

**ВЕСТНИК
ТОМСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА
БИОЛОГИЯ**

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2024

№ 68

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 6–9 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

Воробьев Д.С. – гл. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Покровский О.С. – зам. гл. редактора (Национальный центр научных исследований, Тулуза, Франция)
Артемов Г.Н. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
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)
Волокитина А.В. – отв. редактор (Институт леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН, Красноярск)
Горошкевич С.Н. – отв. редактор (Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия)
Громоных Т.И. – отв. редактор (Московский политехнический университет, Москва, Россия)
Денисов Е.В. – отв. редактор (НИИ онкологии Томского НИМЦ РАН, Томск, Россия)
Дорогина О.В. – отв. редактор (Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, Россия)
Дюкарев А.Г. – отв. редактор (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск)
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)
Кривец С.А. – отв. редактор (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск)
Кулижский С.П. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Лойко С.В. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Минеева Н.М. – отв. редактор (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН, пос. Борок)
Симакова А.В. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Тарасов В.В. – отв. редактор (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия)
Франк Ю.А. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Шефтель Б.И. – отв. редактор (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия)
Штерншис М.В. – отв. редактор (Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений, Краснодар, Россия)
Раудина Т.В. – отв. секретарь (Томский государственный университет, Томск, Россия)
e-mail: biotsu@mail.ru

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); **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 Вл.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); **Лунашин 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); **Олеников 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); **Торчик В.И.** (Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Беларусь); **Шарахов И.В.** (Политехнический университет Вирджинии, Вирджиния, США).

Издательство: Издательство Томского государственного университета. Редактор В.Г. Лихачева; редактор-переводчик В.В. Воздвиженский; оригинал-макет А.И. Лелюгор; дизайн обложки Л.Д. Кривцова

Подписано в печать 28.12.2024 г. Формат 70×108^{1/16}. Усл. печ. л. 17,8. Тираж 50 экз. Заказ № 6194. Цена свободная. Дата выхода в свет 31.01.2025 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 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 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: 6-9 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

e-mail: biotsu@mail.ru, <http://journals.tsu.ru/biology/en/>

Editor-in-Chief - Danil S. Vorobiev, Tomsk State University (Tomsk, Russia),

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

Associate Editor - Tatiana V. Raudina, Tomsk State University (Tomsk, Russia)

EDITORIAL COUNCIL

Danil S Vorobiev - Editor-in-Chief, Tomsk State University, Tomsk, Russia

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

Gleb N. Artemov - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

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

Maxim V. Bobrovsky - Editor, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, RAS, Pyshechino, Russia

Alexandra V. Volokitina - Editor, Forest Fire Science Laboratory, Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the RAS, Krasnoyarsk, Russia

Sergei N. Goroshkevich - Editor, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia

Tatyana I. Gromovyykh - Editor, Moscow Polytechnic University, Moscow, Russia

Evgeny V. Denisov - Editor, Cancer Research Institute of Tomsk NRMC, Tomsk, Russia

Olga V. Dorogina - Editor, Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia

Anatoliy G. Dukarev - Editor, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia

Andrei A. Zverev - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Yury V. Ivanov - Editor, Timiryazev Institute of Plant Physiology, RAS, Moscow, Russia

Svetlana A. Krivets - Editor, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia

Sergey P. Kulizhskiy - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Sergey V. Loiko - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Natalya M. Mineeva - Editor, Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS, Borok, Russia

Anastasia V. Simakova - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Vladimir V. Tarasov - Editor, Institute of Plant and Animal Ecology, RAS, Yekaterinburg, Russia

Yulia A. Frank - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Boris I. Sheftel - Editor, AN Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, Russia

Margarita V. Shternshis - Editor, All-Russian Research Institute of Biological Plant Protection, Krasnodar, Russia

Tatiana V. Raudina - Associate Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia,

e-mail: biotsu@mail.ru

EDITORIAL BOARD

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'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); **Olenikov 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); **Torchyk VI**, Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (Minsk, Republic of Belarus); **Sharakhov IV**, Virginia Polytechnic Institute and State University (Blacksburg, Virginia, USA)

PUBLISHER: TSU Press (Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation). Editor VG Lihacheva; Translator/Editor VV Vozdvizhenskij; camera-ready copy AI Leloyur; cover design LD Krivtsova.

Passed for printing 28.12.2024. Format 70×108¹/₁₆. Conventional printed sheets 17,8. Circulation is 50 copies. Orders No 6194. Open price. Date of publication 31.01.2025.

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

ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Константинов А.О., Константинова Е.Ю., Новоселов А.А., Зайцева В.Ю., Курасова А.О. Гидроморфные почвы естественных и нарушенных ландшафтов Тура-Тавдинского междуречья (юг Западной Сибири)	6
---	---

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

Коровин А.А., Голембовский В.В., Бабенко А.С., Куровский А.В. Использование технологий вермикомпостирования для утилизации органических отходов	27
--	----

БОТАНИКА

Беляева Т.Н., Прокопьев А.С., Бутенкова А.Н., Катаева Т.Н., Хазина И.В., Кузьмина О.Б., Мелкова О.В. Эколого-биологические особенности <i>Primula macrocalyx</i> Bunge в природе и культуре на юге Томской области	49
--	----

ЗООЛОГИЯ

Антонов И.А. Рогохвосты (Hymenoptera: Siricidae, Xiphydriidae) Байкальской Сибири	78
Коробицын И.Г., Тютеньков О.Ю., Крицков И.В., Мальдонадо М.Д.Д., Кожомина Д.А. Биология серой цапли <i>Ardea cinerea</i> Linnaeus, 1758 и ее роль в биоценозах на юге таежной зоны Западной Сибири (Томская область, Россия)	91
Серёдкин И.В., Петруненко Ю.К., Сутырина С.В. Маркировочное поведение и сезонность его проявления у бурых медведей на Дальнем Востоке России	109

КЛЕТочНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

Зуев Р.В., Криворучко А.Ю., Лиховид Н.Г. Полногеномный поиск генов-кандидатов, ассоциированных с показателем «глубина груди» у овец Северокавказской мясо-шерстной породы	126
---	-----

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Дорошенко О.С., Замощина Т.А., Гостюхина А.А., Жукова О.Б., Светлик М.В. Особенности адаптивно-приспособительных реакций лабораторных животных на многокомпонентный стресс в зимний период года	143
Симон Ю.А., Виноградова Е.П., Козырева А.В., Александров А.Ю., Князева В.М., Станкевич Л.Н., Маркина А.А., Иоффе В.С., Александров А.А. Влияние нокаута гена TAAR1 на характеристики поведения мышей в тесте Порсолта и в приподнятом крестообразном лабиринте	157

ЭКОЛОГИЯ

Горошкевич С.Н. Дифференциация климатических экотипов кедрового стланика (<i>Pinus pumila</i> (Pall.) Regel): опыт исследования <i>ex situ</i>	173
Шепелева Л.Ф., Колесниченко Л.Г., Чураков Е.Е., Пудова М.С., Рожкова-Тимина И.О., Воробьев С.Н. Динамика фитомассы лугов поймы средней Оби в течение вегетационного сезона	195

TABLE OF CONTENTS

SOIL SCIENCE

Konstantinov AO, Konstantinova EYu, Novoselov AA, Zaitseva VYu, Kurasova AO. Hydromorphic soils of natural and disturbed landscapes of the Tura-Tavda interfluvium (south of Western Siberia)	6
--	---

BIOTECHNOLOGY AND MICROBIOLOGY

Korovin AA, Golembovsky VV, Babenko AS, Kurovsky AV. The use of vermicomposting technologies for organic waste disposal	27
---	----

BOTANY

Belyaeva TN, Prokopyev AS, Butenkova AN, Kataeva TN, Khazina IV, Kuzmina OB, Melkova OV. Ecological and biological features of <i>Primula macrocalyx</i> Bunge in nature and culture in the south of the Tomsk region	49
---	----

ZOOLOGY

Antonov IA. Horntails (Hymenoptera: Siricidae, Xiphydriidae) of Baikal Siberia, Russia	78
Korobitsyn IG, Tyutenkov OYu, Krickov IV, Maldonado MDD, Kozhmina DA. Biology of the Grey heron <i>Ardea cinerea</i> Linnaeus, 1758 and its role in biocenoses in the south of the taiga zone of Western Siberia (Tomsk region, Russia)	91
Seryodkin IV, Petrunenko YK, Soutyrina SV. Brown bears marking behavior and its seasonality in the Russian Far East	109

CELL BIOLOGY AND GENETICS

Zuev RV, Krivoruchko AYU, Likhovid NG. Genome-wide search of candidate genes associated with «depth of chest» parameter in Severocavkazskaya sheep breed	126
--	-----

HUMAN AND ANIMALS PHYSIOLOGY

Doroshenko OS, Zamoshchina TA, Gostyukhina AA, Zhukova OB, Svetlik MV. Peculiarities of adaptive-adaptive reactions of laboratory animals to multicomponent stress in the winter period of the year	143
Simon YA, Vinogradova EP, Kozyreva AV, Aleksandrov AY, Knyazeva VM, Stankevich LN, Markina AA, Ioffe VS, Aleksandrov AA. Effect of TAAR1 knockout on behavioural characteristics of mice in the forced swim test and in the elevated plus maze test	157

ECOLOGY

Goroshkevich SN. Differentiation of climatic ecotypes in Siberian dwarf pine (<i>Pinus pumila</i> (Pall.) Regel): in situ research experience	173
Shepeleva LF, Kolesnichenko LG, Churakov EE, Pudova MC, Rozhkova-Timina IO, Vorobyev SN. Dynamics in the phytomass of meadows in the middle Ob floodplain during the growing season	195

ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Научная статья

УДК 631.41(631.445.1)

doi: 10.17223/19988591/68/1

Гидроморфные почвы естественных и нарушенных ландшафтов Тура-Тавдинского междуречья (юг Западной Сибири)

Александр Олегович Константинов¹,
Елизавета Юрьевна Константинова², Андрей Андреевич Новоселов³,
Варвара Юрьевна Зайцева⁴, Алина Олеговна Курасова⁵

^{1, 4, 5} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

² Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия

³ Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-6950-2207>, konstantinov.alexandr72@gmail.com

² <http://orcid.org/0000-0002-9836-8721>, konstantiliza@gmail.com

³ <https://orcid.org/0000-0001-8589-2316>, mr.andreygeo@mail.ru

⁴ <https://orcid.org/0009-0004-9387-6358>, varvara.zaitseva.geo@gmail.com

⁵ <https://orcid.org/0000-0003-4479-3789>, kurasovalina@gmail.com

Аннотация. Настоящее исследование посвящено изучению естественных и антропогенно нарушенных почв гидроморфных ландшафтов окрестностей города Тюмени. Проанализированы содержания и особенности профильного распределения макро- и микроэлементов, а также преобладающие почвообразовательные процессы и их выраженность. Объектами исследований служат торфозем агроминеральный торфяно-окисленно-глеевый (Sapric Drainic Histosol), вскрытый в мелиорированной сильно нарушенной части Тарманского болота, и условно фоновая перегнойно-глеевая омергеленная почва (Sapric Calcic Histosol), располагающаяся в пределах территории биостанции Тюменского государственного университета на озере Кучак. Полученные в ходе исследования результаты позволяют сделать вывод о том, что различия в степени антропогенного преобразования не оказывают существенного влияния на элементный состав почв. Особенности внутрипрофильной дифференциации макро- и микроэлементов в целом демонстрируют выраженное сходство с особенностями морфологического строения почвенных профилей, набором ведущих элементарных почвообразовательных процессов и геохимических барьеров. Роль процессов современного карбонатообразования потенциально значима для формирования радиальной геохимической структуры рассматриваемых почв, локальных геохимических потоков и секвестрации углерода.

