some biochemical parameters of blood of Volga Delta fish. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaystvo = Vestnic of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry*. 2014;2:85-91. In Russian
48. Kornienko GG, Kozhin AA, Volovik SP, Makarov EV. Ekologicheskie aspekty biologii i reproduktivnykh tsiklov [Ecological aspects of biology and reproduction]. Rostov-on-Don: Everest Publ.; 1998. 238 p. In Russian
49. Yousefian M, Sheikholeslami M, Amiri M, Hedayatifard AA, Dehpour H, Fazli M, Ghiaci SV, Najafpour SH. Serum biochemical parameter of male and female rainbow trout cultured in Haraz River, Iran. *World Journal of Fish & Marine Sciences*. 2010;2(6):513-518. doi: [10.13140/RG.2.1.4718.0962](https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4718.0962)
50. Bani A, Vayghan AH. Temporal variations in haematological and biochemical indices of the *Caspian kutum*, *Rutilus frisii kutum*. *Ichthyol. Res*. 2011;58:126-133. doi: [10.1007/s10228-010-0199-6](https://doi.org/10.1007/s10228-010-0199-6)
51. De Pedro N, Guijarro AI, Lo'pez-Patino MA, Martí'nez-A'lvarez R, Delgado MJ. Daily and seasonal variations in haematological and blood biochemical parameters in the tench, *Tinca tinca* Linnaeus, 1758. *Aquac. Res*. 2005;36:1185-1196. doi: [10.1111/j.1365-2109.2005.01338.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2005.01338.x)

52. Folmart LC, Moody T, Bonomelli S, Gibson J. Annual cycle of blood chemistry parameters in striped mullet (*Mugil cephalus* L.) and pinfish (*Lagodon rhomboids* L.) from the Gulf of Mexico. *J. Fish Biol.* 1992;41:999-1011. doi: [10.1111/jai.12584](https://doi.org/10.1111/jai.12584)
53. Zhang L, Zhang T, Zhuang P, Zhao F, Wang B, Feng GP, Song C, Wang Y, Xu SJ. Discriminant analysis of blood biochemical parameters at different developmental gonad stages and gender identification for controlled breeding of Amur sturgeon (*Acipenser schrenckii*, Brandt, 1869). *J. Appl Ichthyol.* 2014;30:1207-1211. doi: [10.4236/cm.2012.33020](https://doi.org/10.4236/cm.2012.33020)
54. Persin F. Serum biochemical profiles of captive and wild northern bluefin tuna (*Thunnus thunnus* L. 1758) in the Eastern Mediterranean. *Aquaculture Research.* 2008;39:945-953. doi: [10.1111/j.1365-2109.2008.01954.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.01954.x)
55. Lizenko EI, Sidorov VS, Luk'yanenko VI, Regerand TI, Gur'yanova SD, Vasil'eva TS, Taksheev SA. Obshchaya kharakteristika lipidnogo sostava lipoproteidov syvorotki krovi osetrovyykh (*Acipenseridae*) [General characteristics of lipid composition of sturgeon serum lipoproteins (*Acipenseridae*)]. *Vopr. Ichthyology = Journal of Ichthyology.* 1995;35(4):553-557. In Russian
56. Wallaert Ch, Babin PKJ. Age-related, sex-related and seasonal changes of plasma lipoprotein in trout. *J. of Lipid Res.* 1994;35:1619-1633. doi: [10.1016/S0022-2275\(20\)41160-5](https://doi.org/10.1016/S0022-2275(20)41160-5)
57. Regerand TI, Lizenko MV, Lizenko EI. Rol' razlichnykh faktorov v formirovaniy lipidnogo sostava lipoproteidov ryb [The role of various factors in the formation of the lipid composition of fish lipoproteins]. In: *Biologicheskie resursy Belogo morya i vnutrennikh vodoemov Evropeyskogo Severa* [Biological resources of the White Sea and inland waters of European North. Proc. of the XXVIII Intern. Conf. (Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia, 5-8 October, 2009)]. Petrozavodsk: Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences; 2009. p. 659. In Russian
58. Gurin VN. Obmen lipidov pri gipotermii, gipertermii i likhoradke [Lipid metabolism in hypothermia, hyperthermia and fever]. Minsk: Belarus, 1986 p. 190. In Russian
59. Popova LV. Nekotorye pokazateli lipidnogo obmena u poluprokhodnoy volzhskoy sterlyadi [Some indicators of lipid metabolism in the semi-migratory Volga sterlet]. *Informatsionnyy byulleten' № 60* [Newsletter № 60]. Leningrad: Nauka Publ.; 1983. pp. 59-61. In Russian
60. Ozerlyuk ND. Fenomenologiya i mekhanizmy adaptatsionnykh protsessov [Phenomenology and mechanisms of adaptation processes]. Moscow: Moscow State University Publ.; 2003. 215 p. In Russian
61. Smirnov LP, Bogdan VV. Lipidy v fiziologo-biokhimicheskikh adaptatsiyakh ektotermnykh organizmov k abioticheskim i bioticheskim faktoram sredy [Lipids in physiological and biochemical adaptations of ectothermic organisms to abiotic and biotic environmental factors]. Moscow: Nauka Publ.; 2007. 184 p. In Russian