Ключевые слова: тяжелые металлы, почвообразовательные процессы, физико-химические свойства почв, *Histosols*, профильная дифференциация, Тюменская область

Источник финансирования: исследования выполнены в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2024-0006; аналитические работы и интерпретация результатов).

Благодарности: авторы признательны С.В. Лойко за участие в полевых работах.

Для цитирования: Константинов А.О., Константинова Е.Ю., Новоселов А.А., Зайцева В.Ю., Курасова А.О. Гидроморфные почвы естественных и нарушенных ландшафтов Тура-Тавдинского междуречья (юг Западной Сибири) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 68. С. 6–26. doi: 10.17223/19988591/68/1

Original article

doi: 10.17223/19988591/68/1

Hydromorphic soils of natural and disturbed landscapes of the Tura-Tavda interfluvium (south of Western Siberia)

**Alexandr O. Konstantinov¹, Elizaveta Yu. Konstantinova²,
Andrey A. Novoselov³, Varvara Yu. Zaitseva⁴, Alina O. Kurasova⁵**

^{1, 4, 5} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

² Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russian Federation

³ University of Tyumen, Tyumen, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-6950-2207>, konstantinov.alexandr72@gmail.com

² <http://orcid.org/0000-0002-9836-8721>, konstantiniza@gmail.com

³ <https://orcid.org/0000-0001-8589-2316>, mr.andreygeo@mail.ru

⁴ <https://orcid.org/0009-0004-9387-6358>, varvara.zaitseva.geo@gmail.com

⁵ <https://orcid.org/0000-0003-4479-3789>, kurasovalina@gmail.com

Summary. The presented paper is devoted to the ecological and geochemical features of natural and anthropogenically disturbed soils of lake-wetland landscapes of the Tura-Tavda interfluvium. Hydromorphic landscapes occupy a significant area within the territory under consideration and play a key role in ensuring the sustainable development of the entire region, performing a number of important ecosystem functions. The intensification of anthropogenic pressure in the south of the Tyumen Oblast, caused by an increase in the area and population of cities, as well as the intensification of agriculture, also affects lake and wetland ecosystems. A striking example of such an impact can be hydromorphic landscapes in the vicinity of the city of Tyumen, which underwent a radical transformation as a result of drainage melioration, peat extraction and subsequent agricultural activity and urbanization. The result of the following process was an intensive transformation of the soil and vegetation cover associated with both mechanical disturbances and drying out, and chemical pollution. The purpose of this study was to assess the evidence of characteristic soil-forming processes and their influence on the structure, properties and geochemical features of soils of hydromorphic landscapes of the Tura-Tavda interfluvium. The novelty of the presented research lies in the fact that the combined behavior of inorganic pollutants in similar soils of the territory under consideration has been studied for the first time. The background soil, represented by Sapric Calcic Histosol under a linden-aspen forest, and the soil of a heavily disturbed area, Sapric Drainic Histosol, were studied. Research methods included methods of soil morphology when describing soil profiles, micromorphology of soil thin sections for analysis of expression and intensity of soil-forming processes, as well as chemical analysis of soil, including measurements of pH, Eh, electrical conductivity (EC) and total dissolved solids (TDS) by the potentiometric method in suspension, organic carbon content (C_{org}) by the titrimetric method, $CaCO_3$ content by the gas-volumetric method, mass loss on ignition (LOI), exchange cations Ca^{2+} and Mg^{2+} , particle size distribution by sedimentation method with pyrophosphate preparation. The macro- and microelement composition (Na, Mg, Al, P, K, Ca, Ti, V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, As, Sr, Pb) of the soils was determined using X-ray fluorescence analysis. Statistical analysis of

the data was carried out using the STATISTICA 12 “StatSoft” package (USA). Signs of anthropogenic transformation of the profile in Sapric Drainic Histosol are noted, such as reduced thickness of organogenic and organomineral horizons and the absence of signs of carbonate formation (See Fig. 1), which, on the contrary, are manifested at the micro level in thin sections of Sapric Calcic Histosol (See Fig. 2). There are significant differences in the values of such parameters as pH, Eh, C_{org} , LOI, as well as sand fraction content for natural and disturbed soils (See Fig. 3). The levels of most elements in the two soils do not differ significantly: Mg (4.7 and 5.1 mg/kg), Ca (51.9 and 35.4 mg/kg), Mn (445.5 and 521.2 mg/kg), Fe (20.7 and 15.5 mg/kg), Cu (5.2 and 8.2 mg/kg), Zn (31 and 37.2 mg/kg), Sr (146.8 and 144.9 mg/kg), Pb (12.9 and 10.7 mg/kg) (See Fig. 4). Compared with the world-soil average, the disturbed hydromorphic soils of the Tarman bog massif have higher contents of Cr, Mn, Co, As. Correlation analysis made it possible to identify associations of elements, characterized by close relationships ($R > 0.576$; $p < 0.05$), which indicates a similar nature of their behavior and a common origin in the hydromorphic soils of the Tura-Tavda interfluvium (See Fig. 5). The levels and profile distribution of metals in the soils under consideration, despite significant differences and the history and nature of anthropogenic impact, demonstrated similar values and features. This fact indirectly indicates that even significant anthropogenic impact does not always transform the trends laid down as a result of long-term development of ecosystems and soils. In general, it is possible to note the presence of indirect interrelations between the prevailing set of soil-forming processes and their expression and the features of the radial geochemical structure of natural and disturbed soils.

The article contains 5 Figures, 40 References.

Keywords: heavy metals, soil-forming processes, physicochemical properties of soils, Histosols, profile differentiation, Tyumen Oblast

Fundings: This work was supported by a state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (Grant No FSWM-2024-0006: laboratory work and data processing).

Acknowledgments: The authors express their gratitude to Sergei V. Loiko for participation in the field study.

For citation: Konstantinov AO, Konstantinova EYu, Novoselov AA, Zaitseva VYu, Kurasova AO. Hydromorphic soils of natural and disturbed landscapes of the Tura-Tavda interfluvium (south of Western Siberia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;68:6-26. doi: 10.17223/19988591/68/1

Введение

Озерно-болотные ландшафты, распространённые в широком спектре природно-климатических условий Западной Сибири, играют важную роль в формировании экологического каркаса всего региона, а также обеспечении устойчивости экосистем к антропогенному воздействию. Особый статус болот в Западной Сибири объясняется сочетанием гидрологических и геоморфологических особенностей рассматриваемой территории, а также характером ее эволюции в позднечетвертичное время [1]. Экосистемные функции озерно-болотных ландшафтов, а также оценка их потенциальной уязвимости в условиях интенсификации антропогенного давления во многом зависят от специфики конкретной природной зоны, в которой они расположены. Подобные экосистемы играют важнейшую роль в устойчивом функционировании наиболее освоенных

частей Западной Сибири [2–3], включая зону подтайги. Например, подтаежные озерно-болотные ландшафты широко распространены на юге Тюменской и Томской областей, в частности, в наиболее урбанизированных и индустриализированных районах Западно-Сибирской равнины. Значимость данного типа экосистем обусловлена двумя аспектами. Во-первых, озерно-болотные ландшафты играют важную роль в сохранении биоразнообразия, регулировании стока, а также обеспечении хозяйственной и рекреационной деятельности [4]. Во-вторых, данный тип экосистем напрямую влияет на формирование континентальных биогеохимических потоков, а также потенциально способен оказывать влияние на изменение климатических условий [5–7].

Влияние разномасштабных естественных и антропогенно обусловленных изменений окружающей среды на состояние озерно-болотных ландшафтов Западной Сибири является актуальной и достаточно сложной проблемой. Интенсивное хозяйственное освоение территории, начавшееся во второй половине прошлого века, привело к значительной трансформации озерно-болотных экосистем юга Западной Сибири [8]. Следует отметить, что антропогенно-обусловленные изменения конкретного озерно-болотного ландшафта в значительной степени зависят от преобладающего типа негативного воздействия [9], который может включать деградацию территории при добыче торфа, осушительные мелиорации, увеличение частоты пожаров, химическое загрязнение сопряженных природных сред [10–12]. Почвы и почвенный покров в целом являются крайне уязвимыми компонентами гидроморфных и полугидроморфных ландшафтов. Различные виды антропогенного воздействия могут приводить как к прямым изменениям строения и свойств органогенных и органоминеральных почв за счет механических нарушений и загрязнения, так и опосредованно влиять на направленность и интенсивность ведущих процессов за счет осушения и последующей смены растительных сообществ [13–14].

Подтаежные озерно-болотные ландшафты являются важнейшим компонентом ландшафтной мозаики наиболее урбанизированной части юга Тюменской области. Сменяющие друг друга сочетания болотных массивов и водоемов являются характерной чертой Тура-Тавдинского междуречья. Близость данной территории к Тюменской агломерации является причиной широкого распространения нарушенных болот, наиболее крупным и известным из которых является Тарманский болотный массив [15–16]. Развитие городской инфраструктуры и расширение промышленности способствовали масштабным мероприятиям по осушению болота с последующим изъятием торфа для нужд предприятий теплоэнергетики. Так, обширные золотвалы тюменской ТЭЦ-1 образованы в результате сжигания торфов Тарманского месторождения [17–18]. В дальнейшем часть мелиорированных земель использовалась в качестве сенокосов и огородов [19].

В целом озерно-болотные ландшафты, находясь на периферии Тюменской агломерации, подвергаются медленной урбанизации [20–21], что приводит к природно-антропогенной эволюции экосистем и почвенного покрова. В этой связи приобретает актуальность сравнительная эколого-геохимическая оценка состояния естественных и антропогенно-нарушенных почв Тарманского болотного массива, а именно их физико-химических

свойств, содержания поллютантов и роли почвообразовательных процессов в дифференциации профилей. В отдельных работах изучена биогеохимия озерно-болотных ландшафтов [22–23], в том числе естественных и слабоизмененных почв. Таким образом, целью данного исследования является оценка выраженности характерных почвообразовательных процессов и их влияния на строение, свойства и геохимические особенности почв гидроморфных ландшафтов Тура-Тавдинского междуречья.

Материалы и методы

Пояс озерно-болотных ландшафтов Тура-Тавдинского междуречья приурочен к поверхности второй надпойменной террасы левого склона долины р. Тавды, простирается в широтном направлении на 136 км в пределах Слободо-Туринского района Свердловской области, Нижнетавдинского, Тюменского и Ярковского районов Тюменской области. Общая площадь водосбора составляет 2 160 км², при этом болотами занято 1 240 км² [15]. Болотный массив расположен в континентальной западносибирской центральной области умеренного климата; среднегодовое количество осадков по данным метеостанции Тюмень составляет 470 мм/год, среднегодовая температура +2,2°C. Территория входит в Ишимо-Иртышский округ торфяных болотных верховых, переходных и низинных почв и их грядово-мочажинных и грядово-озерковых комплексов с участием дерново-подзолисто-глеевых почв со вторым гумусовым горизонтом Западно-Сибирской южнотаежной почвенной провинции [24]. Мощность торфяной залежи, подстилаемой озерными иловатыми глинами и сапропелями, в составе которой преобладают гипновые мхи, осока и тростник [25], составляет в среднем 2 м. С 1971 г. Тарманский болотный массив подвергался осушению в своей западной части [26].

Полевые исследования проведены в августе 2022 г. Заложены два почвенных разреза, характеризующих торфозем агроминеральный торфяно-окисленно-глеевый (Sapric Drainic Histosol) (T1/22) под разнотравно-злаковой растительностью (57°16'44.14" N, 65°22'44.54" E) и перегнойно-глеевую омергеленную почву (Sapric Calcic Histosol) (T2/22) под липово-осиновым лесом (57°21'31.58" N, 66°02'53.38" E) (рис. 1). Торфозем рассматривается нами как антропогенно-трансформированная почва, а перегнойно-глеевая – как фоновая почва. Классификация почв проводилась согласно Классификации и диагностике почв России [27] и Мировой реферативной базе почвенных ресурсов [28]. Образцы почв массой 1–1,5 кг отобраны из каждого генетического горизонта по всей мощности почвенного профиля до глубины 110 см; дополнительно отобрана проба омергеленного морфона в горизонте CGml,ox (глубина 70–95 см) перегнойно-глеевой омергеленной почвы (T2/22). Всего отобрано и проанализировано 12 образцов. Также для лучшего понимания выраженности и интенсивности почвообразовательных процессов из передней стенки разреза T2/22 были отобраны пять микромонолитов, из которых в дальнейшем были изготовлены прозрачные шлифы. Изучение шлифов проводилось с использованием поляризационного микроскопа BX53M «Olympus» (Япония); снимки получены с использованием цифровой камеры SC180 «Olympus» (Япония).

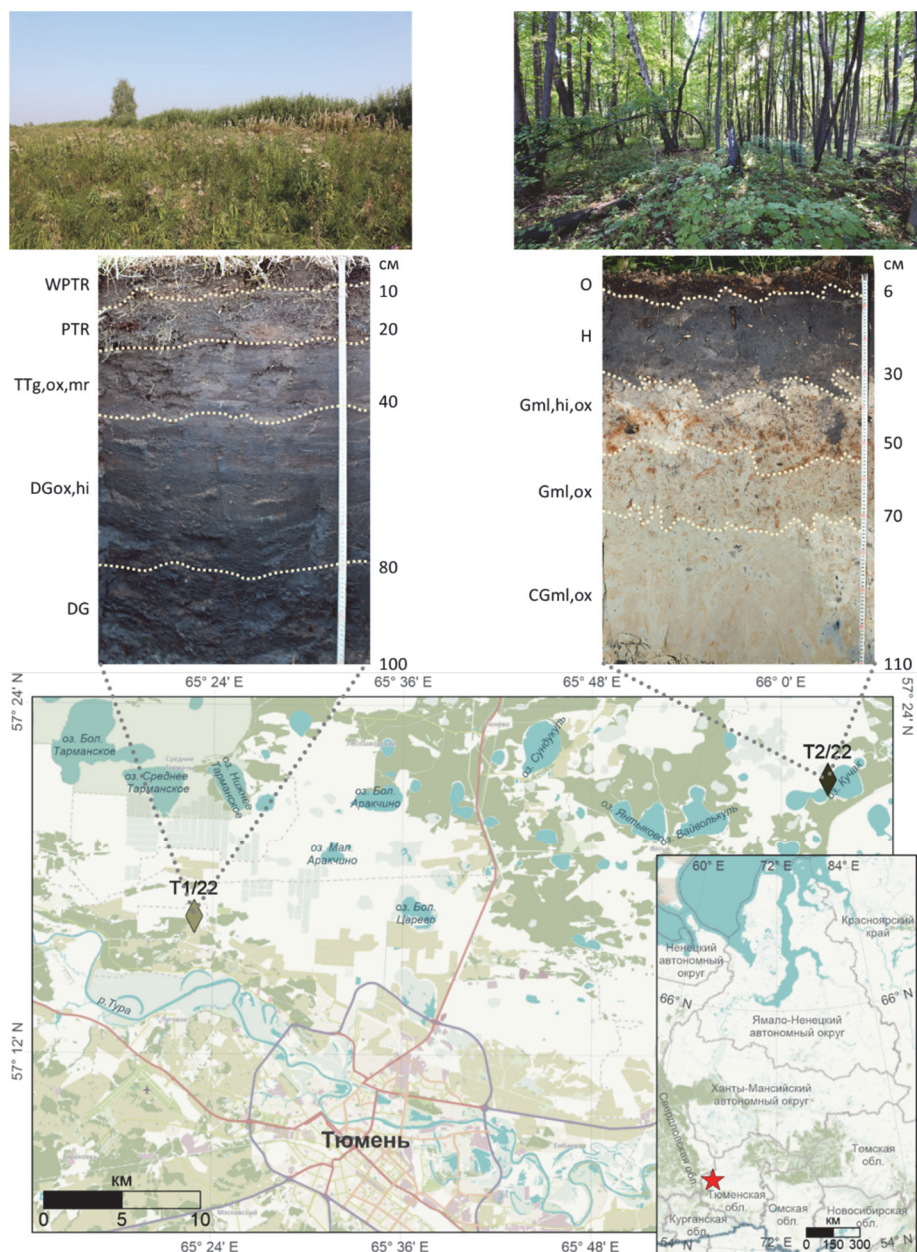


Рис. 1. Расположение изученных почвенных разрезов в пределах Тарманского болотного массива, Тюменская область: T1/22 – торфозем агроминеральный торфяно-окисленно-глеевый под разнотравно-злаковой растительностью, T2/22 – перегнойно-глеевая омергеленная почва под липово-осиновым лесом. Авторы фото А.А. Новоселов, С.В. Лойко
[Fig. 1. Location of the studied soil sections within the Tarman bog massif, Tyumen Oblast: T1/22 - Sapric Drainic Histosol under forb-grass vegetation, T2/22 - Sapric Calcic Histosol under the linden and aspen forest. Photo by Andrey A. Novoselov, Sergey V. Loiko]

В предварительно высушенных до воздушно-сухого состояния пробах определены pH, редокс-потенциал (Eh), удельная электропроводность (ЕС) и общая минерализация (TDS) потенциометрическим методом в суспензии почва:вода (1:2,5) при помощи мультиметра 3420 WTW «Xylem Analytics» (Германия), гранулометрический состав с использованием пипетки Качинского с пирофосфатной подготовкой [29], содержание органического углерода (C_{org}) методом Тюрина, карбонатов газовольметрическим методом, обменных кальция и магния по методу Шаймухаметова, потери массы при прокаливании (ППП) путём сжигания образца в муфельной печи [30]. Макро- и микроэлементный состав почв (Na, Mg, Al, P, K, Ca, Ti, V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Zn, As, Sr, Pb) определен в воздушно-сухих порошковых пробах почв с применением рентгеновского спектрометра Спектроскан МАКС-GVM «НПО «Спектрон» (Россия). Количественный анализ проведен в автоматическом режиме с использованием ПО «Спектр-Квант» «НПО «Спектрон» (Россия). Градуировка прибора выполнена по результатам измерения государственных стандартных образцов состава почвы. Контроль качества измерений проводился путем оценки погрешности с использованием стандартного образца почвы [31].

Статистический анализ данных проведен с использованием пакета STATISTICA 12 «StatSoft» (США). При сравнении химического состава почв использован U-критерий Манна-Уитни. Результаты считали статистически значимыми при $p < 0,05$. Для оценки парных взаимосвязей между показателями использован коэффициент ранговой корреляции Спирмена (R). Ассоциации между элементами представлены в виде корреляционной диаграммы, созданной с помощью приложения EzCorrGraph, версия 1.1 [32]. Для построения графика рассматривался порог $R = 0,576$ при $n = 12$.

Результаты исследования и обсуждение

Необходимо отметить значительные различия в морфологии исследованных почв, а также выраженности и наборе преобладающих почвообразовательных процессов. Так, в торфоземе агроминеральном торфяно-окисленно-глеевом (T1/22) (формула профиля WPTR–PTR–TTg,ox,mr–DGox,hi–DG) отмечены многочисленные признаки, указывающие на высокую степень антропогенного преобразования профиля. Во-первых, мощность собственно органогенных и органоминеральных горизонтов не превышает нескольких десятков сантиметров, в то время как в ненарушенных торфяных почвах подтайги юга Тюменской области данная величина может достигать нескольких метров [33]. Таким образом, можно говорить о значительном механическом нарушении верхней части профиля, связанном с добычей торфа фрезерным способом. Кроме того, наличие агроторфяно-минерального горизонта PTR, подстилаемого сохранившимся маломощным торфяным горизонтом TTg,ox,mr (см. рис. 1), свидетельствует об умеренном характере последующего сельскохозяйственного использования данного участка в качестве сенокоса без многократной глубокой распашки. Перечисленные выше особенности строения профиля позволяют сделать вывод о том, что механи-

ческие нарушения и изъятие органогенного материала при осушении и разработке месторождения торфа в сочетании с исходной мощностью залежи в значительной степени определяют направление антропогенной эволюции данной группы почв, в то время как последующее землепользование лишь модифицирует данный тренд [34]. Также следует отметить отсутствие характерных для Тура-Тавдинского междуречья признаков карбонатообразования в глеевых горизонтах нижней части профиля. Данный факт может являться как следствием локальных условий, так и косвенным подтверждением влияния осушительной мелиорации и разработки торфа на процессы осаждения-растворения карбонатов. Таким образом, в нарушенных почвах гидроморфных ландшафтов Тура-Тавдинского междуречья преобладают элементарные почвообразовательные процессы метаморфизма органического вещества, миграции вещества в почве и оглеения почвенной массы.