Информация об авторах:

Сергеева Светлана Григорьевна, канд. биол. наук, в.н.с. сект. физиологии и биохимии, Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Россия, 344002, г. Ростов-на-Дону, ул. Береговая, д. 21 В).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0001-5685-8709>

E-mail: sgs1301@yandex.ru

Бугаев Леонид Анатольевич, канд. биол. наук, доцент, зав. лаб. молекулярной генетики, физиологии и болезней рыб, Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Россия, 344002, г. Ростов-на-Дону, ул. Береговая, д. 21 В).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-4440-0845>

E-mail: bugaev_l_a@azniir.kh.ru

Войкина Анна Владимировна, канд. биол. наук; зав. сект. физиологии и биохимии, Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института

рыбного хозяйства и океанографии (Россия, 344002, г. Ростов-на-Дону, ул. Береговая, д. 21 В).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0001-8953-8154>

E-mail: voykina_a_v@azniirrh.ru

Цыбульская Марина Анатольевна, гл. спец., сект. физиологии и биохимии, Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Россия, 344002, г. Ростов-на-Дону, ул. Береговая, д. 21 В).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-0134-0934>

E-mail: tsybulskaya_m_a@azniirrh.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Sergeeva Svetlana G., Cand. Sci (Biol), Leading Researcher, Sector of Physiology and Biochemistry, Azov-Black Sea Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, 21 B Beregovaya Str., Rostov-on-Don 344002, Russian Federation

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0001-5685-8709>

E-mail: sgs1301@yandex.ru

Bugaev Leonid A., Cand. Sci (Biol), Senior Researcher, Head of the Laboratory of Molecular Genetics, Physiology and Diseases of Fish, Azov-Black Sea Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, 21 B Beregovaya Str., Rostov-on-Don 344002, Russian Federation

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-4440-0845>

E-mail: bugaev_l_a@azniirrh.ru

Voikina Anna V., Cand. Sci (Biol), Head of the Sector of Physiology and Biochemistry, Azov-Black Sea Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, 21 B Beregovaya Str., Rostov-on-Don 344002, Russian Federation

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0001-8953-8154>

E-mail: voykina_a_v@azniirrh.ru

Tsybulskaya Marina A., Head of the Special Sector of Physiology and Biochemistry, Azov-Black Sea Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, 21 B Beregovaya Str., Rostov-on-Don 344002, Russian Federation

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-0134-0934>

E-mail: tsybulskaya_m_a@azniirrh.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 29.03.2021 г.; повторно 13.07.2021 г.;
принята 17.02.2022 г.; опубликована 20.05.2022 г.*

*Received 29 March 2021; Revised 13 July 2021;
Accepted 17 February 2022; Published 20 May 2022.*

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Научная статья

УДК 582.657.2:581.96(571.1/.5)

doi: 10.17223/19988591/57/8

Находка *Polygonum arenarium* Waldst et Kit. в Западной Сибири

Наталья Николаевна Тупицына¹, Наталья Владимировна Хозяинова²

¹ Красноярский государственный педагогический университет им. В.П. Астафьева,
Красноярск, Россия

² Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия

¹ florاناتalka@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2191-9740>

² hozainovanv@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9522-9374>

Аннотация. Приведено новое местонахождение очень редкого в Западной Сибири вида, который был собран при изучении флоры и растительности северной лесостепи Армизонского района Тюменской области в полевой сезон 2017 г. Определение видовой принадлежности позволило отождествить его с *Polygonum arenarium* Waldst et Kit. – спорыш песчаный – из подсекции *Arenaria* Tzvel. типовой секции рода *Polygonum* L. Вид найден после более чем столетнего перерыва в новом месте произрастания: «Тюменская область, Армизонский р-н, окр. д. Прохорова, у кладбища. Солонец. 55°55'15" с.ш. 67°23'30" в.д. 07.07.2017 г.», прорезанном колеями автотранспорта, почвы сырые. Травяной покров распределяется неравномерно, проективное покрытие колеблется от 60 до 80%. Высота травостоя 40–55 см, видовая насыщенность – 21 вид. Особи *P. arenarium* в данном растительном сообществе располагаются скученно, одним пятном в обилии ср, находятся в фазе бутонизации. Популяцию спорыша можно классифицировать как генеративную, полночленную. Ранее вид собирался в Западной Сибири И.Я. Словцовым «окр. д. Переваловой...» 1891 г. и А.Я. Гордягиным «...южн. полов. Тобольск. губ...». 1901 г. (этикетки ТГУ). Однако сибирские образцы этого вида в Гербариях ALTB, NS, NSK, TK отсутствуют. Приведены номенклатурная и морфологическая характеристика вида, сравнение с близким видом той же подсекции *P. pseudoarenarium* Klokov и видами подсекции *Patula* Tzvel. Данная находка позволит включить этот вид во флору Сибири.