Разрез Т2/22 (формула профиля $O-H-G_{ml,hi,ox}-G_{ml,ox}-C_{G_{ml,ox}}$), представляющий ненарушенную почву озерно-болотных ландшафтов Тура-Тавдинского междуречья, в значительной степени отличается как по набору и выраженности современных почвообразовательных процессов, так и гидрологическим условиям. Наиболее значимыми процессами являются процессы метаморфизма органического вещества, метаморфизма минерального вещества, а также оглеения почвенной массы, сегрегации и цементации вещества. Следует отметить, что тогда как в почвах нарушенных ландшафтов ведущую роль среди процессов метаморфизма органического вещества играют процессы его минерализации и миграции, а процессы поступления органики и ее гумификации находятся в подчинённом положении, в почвах естественных участков наблюдается противоположная тенденция. Особого внимания заслуживает процесс современного карбонатообразования, приводящий к формированию выраженной, хотя и неравномерной, омергеленной зоны непосредственно под гумусовым профилем. Данная особенность свидетельствует о высокой интенсивности процессов современного карбонатообразования при близком залегании грунтовых вод и хорошо просматривается в шлифах (рис. 2): в средней части профиля выражены процессы образования пелитоморфных карбонатов. В отдельных случаях карбонатный материал можно считать цементирующим, так как он заполняет большую часть порового пространства. В целом, анализируя особенности изученных профилей, можно отметить, что в почвах нарушенных гидроморфных ландшафтов происходит активный вынос вещества из профиля, в то время как в почвах естественных ландшафтов, наоборот, наблюдается активный привнос, что отражается в большем разнообразии почвообразовательных процессов и контрастности радиальной структуры.

Торфоземы и перегнойно-глеевые почвы отличаются характером профильного распределения основных физико-химических параметров. Значимые различия ($p < 0,05$) наблюдаются в показателях pH, Eh, $C_{орг}$, ППП, содержания песка в профиле этих почв (рис. 3). В торфоземах реакция среды меняется от нейтральной в поверхностном горизонте до кислой в подстилающей породе (pH от 7,4 до 5). В перегнойно-глеевой почве кислотность изменяется по элювиально-иллювиальному типу от сильнощелочной через нейтральную до щелочной (pH 6,5–8,9).

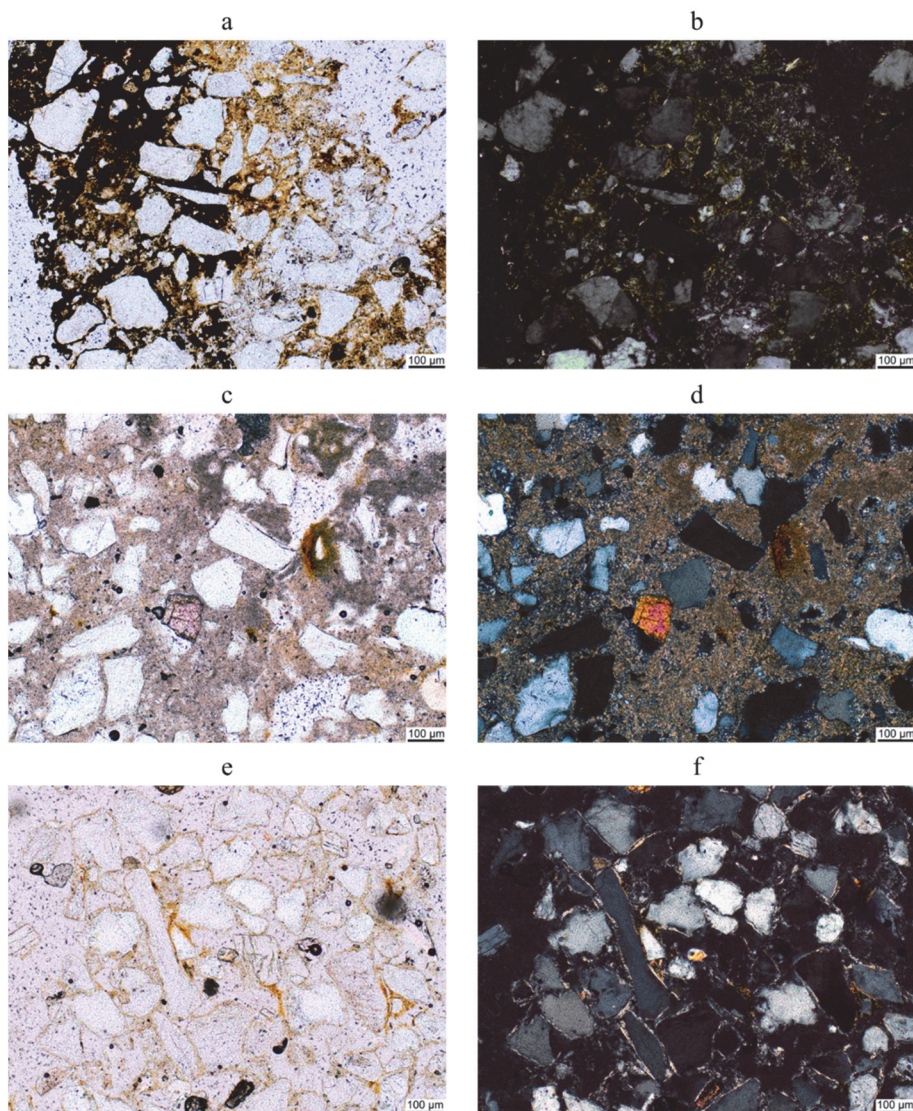


Рис. 2. Особенности микростроения перегнойно-глеевой омергеленной почвы (в пределах Тарманского болотного массива, Тюменская область): *a, b* – нижняя часть горизонта Н (20–30 см) с заметным распределением зон, обогащенных органическим веществом, и преимущественно минеральной массой; *c, d* – омергеленный морфон в средней части профиля (70–80 см) с хорошо заметной цементацией карбонатным материалом; *e, f* – нижняя часть горизонта CGml,ox (100–110 см), представляющая собой современные озерно-аллювиальные отложения. Снимки выполнены:

a, c, e – без анализатора; *b, d, f* – с анализатором; µm – мкм

[**Fig. 2.** Features of the microstructure of Sapric Calcic Histosol (within the Tarman bog massif, Tyumen region): *a, b* – the lower part of the H horizon (20–30 cm) with a noticeable distribution of zones enriched in organic matter and predominantly mineral mass; *c, d* – marlified morphon in the middle part of the profile (70–80 cm) with clearly visible cementation by carbonate material; *e, f* – the lower part of the CGml,ox horizon (100–110 cm), which is modern lacustrine-alluvial deposits. The images were taken:

a, c, e – without an analyzer; *b, d, f* – with an analyzer; µm – micrometers]

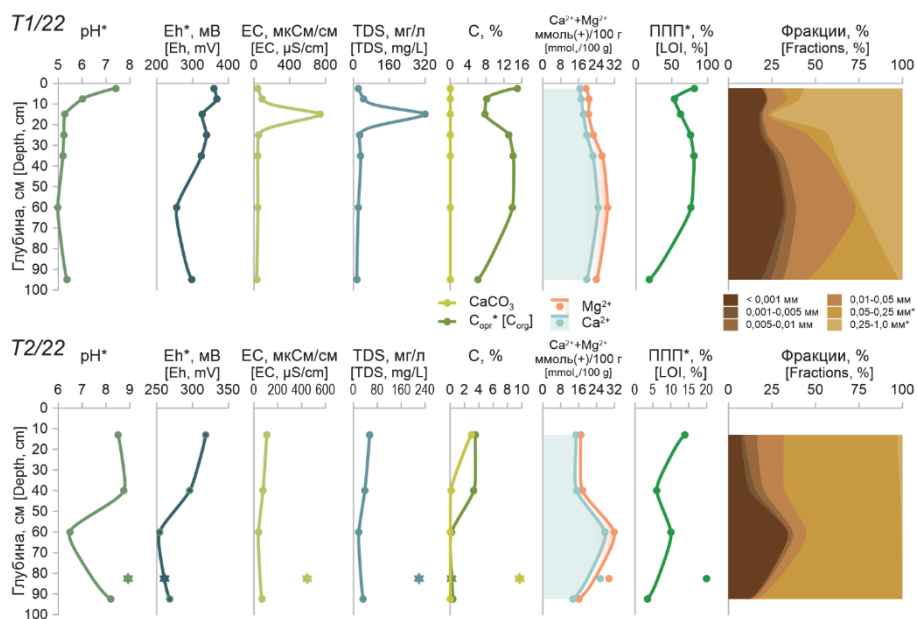


Рис. 3. Профильное распределение основных физико-химических свойств в торфоземе агроминеральном торфяно-окисленно-глеевом (T1/22) и перегнойно-глеевой омергеленной почве (T2/22). Звездочкой отмечены достоверные отличия согласно U-критерию Манна–Уитни ($p < 0,05$)

[Fig. 3. Vertical distribution of main physical-chemical properties in Sapric Drainic Histosol (T1/22) and Sapric Calcic Histosol (T2/22). An asterisk indicates significant differences according to the Mann-Whitney U test ($p < 0.05$)]

Окислительно-восстановительная обстановка характерна для гидроморфных почв и соответствует слабо восстановительным условиям (E_h 256–368 и 254–318 мВ соответственно). Обе почвы относятся к незасоленным, вместе с тем максимальные значения EC и TDS наблюдаются в агроторфяно-минеральном горизонте PTR торфоземов (740 мкСм/см; 320 мг/л) и в оглеенной породе CGml,ox перегнойно-глеевой почвы (445 мкСм/см; 220 мг/л). В профиле торфозема отмечена поверхностная аккумуляция C_{org} (до 15%) с последующим резким снижением содержания в агроторфяно-минеральном горизонте при общем уменьшении вниз по профилю. В перегнойно-глеевой почве C_{org} распределен по прогрессивно-аккумулятивному типу (от 3,5 до 0,4%). В отличие от торфозема, в профиле перегнойно-торфяной почвы обнаруживаются карбонаты в перегнойном горизонте Н (3%) и в пределах омергеленного морфона в горизонте CGml,ox (9,7%). Суммарное содержание обменных катионов Ca^{2+} и Mg^{2+} незначительно увеличивается с глубиной в профиле торфозема, тогда как в перегнойно-глеевой почве отмечается их максимальное накопление в глеевом горизонте Gml,ox. В обеих почвах в составе поглощенных катионов преобладает Ca^{2+} . Основным источником обменных катионов в почвах Тарманского болотного массива служат грунтовые воды [16]. В верхней части профиля торфозем имеет легкосуглинистый состав, в нижней – среднесуглинистый. В перегнойно-глеевой почве отмечено увеличение относительной доли физической глины

в глеевом горизонте (до 37%), тогда как перегнойный горизонт и порода характеризуются супесчаным составом.

Выявлен ряд особенностей профильного распределения макро- и микроэлементов (рис. 4) в изученных почвах. В профиле торфозема содержания Na, Ca, Fe, а также Mn и Sr снижаются от поверхности (15,2, 72,4, 24,3 г/кг и 628, 159 мг/кг соответственно) к нижней границе гумусово-слаборазвитого горизонта, развивающегося на агроторфяно-минеральном горизонте, WPTR (13,0, 26,3, 13,4 г/кг и 247, 123 мг/кг соответственно), затем достигают максимума в торфяном горизонте TTg,ox,mr (18,3, 72,6, 24,6 г/кг и 597, 168 мг/кг соответственно) и постепенно уменьшаются к нижней части профиля до минимума в оглеенной породе DG (9,4, 18,0, 20,5 г/кг и 310, 145 мг/кг соответственно). Характер миграции данной группы элементов соответствует профильному распределению $C_{орг}$ и ППП, с которыми отмечены высокие положительные корреляции Ca ($R_{Ca-C_{орг}} = 0,93$ и $R_{Ca-ППП} = 0,96$), Mn ($R_{Mn-C_{орг}} = 0,82$ и $R_{Mn-ППП} = 0,86$) и Sr ($R_{Sr-C_{орг}} = 0,86$ и $R_{Sr-ППП} = 0,82$). Таким образом, подвижные катионогенные элементы концентрируются на биогеохимических барьерах в верхней части горизонта WPTR и горизонте TTg,ox,mr торфозема, где превышение их содержаний относительно почвообразующей породы достигает 1,2–2 раза (до 4 для Ca). Распределение Mg и Ni в органо-минеральных и органо-генных горизонтах аналогично (от 5,2 г/кг и 52,5 мг/кг в WPTR до 3,5 г/кг и 34,5 мг/кг в PTR и 5,2 г/кг и 53,3 мг/кг в TTg,ox,mr соответственно), тогда как в минеральной толще содержание данных элементов увеличивается (до 5,1 г/кг и 87,0 мг/кг в DGox,hi и 6,0 г/кг и 55,8 мг/кг в DG, соответственно). В кислой глеевой обстановке катионогенные Mg и Ni подвижны, их накопление происходит на сорбционно-седиментационном барьере и связано с распределением средней пыли ($R = 0,79–0,93$). Как правило, почвы более тяжелого гранулометрического состава характеризуются повышенным содержанием данных элементов [35]. Определенное сходство обнаруживается в поведении Al, K, Ti и Cr, в распределении которых отмечаются два максимума содержаний в нижней части горизонта WPTR (7,3, 3,8, 1,1 г/кг и 33,1 мг/кг соответственно) и в минеральной толще DG (42,0, 12,1, 4,0 г/кг и 68,7 мг/кг, соответственно). Данная группа элементов отрицательно коррелирует с $C_{орг}$ ($R_{Al-C_{орг}} = -0,92$, $R_{K-C_{орг}} = -0,92$, $R_{Ti-C_{орг}} = -0,95$, $R_{Cr-C_{орг}} = -0,93$) и ППП ($R_{Al-ППП} = -0,95$, $R_{K-ППП} = -0,95$, $R_{Ti-ППП} = -0,98$, $R_{Cr-ППП} = -0,89$). Тенденцию к накоплению в нижней части профиля имеют V, Cu и Zn (81,6, 6,6, 41,3 мг/кг соответственно). Слабая подвижность Al, K, Ti, V, Cr, Cu и Zn в кислой глеевой среде определяет их концентрацию в подстилающей породе. Распределение P, Co и As характеризуется наличием максимума концентраций в горизонте TTg,ox,mr (3,1 г/кг, 23,8 и 26 мг/кг соответственно) при общем снижении содержаний вниз по профилю (до 0,8 г/кг, 12,0 и 10,9 мг/кг в горизонте DG соответственно). Необходимо отметить, что данные элементы отрицательно коррелируют с фракцией физической глины ($R < -0,71$). Таким образом, в отношении P, Co и As горизонт TTg,ox,mr проявляет себя как хемосорбционный барьер. Распределение Pb в профиле торфозема имеет бимодальный характер с максимумами содержаний в нижней части горизонта WPTR

(20,9 мг/кг) и органогенном горизонте ТТg,ox,мг (17,1 мг/кг). В профиле перегнойно-глеевой почвы содержания Na, P, Ca и Sr уменьшаются с глубиной: от 8,8, 1,3, 47,2 г/кг и 157 мг/кг в перегнойном горизонте Н до 4,8, 0,2, 4,1 г/кг и 96,2 мг/кг в горизонте CGml,ox соответственно (рис. 4). Статистически значимые ($p < 0,05$) очень высокие положительные корреляции ($R > 0,9$) выявлены между Na и pH, содержаниями Na, Ca, Sr и карбонатами. Кроме того, отмечено концентрирование элементов данной группы в омергеленном морфоне горизонта CGml,ox (на 70–95 см) относительно почвообразующей породы в 1,9–2,8 раза (до 26,3 раза для Ca). Таким образом, в накоплении Na, P, Ca и Sr ведущую роль играют щелочные барьеры, обусловленные изменениями кислотности среды [36–37]. Тенденцию к накоплению в глеевом горизонте Gml,ox имеют Mg, Al, Fe (6,8, 56,5 и 31,8 г/кг соответственно), а также V, Ni, Cu, Zn, As (107, 43,3, 9,7, 47,3 и 17,7 мг/кг соответственно). Необходимо отметить наличие положительных корреляций Mg и Al с обменными катионами и физической глиной ($R > 0,9$) и отрицательных корреляций Fe, Ni, Zn с фракцией мелкого песка ($R < -0,9$). Горизонт Gml,ox представляет собой сорбционно-седиментационный барьер, где интенсивное осаждение данной группы элементов обусловлено адсорбцией тонкими глинистыми частицами [38].

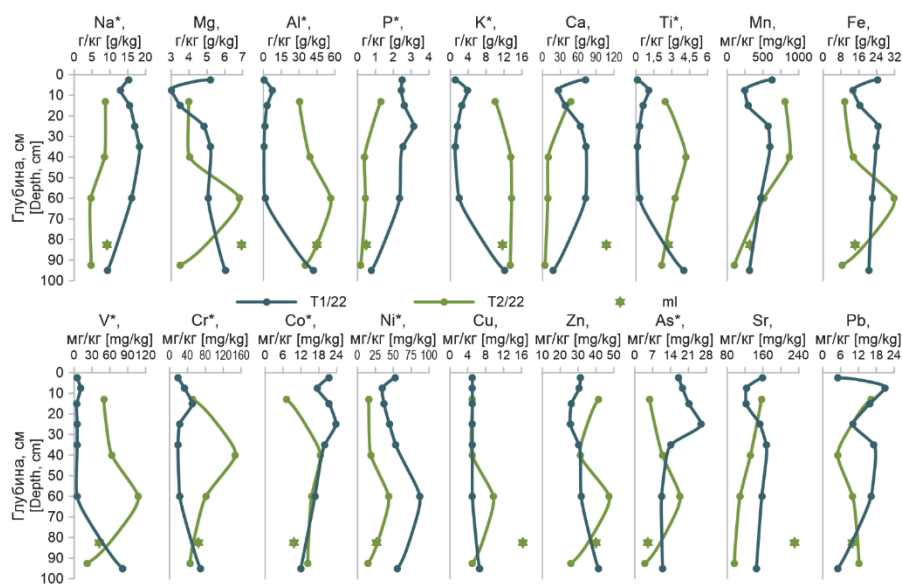


Рис. 4. Профильное распределение макро- и микроэлементов в торфоземе агроминеральном торфяно-окисленно-глеевом (Т1/22) и перегнойно-глеевой омергеленной почве (Т2/22). ml – омергеленный морфон в горизонте CGml,ox. Звездочкой отмечены элементы, содержания которых достоверно отличаются согласно U-критерию Манна–Уитни ($p < 0,05$)

[Fig. 4. Vertical distribution of chemical elements in Sapric Drainic Histosol (T1/22) and Sapric Calcic Histosol (T2/22). ml - marlaceous spot in the CGml,ox horizon. An asterisk indicates elements whose contents are significantly different according to the Mann–Whitney U test ($p < 0.05$)]

Минимальные содержания К и Со отмечены в перегнойном горизонте Н (10 г/кг и 7,2 мг/кг), в минеральной толще их распределение близко к равномерному. В глеевом горизонте Gml,hi,ox, который служит кислородным барьером, отмечены максимальные содержания Ti, Cr и Mn (4,2 г/кг, 149 и 870 мг/кг соответственно), далее вниз по профилю наблюдается снижение их концентраций (до 2,2 г/кг, 45,8 и 99,1 мг/кг в горизонте CGml,ox соответственно). В распределении Pb отмечаются два максимума в перегнойном горизонте Н и в CGml,ox.

С помощью U-критерия Манна–Уитни для изученных типов гидроморфных почв Тарманского болотного массива выявлены статистически значимые различия макро- и микроэлементного состава (см. рис. 4). В торфоземе агроминеральном торфяно-окисленно-глеевом содержания Na, P, Co, Ni и As в среднем выше, чем в перегнойно-глеевой омергеленной почве. В отношении Al, K, Ti, V и Cr отмечена обратная тенденция. Концентрации остальных изученных элементов не показали достоверных отличий. Повышенные содержания Na, P, Co, Ni, As в торфоземе, по всей видимости, обусловлены их более интенсивной биогенной аккумуляцией [35]. В перегнойно-глеевой почве вероятным источником Al, K, Ti, V, Cr выступает минеральная почвообразующая порода. В поверхностных горизонтах изученных гидроморфных почв содержания Mn в 1,3–1,7 раза выше, а Sr сопоставимы по сравнению со среднемировыми концентрациями микроэлементов в почвах [39]. Также в поверхностном горизонте WPTR торфоземов отмечены повышенные относительно глобального фона содержания Co, Ni и As (в 1,8–2,5 раза).