Ключевые слова: *Polygonum arenarium* Waldst et Kit., *Polygonum*, подсекция *Arenaria* Tzvel., новое местонахождение, Западная Сибирь

Благодарности: авторы благодарят А.А. Кузнецова, Н.В. Курбатскую за помощь в предоставлении материалов по *Polygonum arenarium* из коллекции Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета (ТК); Н.В. Прийдак, выполнившую оригинальный рисунок *P. arenarium* с образца, собранного в изученном сообществе.

Для цитирования: Тупицына Н.Н., Хозяинова Н.В. Находка *Polygonum arenarium* Waldst et Kit. в Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 57. С. 158–166. doi: 10.17223/19988591/57/8

Finding *Polygonum arenarium* Waldst et Kit. in the West Siberia

Natalia N. Tupitsyna¹, Natalia V. Khozyainova²

¹ V.P. Astafyev Krasnoyarsk State Pedagogical University, Krasnoyarsk, Russian Federation

² Tyumen State University, Tyumen, Russian Federation

¹ floranatalka@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2191-9740>

² hozainovanv@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9522-9374>

Summary. When studying flora and vegetation of the northern forest-steppe of Armizon District, Tyumen Region, in the field season of 2017, herbarium material was collected. Determination of its species affiliation made it possible to identify it as *Polygonum arenarium* Waldst et Kit. – sand knotweed – of the subsection *Arenaria* Tzvel. of the typical section of *Polygonum* L. genus that was found in the south of Tyumen Region after more than a century break in a new habitat. Previously, this species had been collected here by Slovtsov I.Y. "in the vicinity of Perevalova Village..." in 1891 and by Gordyagin A.Y. "... the southern part of the Tobolsk Governorate..." in 1901 (labels of Tomsk State University). However, there are no Siberian specimens of this species in the Herbaria of ALTB, NS, NSK, TK.

The research shows a new location of this very rare species in Western Siberia – "Tyumen Region, Armizon District, vicinity of Prokhorova Village, near Solonets Cemetery, 7 July, 2017", as well as a description of the halophilic plant community in which the species was found: 100 m²; cut by tracks of vehicles, the soil is wet; grass cover is uneven, the projective cover ranges from 60% to 80%; the grass stand height is 40-55 cm, the richness in species is 21: *Artemisia nitrosa* Weber ex Stechm. and *Puccinellia tenuissima* Litv. ex V. I. Krecz. (cop1) are dominant, *Artemisia laciniata* Willd., *Chenopodium glaucum* L., *Limonium gmelinii* Kuntze, *Juncus gerardii* Loisel., *J. compressus* Kunth, *Veronica spicata* L., *Alopecurus arundinaceus* Poir., *Elymrous mutabilis* (Drob.) Tzvel., *Rumex pseudonatronatus* (Borbás) Murb. Myosurus minimus L., *Polygonum neglectum* Besser., *Lepidium ruderales* L., *Psammophil-iella muralis* (L.) Ikonn grow in lower abundance (sp); *Inula britannica* L., *Allium angulosum* All., *Agrostis tenuis* Bastard ex Roem et Schult., *Potentilla argentea* L., *Tri-pleurospermum perforatum* (Mérat) M. Lainz are also present (sol). Individual *P. are-nariums* are crowded in this plant community, in the form of one spot in abundance sp, they are in a budding phase. The knotweed population can be classified as generative and full-bodied. The nomenclative and morphological characteristics of the species are given, the species is compared to a closely related species of the same subsection *P. pseudoarenarium* Klokov, and to species of the close subsection *Patula* Tzvel.

In the Siberian enclave, the species dwells in its characteristic alkaline community which convinces of the aboriginal nature of the species, however given the place of growth (near the cemetery) and the anthropogenic disturbance of the community (vehicle tracks) it cannot be ruled out that it was introduced here. It is not possible to make a final conclusion due to insufficient study of the issue.