Корреляционный анализ позволил выделить парагенетические ассоциации элементов, характеризующихся тесными положительными взаимосвязями ($R > 0,576$; $p < 0,05$), что указывает на сходный характер их поведения и общее происхождение в гидроморфных почвах Тарманского болотного массива. Структуру связей между элементами иллюстрирует рис. 5. Наиболее высокими положительными парными корреляциями ($R > 0,8$) характеризуются Al, K, Ti, V, Cr. Элементы положительно коррелируют со значениями pH ($R = 0,57–0,6$) и фракцией мелкого песка ($R = 0,57–0,73$) и отрицательно – со значениями $C_{орг}$ ($R < -0,73$), ППП ($R < -0,77$) и среднего песка ($R < -0,61$). Пара Cu–Zn объединена умеренными связями с V и Al ($R = 0,62–0,75$). Отмечены отрицательные корреляции между Cu и $C_{орг}$ ($R = -0,62$), а также положительные корреляции между Cu и обменным Ca^{2+} ($R = 0,62$), Zn и фракцией средней пыли ($R = 0,65$). Следовательно, Al, K, Ti, V, Cr, Cu и Zn формируют единую ассоциацию, поведение которой, вероятно, обусловлено особенностями минеральной матрицы. Как показано выше, накопление элементов данной ассоциации происходит на сорбционных и кислородных барьерах в изученных гидроморфных почвах. Сильные связи характерны для Na, P, Co, As ($R = 0,63–0,89$). Элементы данной группы обнаруживают положительные корреляции с Eh ($R = 0,52–0,71$), $C_{орг}$ ($R = 0,43–0,86$), ППП ($R = 0,45–0,90$) и средним песком ($R = 0,63–0,91$), а также отрицательные корреляции с pH и мелким песком ($R < -0,51$). С Na умеренно связаны ($R = 0,66–0,68$) устойчивые пары подвижных катионогенных литофильных элементов Sr–Ca ($R = 0,93$), которые также положительно коррелируют с

ППП ($R = 0,63-0,78$), и подвижных в глеевой обстановке Fe–Ni ($R = 0,74$), положительно связанных с обменными катионами ($R = 0,5-0,76$), илом ($R = 0,70-0,71$) и физической глиной ($R = 0,62-0,76$). Таким образом, в ассоциацию объединяются Na, P, Ca, Fe, Co, Ni, As и Sr, которые в изученных гидроморфных почвах осушаемого болотного массива осаждаются на биогеохимических, щелочных и хемосорбционных барьерах. Связывает две ассоциации, описанные выше, Mg, который положительно коррелирует с обменными катионами Ca^{2+} и Mg^{2+} и фракцией физической глины ($R > 0,6$).

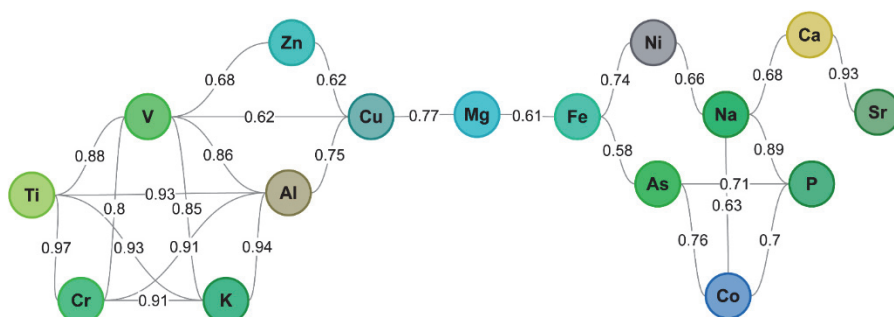


Рис. 5. Корреляционная диаграмма элементов и соединений в гидроморфных почвах Тарманского болотного массива

[Fig. 5. Correlation dendrogram of chemical elements and compounds in hydromorphic soils of the Tarman bog massif]

Таким образом, торфозем и перегнойно-глеевая почва отличаются особенностями внутрипрофильного распределения химических элементов. Отличия обусловлены характером почвообразования, определяющего морфологию почв, и соответственно, условия миграции и накопления элементов. Торфоземы представляют собой почвы, сформированные в результате осушения торфяников, имеющие в профиле агроторфяно-минеральный горизонт, залегающий на органогенной породе [40]. Перегнойно-глеевые почвы занимают пониженные элементы рельефа на периферии болотного массива, и формируются на минеральных породах.

Заключение

По результатам проведенного исследования выявлена высокая контрастность почв гидроморфных ландшафтов Тура-Тавдинского междуречья. Следует отметить, что особенности строения профиля, свойств и геохимической дифференциации сформированы под воздействием конкретных геоморфологических условий, особенностей экосистем, а также характера и интенсивности антропогенного воздействия. Показано, что в пределах мелиорированных участков Тарманского болотного массива одними из распространенных типов почв являются торфоземы агроминеральные. Основной особенностью данных почв является высокая степень трансформации профиля в результате осушительной мелиорации, добычи торфа и его последу-

ющего использования. Антропогенное преобразование торфоземов агроминеральных связано как непосредственно с механическими нарушениями профиля и изъятием значительной части органогенной толщи, а также ее перемешивания с минеральным материалом, так и с отложенными последствиями дренирования и, соответственно, изменения водного режима. В целом наложение особенностей инициальной органогенной почвы и последующих изменений привели к формированию почвы с относительно мало контрастной радиальной геохимической структурой, специфическим набором современных почвообразовательных процессов, что находит отражение в распределении большинства рассматриваемых химических элементов. Качественно иная ситуация отмечается для почв ненарушенных ландшафтов. Так, для перегнойно-глеевой омергеленной почвы характерно наличие хорошо дифференцированного профиля, а также контрастной радиальной геохимической структуры. Особенности макро- и микроморфологического строения и основные физико-химические свойства почв позволяют отметить высокую значимость процессов современного почвообразования в формировании профиля данных почв. Дифференциация вертикального распределения большинства рассматриваемых элементов обусловлена наличием хорошо выраженных биогеохимических, щелочных и хемосорбционных барьеров. Исследованные почвы представляют лишь небольшую часть естественных и антропогенно-измененных вариантов развития гидроморфных ландшафтов Тура-Тавдинского междуречья, отличающегося колоссальным разнообразием и относительно большой площадью. В то же время полученные результаты фиксируют важную тенденцию современной динамики данных систем: для антропогенно-преобразованных почв характерны вынос вещества за пределы профиля и низкая контрастность барьеров, в то время как для инициальных почв наблюдается противоположная тенденция. Данный фактор следует учитывать при планировании геохимических исследований данной территории.

Список источников

1. Болота Западной Сибири – их роль в биосфере. 2-е изд. / под ред. А.А. Земцова. Томск : ТГУ, СибНИИТ, 2000. 72 с.
2. Kirpotin S.N., Berezin A., Bazanov V., Polishchuk Y., Vorobiov S., Mironycheva-Tokoreva N., Kosykh N., Volkova I., Dupre B., Pokrovsky O., Kouraev A., Zakharova E., Shirokova L., Mognard N., Biancamaria S., Viers J., Kolmakova M. Western Siberia wetlands as indicator and regulator of climate change on the global scale // *International Journal of Environmental Studies*. 2009. Vol. 66. PP. 409–421. doi: 10.1080/00207230902753056
3. Kirpotin S.N., Antoshkina O.A., Berezin A.E., Elshehawi S., Feurdean A., Lapshina E.D., Pokrovsky O.S., Peregon A.M., Semenova N.M., Tanneberger F., Volkov I.V., Volkova I.I., Joosten H. Great Vasyugan Mire: How the world's largest peatland helps addressing the world's largest problems // *Ambio*. 2021. Vol. 50. PP. 2038–2049. doi: 10.1007/s13280-021-01520-2
4. Ковалева Е., Яковлев А. Экологические функции болотных экосистем (на примере острова Сахалин) // *Экология и промышленность России*. 2017. Т. 21, № 12. С. 32–37. doi: 10.18412/1816-0395-2017-12-32-37
5. Глаголев М.В., Клепцова И.Е., Филиппов И.В., Казанцев С.В., Мачида Т., Максюттов Ш.Ш. Эмиссия метана из болотных ландшафтов подтайги Западной Сибири: к

- «стандартной модели» В_{с5} // Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение. 2010. № 2. С. 43–50.
6. Головацкая Е.А., Дюкарев Е.А. Влияние факторов среды на эмиссию CO₂ с поверхности олиготрофных торфяных почв Западной Сибири // Почвоведение. 2012. № 6. С. 658–667.
 7. Raudina T.V., Smirnov S.V., Lushchaeva I.V., Istigechev G.I., Kulizhskiy S.P., Golovatskaya E.A., Shirokova L.S., Pokrovsky O.S. Seasonal and spatial variations of dissolved organic matter biodegradation along the aquatic continuum in the southern taiga bog complex, Western Siberia // Water. 2022. Vol. 14, № 23. PP. 3969. doi: 10.3390/w14233969
 8. Шмыглева А.В. Антропогенное воздействие как фактор деградации экосистем Западной Сибири в советский период // Вестник Сургутского государственного педагогического университета. 2017. № 6 (51). С. 48–54.
 9. Синюткина А.А., Гашкова Л.П., Малолетко А.А., Магур М.Г., Харанжевская Ю.А. Трансформация поверхности и растительного покрова осушенных верховых болот юго-востока Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2018. № 43. С. 196–223. doi: 10.17223/19988591/43/10
 10. Инишева Л.И., Аристархова В.Е., Порохина Е.В., Боровкова А.Ф. Выработанные торфяные месторождения, их характеристика и функционирование. Томск : ТГПУ, 2007. 224 с.
 11. Sinyutkina A.A. Drainage consequences and self-restoration of drained raised bogs in the south-eastern part of Western Siberia: Peat accumulation and vegetation dynamics // Catena. 2021. Vol. 205. PP. 105464. doi: 10.1016/j.catena.2021.105464
 12. Kharanzhevskaya Yu.A. Seasonal stream water chemistry response to long-term forestry drainage and wildfire: A case study in a part of the Great Vasyugan Mire // Geography, Environment, Sustainability. 2024. Vol. 17, № 1. PP. 44–53. doi: 10.24057/2071-9388-2023-2806
 13. Зайдельман Ф.Р. Деградация мелиорируемых почв России и сопредельных стран в результате антропогенного изменения их водного режима и способы защиты // Использование и охрана природных ресурсов в России. 2014. № 4. С. 24–30.
 14. Ильясов Д.В., Сирин А.А., Суворов Г.Г., Метелева М.М., Маслов А.А., Мулдашев А.А., Широких П.С., Бикбаев И.Г., Мартыненко В.Б. Почвы и растительность антропогенно-измененного торфяника в степной зоне (на примере массива Берказан-Камыш, Башкирия) // Агрохимия. 2018. № 12. С. 46–59. doi: 10.1134/S0002188118120062
 15. Казаков А.А. Дистанционное геотермическое картографирование болот Западной Сибири (на примере Тарманского болотного массива) // Вестник Тюменского государственного университета. 2013. № 4. С. 161–167.
 16. Моторин А.С. Агрохимические свойства торфяных почв Северного Зауралья и их трансформация // Мелиорация и водное хозяйство. 2022. № 6. С. 12–16. doi: 10.32962/0235-2524-2022-6-12-17
 17. Konstantinov A., Novoselov A., Konstantinova E., Loiko S., Kurasova A., Minkina T. Composition and properties of soils developed within the ash disposal areas originated from peat combustion (Tyumen, Russia) // Soil Science Annual. 2020. № 71 (1). PP. 3–14. doi: 10.37501/soilsa/121487
 18. Konstantinov A., Konstantinova E., Novoselov A., Kurasova A., Shuvaev E., Sherstnev A., Zaitseva V., Minkina T. Geochemical status of non-reclaimed ash dumps subjected to long-term self-overgrowing: Evidence from the Tyumen, Russia // Journal of Geochemical Exploration. 2024. Vol. 258. 107387. doi: 10.1016/j.gexplo.2024.107387
 19. Гиберт К.А., Кустышева И.Н. Совершенствование функционирования мелиорационных систем с целью эффективности водопонижения на территории г. Тюмени // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2023. Т. 4, № 2. С. 18–23. doi: 10.33764/2618-981X-2023-4-2-18-23
 20. Konstantinov A., Konstantinova E., Smirnov P., Minkina T., Batalin G., Gareev B., Mingazov G., Loiko S. Assessment of soil development during rapid urbanization using the