The paper contains 1 Figure, 1 Table, and 15 References.

Keywords: *Polygonum arenarium* Waldst et Kit., genus *Polygonum*, subsection *Arenaria* Tzvel., new location, West Siberia

Acknowledgments: The authors are grateful to Alexander Kuznetsov and Natalya Kurbatskaya for their assistance in providing materials on *P. arenarium* from the collection of P.N. Krylov Herbarium, Tomsk State University, as well as to N.V. Priydak who has made the original pattern of *P. arenarium* from the studied community.

For citation: Tupitsyna NN, Khozyainova NV. Finding *Polygonum arenarium* Waldst et Kit. in the West Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;57:158-166. doi: 10.17223/19988591/57/8

Введение

Polygonum arenarium Waldst et Kit. – спорыш песчаный – из подсекции *Arenaria* Tzvel. типовой секции рода *Polygonum* L. описан F.P.A. Waldstein и P. Kitaibel [1. P. 69] из Венгрии. Распространен на юго-востоке Средней и в Восточной Европе: бассейн Днепра, юг Молдавии, Причерноземье [2, 3], в Средней Азии: Приаральские Каракумы, низовье р. Сарысу, Тянь-Шань [4, 5]. Обитает на песках [3, 6–8], солонцах [4, 5, 7], каменистых склонах [9]. Для флоры Западной Сибири вид указан П.Н. Крыловым [6] по данным И.Я. Словцова. Данная находка позволит включить этот вид во флору Сибири.

Цель данной работы – охарактеризовать обнаруженный вид *Polygonum arenarium* и сообщество, в котором он найден, привести сравнительные признаки с близким видом *P. pseudoarenarium* Klovov и с видами подсекции *Patula* Tzvel.

Материалы и методика исследования

При изучении флоры и растительности северной лесостепи Армизонского района Тюменской области в полевой сезон 2017 г. Н.В. Хозяиновой собран материал, определение видовой принадлежности которого позволило отождествить его с *P. arenarium*. Идентификация вида проведена с помощью описания этого вида, данного F.P.A. Waldstein, P. Kitaibel [1] и П.Н. Крыловым [6], а также по информации из ключа рода *Polygonum* Н.Н. Цвелёва [3]. Изучены гербарные образцы этого вида, хранящиеся в Гербарии ТК, из некоторых губерний европейской России, Грузинской и Казахской ССР.

Просмотр коллекций Гербариев им. И.М. Красnobорова (Новосибирск, NS) и М.Г. Попова (Новосибирск, NSK) Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, им. П. Н. Крылова Томского государственного университета (Томск, ТК) и Южно-Сибирского ботанического сада (Барнаул, ALTB) показал отсутствие гербарного материала по этому виду из Сибири. По этой причине вид не был включен во «Флору Сибири» [10] и «Определитель растений Тюменской области» [11]. В Гербарии ТК имеются этикетки И.Я. Словцова «окрестн. д. Переваловой; на возвыш. сух. местах; песчаная; островк. в изобилии... 1891 г.» (процитированные П.Н. Крыловым [6]) и А.Я. Гордягина «Западн. Сибирь (зауральск. ч. Пермской, южн. полов. Тобольск. губ. и Акмолинск. область) 1901 г.

Собранный в 2017 г. образец хранится в Гербарии им. Л.М. Черепнина Красноярского государственного педагогического университета (KRAS).

Результаты исследования и обсуждение

Изучение флористических работ России и сопредельных государств [2–9], а также признаков образца *P. arenarium*, собранного в Тюменской области, позволили составить номенклатурную и морфологическую характеристику вида.

Polygonum arenarium Waldst et Kit., 1801, Descr. Icon. Pl. Rar. Hung. 1: 69; Крылов, 1930, Фл. Зап. Сиб. 855; Комаров, 1936, во Фл. СССР, 5: 637, р. р.; Байтенов, Павлов, 1960, во Фл. Казах. 3: 163; Чукавина, 1971, в Опред. раст. Ср. Азии, 2: 215; Akeroyd, Webb a. Chater, 1993, Fl. Europ. 1: 94, р. р.; Цвелёв, 1996, во Фл. Вост. Европы, 9: 149; Цвелёв, 2012, в Консп. фл. Вост. Европы, 1: 329 – спорыш песчаный.

Однолетнее, гетерофильное растение до 55 см высотой. Главный побег прямостоячий, от основания ветвистый; боковые побеги косо вверх направленные или приподнимающиеся. Листья в верхней части главного и боковых побегов сильно уменьшенные, не превышают цветков. Листовые пластинки зеленые, на черешках 0,2 см длины, линейно-ланцетные или линейные, 1,5–4,5 см длины и 0,1–0,5 см ширины, на верхушке острые, в основании оттянутые, по краю плоские, снизу с едва заметными боковыми жилками. Раструбы с 6–7 жилками, в нижней части буроватые, в верхней – серебристые, расщепляющиеся. Цветки в парциальных соцветиях по (1) 2–3 расположены в пазухах сильно уменьшенных листьев и безлистных раструбов, скупены на верхушках побегов. Цветоножка равна околоцветнику. Околоцветник при плоде воронковидный, 2,0–2,5 мм длины, 3,0–4,0 мм ширины, с беловатыми, розоватыми по краям долями и слабыми жилками, надрезан на 3/4–4/5 своей длины. Плод 2,0–3,0 мм длины, темно-бурый, блестящий, гладкий, с гранями почти одинаковой ширины, выдается из околоцветника (рис. 1).

Отличительные признаки *P. arenarium* от близкого вида этой же подсекции *P. pseudoarenarium*, обитающего в Челябинской области [12], и видов подсекции *Patula* даны в таблице.

От видов близкой подсекции *Patula*, обитающих в Сибири (*P. novoasicanicum* Klokov, *P. patulum* M. Bieb., *P. subaphyllum* Sumnev.) *P. arenarium* отличается хорошо отграниченными от вегетативной части, почти безлистными, короткими соцветиями, обычно отклоненными в сторону от главной оси, широко раскрытым, воронковидным околоцветником, блестящими, гладкими плодами, поздним цветением (VII–IX).

Место обитания: «Тюменская обл., Армизонский р-н, окр. д. Прохорова, у кладбища. Солонец. 55°55'15" с.ш. 67°23'30" в.д. 07.07.2017 г.». Для северной лесостепи Тюменской области, где был обнаружен *P. arenarium*, характерно сочетание разнотравно-злаковых остепненных лугов с галофильными растительными сообществами [13, 14].

Описание полынно-бескильницевого ассоциации с участием *P. arenarium* выполнено с определением обилия видов по шкале Друде [15].

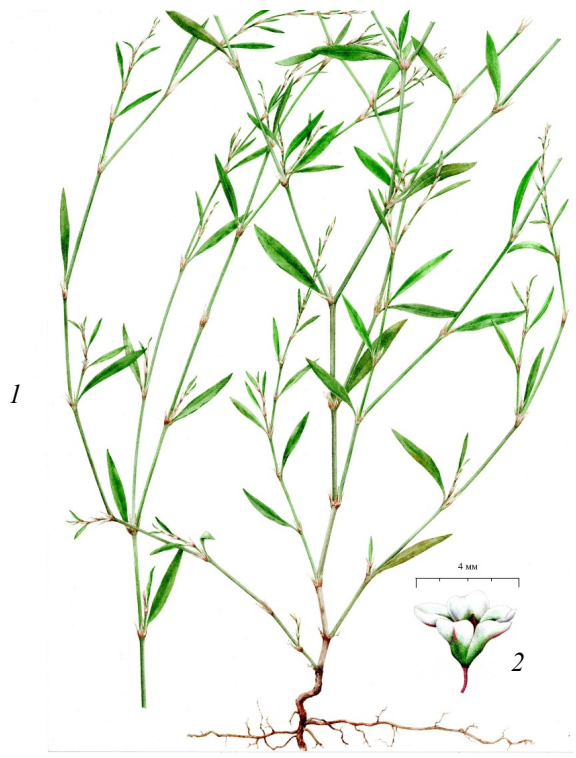


Рис. 1. *Polygonum arenarium*: 1 – внешний вид; 2 – околоцветник при плоде
[**Fig. 1.** *Polygonum arenarium*: 1 - Habitus; 2 - Fruit perianth]

**Отличительные признаки *Polygonum arenarium*
от *Polygonum pseudoarenarium* и видов подсекции *Patula***
[Distinctive differences of *Polygonum arenarium* from *Polygonum pseudoarenarium*
and *Patula* subsection species]

П/сек-ция [Subsec- tion]	Вид [Species]	Форма листо- вых пластинок [Leaf blade shapes]	Околоцветник во время цветения [Perianth during flowering]	Плод [Fruit]
Arenaria	<i>P. arenarium</i>	Линейно- ланцетная, линейная [Linear- lanceolate, linear] (1: 10)	Воронковидный, 3–4 мм шир. [Funnel-shaped 3-4 mm width]	2,0–3,0 мм дл., темно- бурый, блестящий, глад- кий, выдается из около- цветника [2.0-3.0 mm long, dark brown, shiny, smooth, protruding from the perianth]
	<i>P. pseu- doarenarium</i>	Эллиптиче- ская, ланцетная [Elliptical, lanceolate] (1: 2)	Воронковидный, 2–3 мм шир. [Funnel-shaped 2-3 mm width]	2,0–3,0 мм дл., темно- бурый, блестящий, глад- кий, выдается из около- цветника [2.0-3.0 mm long, dark brown, shiny, smooth, protruding from the perianth]