- carbon and nitrogen stable isotope composition // *Environmental Geochemistry and Health*. 2023. Vol. 45. PP. 9123–9134. doi: 10.1007/s10653-023-01580-1
21. Konstantinova E., Novoselov A., Konstantinov A., Minkina T., Sushkova S., Loiko S. Evaluating the effect of historical development on urban soils using microartifacts and geochemical indices // *Environmental Geochemistry and Health*. 2023. Vol. 45. PP. 121–136. doi: 10.1007/s10653-021-01064-0
22. Каретин Л.Н. Почвы Тюменской области. Новосибирск : Наука, 1990. 286 с.
23. Московченко Д.В. Биогеохимические особенности верховых болот Западной Сибири // *География и природные ресурсы*. 2006. № 1. С. 63–70.
24. Урусевская И.С., Алябина И.О., Шоба С.А. Карта почвенно-экологического районирования Российской Федерации. Масштаб 1:8 000 000. Пояснительный текст и легенда к карте : учеб. пособие. М. : МАКС Пресс, 2020. 100 с.
25. Грехова И.В. Ботанический состав и степень разложения низинных торфов в Тюменской области // *Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология*. 2012. Т. 5, № 2. С. 9–12.
26. Калужный И.Л. Изменение химического состава болотных вод при мелиорации евтрофного болотного массива // *Труды Инсторфа*. 2022. № 25 (78). С. 3–11.
27. Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 341 с.
28. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. 4th edition. Vienna : International Union of Soil Sciences (IUSS), 2022. 234 p.
29. Теории и методы физики почв / под ред. Е.В. Шеина, Л.О. Карпачевского. М. : Гриф и Ко, 2007. 616 с.
30. Теория и практика химического анализа почв / под ред. Л.А. Воробьевой. М. : ГЕОС, 2006. 400 с.
31. М-049-ПДО/18. Методика измерений массовой доли металлов и оксидов металлов в порошковых пробах почв и донных отложений рентгенофлуоресцентным методом. СПб. : ООО «НПО «Спектрон», 2018. 18 с.
32. de Campos F.F., Licht O.A.B. Correlation Diagrams: graphical visualization of geochemical associations using the EzCorrGraph app // *Journal of Geochemical Exploration*. 2021. № 220. 106657. doi: 10.1016/j.gexplo.2020.106657
33. Ryabogina N.E., Afonin A.S., Ivanov S.N., Li H.-C., Kalinin P.A., Udaltsov S.N., Nikolaenko S.A. Holocene paleoenvironmental changes reflected in peat and lake sediment records of Western Siberia: Geochemical and plant macrofossil proxies // *Quaternary International*. 2019. Vol. 528. PP. 73–87. doi: 10.1016/j.quaint.2019.04.006
34. Элементарные почвообразовательные процессы: опыт концептуального анализа, характеристика, систематика / под ред. Н.А. Караваевой, С.В. Зонна. М. : Наука, 1992. 184 с.
35. Kabata-Pendias A., Szteke B. Trace Elements in Abiotic and Biotic Environments. Boca Raton : CRC Press, 2015. 440 p. doi: 10.1201/b18198
36. Водяницкий Ю.Н., Шоба С.А. Биогеохимические барьеры для ремедиации почв и очистки почвенно-грунтовых вод // *Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение*. 2016. № 3. С. 3–15.
37. Липатов Д.Н., Щеглов А.И., Манахов Д.В., Брехов П.Т. Пространственная неоднородность свойств торфяных почв верховых болот в условиях локального пирогенеза на северо-востоке острова Сахалин // *Почвоведение*. 2016. № 2. С. 261–274. doi: 10.7868/S0032180X16020076
38. Wang X., Sun Y., Li S., Wang H. Spatial distribution and ecological risk assessment of heavy metals in soil from the Raoyanghe Wetland, China. PLoS ONE. 2019. Vol. 14, № 8. e0220409. doi: 10.1371/journal.pone.0220409
39. Kabata-Pendias A. Trace Elements in Soils and Plants. 4th ed. Boca Raton : CRC Press, 2011. 548 p. doi: 10.1201/b10158

40. Korkanç S.Ya., Korkanç M., Amiri A.F. Effects of land use/cover change on heavy metal distribution of soils in wetlands and ecological risk assessment // Science of The Total Environment. 2024. Vol. 923. 171603. doi: 10.1016/j.scitotenv.2024.171603.

References

1. Bolota Zapadnoy Sibiri – ikh rol' v biosfere [Swamps of Western Siberia – Their role in the biosphere]. 2nd ed. Zemtsov AA, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ., Siberian Peat Research Institute Publ.; 2000. 72 p. In Russian
2. Kirpotin SN, Berezin A, Bazanov V, Polishchuk Y, Vorobiov S, Mironycheva-Tokoreva N, Kosykh N, Volkova I, Dupre B, Pokrovsky O, Kouraev A, Zakharova E, Shirokova L, Mognard N, Biancamaria S, Viers J, Kolmakova M. Western Siberia wetlands as indicator and regulator of climate change on the global scale. *International Journal of Environmental Studies*. 2009;66:409-421. doi: 10.1080/00207230902753056
3. Kirpotin SN, Antoshkina OA, Berezin AE, Elshehawi S, Feurdean A, Lapshina ED, Pokrovsky OS, Peregon AM, Semenova NM, Tanneberger F, Volkov IV, Volkova II, Joosten H. Great Vasyugan Mire: How the world's largest peatland helps addressing the world's largest problems. *Ambio*. 2021;50:2038-2049. doi: 10.1007/s13280-021-01520-2
4. Kovaleva E, Yakovlev A. Ecological functions of marsh ecosystems (the case of Sakhalin Island). *Ecology and Industry of Russia*. 2017;21(12):32-37. doi: 10.18412/1816-0395-2017-12-32-37 In Russian
5. Glagolev MV, Kleptsova IE, Filippov IV, Kazantsev VS, Machida T, Maksyutov ShSh. Methane emissions from subtaiga mires of Western Siberia: concept of the "standard model" BC5. *Moscow University Soil Science Bulletin*. 2010;65(2):86-93. doi: 10.3103/S0147687410020067
6. Golovatskaya EA, Dyukarev EA. The influence of environmental factors on the CO₂ emission from the surface of oligotrophic peat soils in West Siberia. *Eurasian Soil Science*. 2012;45(6):588-597. doi: 10.1134/S106422931206004X
7. Raudina TV, Smirnov SV, Lushchaeva IV, Istigechev GI, Kulizhskiy SP, Golovatskaya EA, Shirokova LS, Pokrovsky OS. Seasonal and spatial variations of dissolved organic matter biodegradation along the aquatic continuum in the southern taiga bog complex, Western Siberia. *Water*. 2022;14(23):3969. doi: 10.3390/w14233969
8. Shmygleva AV. Anthropogenic factor in degradation of ecosystems in Western Siberia in the soviet period. *Vestnik Surgutskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta – Surgut State Pedagogical University Bulletin*. 2017;6(51):48-54. In Russian, English summary
9. Sinyutkina AA, Gashkova LP, Maloletko AA, Magur MG, Kharanzhevskaya YuA. Transformation of the surface and vegetation cover of drained bogs in Tomsk region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;43:196-223. doi: 10.17223/19988591/43/10 In Russian, English summary
10. Inisheva LI, Aristarkhova VE, Porokhina EV, Borovkova AF. Cutaway peat deposits, their characteristics and functioning. Tomsk: Tomsk State Pedagogical University Publ.; 2007. 224 p. In Russian
11. Sinyutkina AA. Drainage consequences and self-restoration of drained raised bogs in the south-eastern part of Western Siberia: Peat accumulation and vegetation dynamics. *Catena*. 2021;205:105464. doi: 10.1016/j.catena.2021.105464
12. Kharanzhevskaya YuA. Seasonal stream water chemistry response to long-term forestry drainage and wildfire: A case study in a part of the Great Vasyugan Mire. *Geography, Environment, Sustainability*. 2024;17(1):44-53. doi: 10.24057/2071-9388-2023-2806
13. Zaidelman FR. Degradatsiya melioriruemykh pochv Rossii i sopredel'nykh stran v rezul'tate antropogennogo izmeneniya ikh vodnogo rezhima i sposoby zashchity [Degradation of reclaimed soils in Russia and neighboring countries as a result of anthropogenic changes in