Продолжение таблицы [Table (continuade)]

П/секция [Subsection]	Вид [Species]	Форма листовых пластинок [Leaf blade shapes]	Околоцветник во время цветения [Perianth during flowering]	Плод [Fruit]
Patula	<i>P. novoascanicum</i>	Узколанцетная, линейноланцетная [Narrow-lanceolate, linear-lanceolate] (5–10: 1)	Бокаловидный, 1,6–2,4 мм дл., надрезан на 2/3 своей длины [Goblet shaped, 1,6-2,4 mm long, incised at 2/3 of its length]	1,6–2,4 мм дл., слабо блестящий, мелкобугорчатый, немного выдается из околоцветника [1.6-2.4 mm long, slightly shiny, finely tuberculate, protruding slightly from the perianth]
	<i>P. patulum</i>	Ланцетная, узколанцетная [Lanceolate, narrow lanceolate] (2–5: 1)	Продолговатояйцевидный, 2,4–3,0 мм дл., надрезан на 3/4 своей длины [Oblong-ovate, 2.4–3.0 mm long, incised at 3/4 of its length]	2,0–2,6 мм дл., матовый, продольноморщинистый, обычно скрыт в околоцветнике [2.0-2.6 mm long, dull, longitudinally wrinkled, usually hidden in the perianth]
	<i>P. subaphyllum</i>	Линейноланцетная [Linear-lanceolate] (10: 1)	Продолговатояйцевидный, 2,2–2,8 мм дл., надрезан на 2/3 своей длины [Oblong-ovate, 2,2-2,8 mm long, incised at 3/4 of its length]	2,5–3,0 мм дл., блестящий, мелкобугорчатый, с вогнутыми гранями, обычно скрыт в околоцветнике [2.5-3.0 mm long, shiny, finely tuberculate, with concave edges, usually hidden in the perianth]

Солонец площадью около 100 м² прорезан колеями автотранспорта, почвы сырые. Травяной покров распределяется неравномерно, проективное покрытие колеблется от 60 до 80%. Высота травостоя 40–55 см, видовая насыщенность – 21 вид. Доминируют *Artemisia nitrosa* Weber ex Stechm. и *Puccinellia tenuissima* Litv. ex V. I. Krecz. (cop₁), в меньшем обилии (sp) произрастают *Artemisia laciniata* Willd., *Chenopodium glaucum* L., *Limonium gmelinii* Kuntze, *Juncus gerardii* Loisel., *J. compressus* Kunth, *Veronica spicata* L., *Alopecurus arundinaceus* Poir., *Elymus mutabilis* (Drob.) Tzvel., *Rumex pseudonatronatus* (Borbás) Murb. *Myosurus minimus* L., *Polygonum neglectum* Besser., *Lepidium ruderales* L., *Psammophiliella muralis* (L.) Ikonn. Присутствуют луговые виды (sol): *Inula britannica* L., *Allium angulosum* All., *Agrostis tenuis* Bastard ex Roem et Schult., *Potentilla argentea* L., *Tripleurospermum perforatum* (Mérat) M. Lainz.

P. arenarium в данном фитоценозе располагается скученно, одним пятном в обилии sp. Особи в сообществе находятся в фазе бутонизации, полегают. Популяцию спорыша можно классифицировать как генеративную, полночленную.

Заключение

Гербарный материал, собранный после более чем столетнего перерыва на юге Тюменской области в новом месте произрастания, подтвердил су-

ществование на этой территории европейско-среднеазиатского вида *P. arenarium* Waldst et Kit. – спорыш песчаный – из подсекции *Arenaria* Tzvel. типовой секции рода *Polygonum* L. В сибирском анклав вид обитает в свойственном ему солонцеватом сообществе (обилие sp), что убеждает в аборигенной природе вида, однако, учитывая место произрастания (у кладбища) и антропогенную нарушенность фитоценоза (колеи автотранспорта), нельзя исключить и его заносное здесь нахождение. Окончательный вывод возможен при достаточной изученности вопроса.

Список источников

1. Waldstein F.P.A., Kitaibel P. Descriptiones et icones plantarum rariorum Hungariae. Vol. 1. Viena : Typis Matthiae Andreae Schmidt, Caes. Reg. Aul. Typogr., 1801. 182 p.
2. Akeroyd J.R., Webb D.A., Chater A.O. *Polygonum* L. // Flora Europaea. Vol. 1 / edited by T.G. Tutin, N.A. Burges, A.O. Chater et al. Cambridge : Cambridge University Press, 1993. PP. 91–97.
3. Цвелёв Н.Н. Род спорыш – *Polygonum* L. // Флора Восточной Европы. Т. 9 / под ред. Н.Н. Цвелёва. СПб. : Мир и семья-95, 1996. С. 136–150.
4. Байтенов М.Б., Павлов Н.В. Сем. Гречишные – Polygonaceae // Флора Казахстана Т. 3 / под ред. Н.В. Павлова. Алма-Ата : Изд-во АН Каз. ССР, 1960. С. 90–179.
5. Чукавина А.П. Род *Polygonum* L. – Горлец // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Т. 2 / под ред. С.С. Ковалевской. Ташкент : Изд-во ФАН Узб. ССР, 1971. С. 201–220.
6. Крылов П.Н. *Polygonum* L. Гречиха // Флора Западной Сибири. Вып. 4. Томск : Красное знамя, 1930. С. 849–870.
7. Комаров В.Л. Секция *Avicularia* Meissn. // Флора СССР. Т. 5 / под ред. В.Л. Комарова. М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1936. С. 596–643.
8. Цвелёв Н.Н. Сем. Polygonaceae Juss. – Спорышевые (Гречиховые) // Конспект флоры Восточной Европы. Т. 1 / под ред. Н.Н. Цвелёва. СПб. ; М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. С. 317–332.
9. Семиотрочева Н.Л. Сем. Гречишные – Polygonaceae Lindl. // Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Т. 1 / отв. ред. В.П. Голоскоков. Алма-Ата : Изд-во «Наука» Казахской ССР, 1969. С. 236–271.
10. Тупицына Н.Н., Кашина Л.И. Сем. Polygonaceae Juss. – Гречишные // Флора Сибири Т. 5 / под ред. Л.И. Малышева. Новосибирск : Наука, 1992. С. 87–135.
11. Глазунов В.А., Науменко Н.И., Хозяинова Н.В. Сем. 47. Polygonaceae Juss. – Гречишные // Определитель растений Тюменской области / под ред. Н.И. Науменко. Тюмень : Проспект, 2017. С. 317–336.
12. Куликов П.В. Род 7. *Polygonum* L. – Спорыш // Определитель сосудистых растений Челябинской области / под ред. В.А. Мухина. Екатеринбург : УрО РАН, 2010. С. 241–244.
13. Растительный покров Западно-Сибирской равнины / И.С. Ильина, Е.И. Лапшина, Н.Н. Лавренко и др. / отв. ред. В.В. Воробьев, А.В. Белов. Новосибирск : Наука, 1985. 251 с.
14. Науменко Н.И. Флора и растительность Южного Зауралья. Курган : Изд-во Курганского гос. ун-та, 2008. 512 с.
15. Drude O. Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart : J. Engelhorn, 1890. 582 S.

References

1. Waldstein FPA, Kitaibel P. Descriptiones et icones plantarum rariorum Hungariae. Viena: Typis Matthiae Andreae Schmidt, Caes. Reg. Aul. Typogr.; 1801. Vol. 1. 182 p.

2. Akeroyd JR, Webb DA, Chater AO. *Polygonum* L. In: *Flora Europaea*. Vol. 1. Tutin TG, Burges NA, Chater AO, et al., editors. Cambridge: Cambridge University Press; 1993. pp. 91-97.
3. Tsvelev NN. Rod sporysh – *Polygonum* L. [Genus *Polygonum* L.] In: *Flora Vostochnoy Yevropy* [Flora of Eastern Europe]. Vol. 9. Tsvelev NN, editor. St. Petersburg: Mir i Sem'ya-95 Publ.; 1996. pp. 136-150. In Russian
4. Baytenov MB, Pavlov NV. Sem. Grechishnyye – Polygonaceae [Polygonaceae Family]. In: *Flora Kazakhstana* [Flora of Kazakhstan]. Vol. 3. Pavlov NV, editor. Alma-Ata: AN Kaz. SSR Publ.; 1960. pp. 90-179. In Russian
5. Chukavina AP. Rod *Polygonum* L. – Gorets [*Polygonum* L. – Knotweed]. In: *Opredelitel' rasteniy Sredney Azii. Kriticheskiy konspekt flory* [Plant identification key for Central Asia. A critical synopsis of the flora]. Vol. 2. Kovalevskaya SS, editor. Tashkent: FAN Uzb. SSR Publ.; 1971. pp. 201-220. In Russian
6. Krylov PN. *Polygonum* L. Grechikha [*Polygonum* L. Knotweed]. In: *Flora Zapadnoy Sibiri* [Flora of the West Siberia]. Iss. 4. Tomsk: Krasnoye znamya Publ.; 1930. pp. 849-870. In Russian
7. Komarov VL. Sektsiya *Avicularia* Meissn [Section *Avicularia* Meissn]. In: *Flora SSSR* [Flora of the USSR]. Vol. 5. Komarov VL, editor. Moscow; Leningrad: AN SSSR Publ.; 1936. pp. 596-643. In Russian
8. Tsvelev NN. Sem. Polygonaceae Juss. – Sporyshevyye (Grechikhovyye) [Polygonaceae Family – Knotweed (Smartweed-Buckwheat) family]. In: *Konspekt flory Vostochnoy Yevropy* [Synopsis of the flora of Eastern Europe]. Vol. 1. Tsvelev NN, editor. St. Petersburg; Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2012. pp. 317-332. In Russian
9. Semiotrocheva NL. Sem. 37. Grechishnyye – Polygonaceae Lindl. [Fam. 37. Knotweed Family – Polygonaceae Lindl.] In: *Illyustrirovannyi opredelitel' rasteniy Kazakhstana* [Illustrated plant identification key for Kazakhstan]. Vol. 1. Goloskokov VP, editor. Alma-Ata: Nauka Kazakhskoy SSR Publ.; 1969. pp. 236-271. In Russian
10. Tupitsyna NN, Kashina L. Sem. Polygonaceae Juss. – Grechishnyye [Polygonaceae Juss. – Knotweed Family]. In: *Flora Sibiri*. Vol. 5. Malyshev LI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1992. pp. 87-135. In Russian
11. Glazunov VA. Sem. 47. Polygonaceae Juss. – Grechishnyye [Fam. 47. Polygonaceae Juss. – Knotweed Family]. In: *Opredelitel' rasteniy Tyumenskoy oblasti* [Plant identification key for Tyumen region]. Naumenko NI, editor. Tyumen: RG «Prospekt»; 2017. pp. 317-336. In Russian
12. Kulikov PV. Rod 7. *Polygonum* L. – Sporysh [Gen. 7. *Polygonum* L. – Knotgrass]. In: *Opredelitel' sosudistykh rasteniy Chelyabinskoy oblasti* [Vascular plant identification key for Chelyabinsk region]. Mukhin VA, editor. Yekaterinburg: URO RAN Publ.; 2010. pp. 241-244. In Russian
13. Il'ina IS, Lapshina YI, Lavrenko NN, et al. *Rastitel'nyy pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny* [Vegetation cover of the West Siberian plain]. Vorob'yev VV, Belov AV, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1985. 251 p. In Russian
14. Naumenko NI. *Flora i rastitel'nost' Yuzhnogo Zaural'ya*: Monografiya [Flora and vegetation of the Southern Trans-Ural Region: Monograph]. Kurgan: Kurgan State Univ. Publ.; 2008. 512 p.
15. Drude O. *Handbuch der Pflanzengeographie*. Stuttgart: J. Engelhorn; 1890. 582 s. In Russian

Информация об авторах:

Тупицына Наталья Николаевна, д-р биол. наук, профессор кафедры биологии, химии и экологии, Красноярский государственный педагогический университет им. В.П. Астафьева (Россия, 660049, г. Красноярск, ул. Лебедевой, д. 89).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-2191-9740>

E-mail: florاناتalka@mail.ru

Хозяинова Наталья Владимировна, канд. биол. наук, заведующая Гербарием кафедры ботаники, биотехнологии и ландшафтной архитектуры, Институт биологии Тюменского государственного университета (Россия, 625003, г. Тюмень, ул. Володарского, д. 6).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-9522-9374>

E-mail: hozainovanv@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Tupitsyna Natalia N, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Biology, Chemistry and Ecology, V.P. Astafyev Krasnoyarsk State Pedagogical University, 89 A. Lebedevoy Str., Krasnoyarsk 660017, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-2191-9740>

E-mail: floranatalka@mail.ru

Khozyainova Natalia V, Cand. Sci. (Biol.), Head of the Herbarium of the Department of Botany, Biotechnology and Landscape Architecture, Institute of Biology, Tyumen State University, 6 Volodarskogo Str., Tyumen, 625003, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-9522-9374>

E-mail: hozainovanv@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Поступила в редакцию 15.10.2021 г.; повторно 25.01.2022 г.;
принята 17.02.2022 г.; опубликована 20.05.2022 г.*

*Received 15 October 2021; Revised 25 January 2022;
Accepted 17 February 2022; Published 20 May 2022.*