- their water regime and methods of protection]. *Use and Protection of Natural Resources of Russia*. 2014;4:24-30. In Russian
14. Ilyasov DV, Sirin AA, Suvorov GG, Meteleva MM, Maslov AA, Muldashev AA, Shirokih PS, Bikbaev IG, Martynenko VB. Soils and vegetation of anthropogenic changed steppe peatland (Berkazan-Kamysh, Bashkiriya). *Agrohimia*. 2018;12:46-59. doi: 10.1134/S0002188118120062. In Russian, English summary
15. Kazakov AA. Remote geothermal sensing of Western Siberia bogs (the case of Tarmany marsh massif). *Tyumen State University Herald*. 2013;4:128-132.
16. Motorin AS. Agrochemical properties of peat soils in the northern trans-ural region and their transformation. *Melioratsiya I Vodnoe Khozyaystvo*. 2022;6:12-16. doi: 10.32962/0235-2524-2022-6-12-17. In Russian, English summary
17. Konstantinov A, Novoselov A, Konstantinova E, Loiko S, Kurasova A, Minkina T. Composition and properties of soils developed within the ash disposal areas originated from peat combustion (Tyumen, Russia). *Soil Science Annual*. 2020;71(1):3-14. doi: 10.37501/soilsa/121487
18. Konstantinov A, Konstantinova E, Novoselov A, Kurasova A, Shuvaev E, Sherstnev A, Zaitseva V, Minkina T. Geochemical status of non-reclaimed ash dumps subjected to long-term self-overgrowing: Evidence from the Tyumen, Russia. *Journal of Geochemical Exploration*. 2024;258:107387. doi: 10.1016/j.gexplo.2024.107387
19. Giber KA, Kustysheva IN. Improving the functioning of melioration systems for the purpose of the effectiveness of dewatering in the territory of the city of Tyumen. *Interexpo GEO-Siberia*. 2023;4(2):18-23. doi: 10.33764/2618-981X-2023-4-2-18-23 In Russian, English summary
20. Konstantinov A, Konstantinova E, Smirnov P, Minkina T, Batalin G, Gareev B, Mingazov G, Loiko S. Assessment of soil development during rapid urbanization using the carbon and nitrogen stable isotope composition. *Environmental Geochemistry and Health*. 2023;45:9123-9134. doi: 10.1007/s10653-023-01580-1
21. Konstantinova E, Novoselov A, Konstantinov A, Minkina T, Sushkova S, Loiko S. Evaluating the effect of historical development on urban soils using microartifacts and geochemical indices. *Environmental Geochemistry and Health* 2023;45:121-136. doi: 10.1007/s10653-021-01064-0
22. Karetin LN. Pochvy Tyumenskoy oblasti [Soils of the Tyumen region]. Novosibirsk: Nauka Publ.; 1990. 286 p. In Russian
23. Moskovchenko DV. Biogeochemical properties of the high bogs in Western Siberia. *Geografia I Prirodnye Resursy*. 2006;1:63-70. In Russian, English summary
24. Urusevskaya IS, Alyabina IO, Shoba SA. Karta pochvenno-ekologicheskogo rayonirovaniya Rossiyskoy Federatsii. Masshtab 1:8 000 000. Poyasnitel'nyy tekst i legenda k karte: Uchebnoe posobie. [Map of soil-ecological zoning of the Russian Federation. Scale 1:8,000,000. Explanatory text and legend for the map: Textbook]. Moscow: MAX Press; 2020. 100 p. In Russian
25. Grehova IV. Botanical structure and decomposition degree of peats in the Tyumen Region. *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. Ekologiya – Bulletin of Irkutsk State University. Biology. Ecology*. 2012;5(2):9-12. In Russian, English summary
26. Kalyuzhny IL. Changes in chemical composition of a peat water under melioration of a eutrophic mire. *Trudy Instorfa*. 2022;25:3-11. In Russian
27. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI. Classification and diagnostics of soils of Russia. Smolensk: Oikumena; 2004; 341 p. In Russian
28. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. 4th edition. Vienna:International Union of Soil Sciences (IUSS); 2022. 234 p.
29. Teorii i metody fiziki pochv [Theories and methods of soil physics]. Shein EV, Karpachevsky LO, editors. Moscow: Grif i Ko Publ., 2007. 616 p. In Russian
30. Theory and practice of chemical analysis of soils. Vorobyova LA, editor. Moscow: GEOS Publ.; 2006. 400 p. In Russian

31. M-049-PDO/18. Metodika izmereniy massovoy doli metallov i oksidov metallov v poroshkovykh probakh pochv i donnykh otlozheniy rentgeno fluoressentsnym metodom [Methodology for measuring the mass fraction of metals and metal oxides in powder samples of soils and bottom sediments using the X-ray fluorescence method]. St. Petersburg: NPO Spektron Publ.; 2018. 18 p. In Russian
32. de Campos FF, Licht OAB. Correlation Diagrams: graphical visualization of geochemical associations using the EzCorrGraph app. *Journal of Geochemical Exploration*. 2021;220:106657. doi: 10.1016/j.gexplo.2020.106657
33. Ryabogina NE, Afonin AS, Ivanov SN, Li HC, Kalinin PA, Udaltsov SN, Nikolaenko SA. Holocene paleoenvironmental changes reflected in peat and lake sediment records of Western Siberia: Geochemical and plant macrofossil proxies. *Quaternary International*. 2019;528:73-87. doi: 10.1016/j.quaint.2019.04.006
34. Elementary soil-forming processes: an experience of conceptual analysis, characteristics, taxonomy. Karavaeva NV, Zonn SV, editors. Moscow: Nauka, 1992. 184 p. In Russian
35. Kabata-Pendias A, Szeke B. Trace Elements in Abiotic and Biotic Environments. Boca Raton: CRC Press; 2015. 440 p. doi: 10.1201/b18198.
36. Vodyanitskii YN, Shoba SA. Biogeochemical barriers for soil and groundwater bioremediation. *Moscow University Soil Science Bulletin*. 2016;71:89-100. doi: 10.3103/S014768741603008X
37. Lipatov DN, Shcheglov AI, Manakhov DV, Brekhov PT. Spatial heterogeneity in the properties of high-moor peat soils under local pyrogenesis in Northeastern Sakhalin. *Eurasian Soil Science*. 2016;49:238-250. doi: 10.1134/S1064229316020071
38. Wang X, Sun Y, Li S, Wang H. Spatial distribution and ecological risk assessment of heavy metals in soil from the Raoyanghe Wetland, China. *PLoS ONE*. 2019;14(8):e0220409. doi: 10.1371/journal.pone.0220409
39. Kabata-Pendias A. Trace Elements in Soils and Plants. 4th ed. Boca Raton: CRC Press; 2011. 548 p. doi: 10.1201/b10158
40. Korkanç SYa, Korkanç M, Amiri AF. Effects of land use/cover change on heavy metal distribution of soils in wetlands and ecological risk assessment. *Science of The Total Environment*. 2024;923:171603. doi: 10.1016/j.scitotenv.2024.171603.

Информация об авторах:

Константинов Александр Олегович, м.н.с. лаборатории биогеохимических и дистанционных методов мониторинга окружающей среды Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6950-2207>

E-mail: konstantinov.alexandr72@gmail.com

Константинова Елизавета Юрьевна, канд. геогр. наук, с.н.с. фронтальной лаборатории «Биоинженерия ризосферы» Южного федерального университета (Ростов-на-Дону, Россия).

ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-9836-8721>

E-mail: konstantliza@gmail.com

Новоселов Андрей Андреевич, канд. геол.-минер. наук, доцент кафедры физической географии и экологии Тюменского государственного университета (Тюмень, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8589-2316>

E-mail: mr.andreygeo@mail.ru

Зайцева Варвара Юрьевна, магистрант кафедры географии геолого-географического факультета Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0004-9387-6358>

varvara.zaitseva.geo@gmail.com

Курасова Алина Олеговна, м.н.с. лаборатории биогеохимических и дистанционных методов мониторинга окружающей среды Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4479-3789>

E-mail: kurasovalina@gmail.com

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Alexandr O. Konstantinov, Junior Researcher, BIO-GEO-CLIM Laboratory, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6950-2207>

E-mail: konstantinov.alexandr72@gmail.com

Elizaveta Yu. Konstantinova, Cand. Sci. (Geogr.), Senior Researcher, Frontline laboratory "Bioengineering of the rhizosphere", Southern Federal University (Rostov-on-Don, Russian Federation).

ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-9836-8721>

E-mail: konstantliza@gmail.com

Andrey A. Novoselov, Cand. Sci. (Geol.), assistant professor, Department of Physical Geography and Ecology, University of Tyumen (Tyumen, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8589-2316>

E-mail: mr.andreygeo@mail.ru

Varvara Yu. Zaitseva, Student, Department of Geography, Faculty of Geology and Geography, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0004-9387-6358>

E-mail: varvara.zaitseva.geo@gmail.com

Alina O. Kurasova, Junior Researcher, BIO-GEO-CLIM Laboratory, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4479-3789>

E-mail: kurasovalina@gmail.com

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 13.04.2024;
одобрена после рецензирования 13.09.2024; принята к публикации 28.12.2024.*

*The article was submitted 13.04.2024;
approved after reviewing 13.09.2024; accepted for publication 28.12.2024.*

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 595.142.3:631.147

doi: 10.17223/19988591/68/2

Использование технологий вермикомпостирования для утилизации органических отходов

Андрей Анатольевич Коровин¹, Владимир Владимирович Голембовский²,
Андрей Сергеевич Бабенко³, Александр Васильевич Куровский⁴

^{1,2} Северо-Кавказский федеральный научный аграрный центр, Михайловск, Россия

^{3,4} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

¹ aby20korovin@yandex.ru.

² vvh26@yandex.ru

³ andrey.babenko.56@mail.ru

⁴ a.kurovskii@yandex.ru

Аннотация. Проведен обзор исследований, посвященных использованию вермитехнологий для восстановления деградированных земель и утилизации промышленных и коммунальных отходов. Рассмотрена перспектива получения и использования вермикомпоста в качестве комплексного органоминерального удобрения биогумуса. Показано, что применяемые в настоящее время механические, физические и химические методы утилизации отходов зачастую неприемлемы вследствие высокой энергоемкости, себестоимости и остаточной токсической нагрузки на окружающую среду. Использование технологически простых, малозатратных и экологически чистых вермитехнологий позволяет снизить токсическую нагрузку на окружающую среду и, используя в качестве сырья производственные и коммунальные отходы, получать комплексные органоминеральные удобрения.

Ключевые слова: дождевые черви, вермикомпостирование, утилизация отходов производства, нефтепродукты, осадки сточных вод

Для цитирования: Коровин А.А., Голембовский В.В., Бабенко А.С., Куровский А.В. Использование технологий вермикомпостирования для утилизации органических отходов // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 68. С. 27–48. doi: 10.17223/19988591/68/2

Original article

doi: 10.17223/19988591/68/2

The use of vermicomposting technologies for organic waste disposal

Andrey A. Korovin¹, Vladimir V. Golembovsky², Andrey S. Babenko³,
Alexander V. Kurovsky⁴

^{1,2} North Caucasus Federal Agricultural Research Centre, Mikhailovsk, Russian Federation

^{3,4} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

Summary. One of the main threats to humanity is soil degradation, which is accompanied by a progressive decrease in fertility and crop yields. The significant regen-

erative biological potential of natural objects, including soil invertebrates and microorganisms, is still underutilized. Vermitechnologies are increasingly being used today to solve the problems of obtaining highly efficient organic products and restoring soil fertility.

The main purpose of this review is to systematize contemporary ideas about the place and prospects of using vermitechnologies in the disposal of a number of toxic wastes of industrial, agricultural and municipal origin, as well as the prospects of using vermicompost.

It is shown that vermicomposting is one of the simplest, most affordable and environmentally acceptable technologies for processing organic waste. As a result of numerous studies, a wide range of organic substances have been identified that can serve as a substrate for vermicomposting and raw materials for the production of vermicompost. These include waste from agricultural production of animal and vegetable origin, waste from the food industry, leaf litter and municipal waste. The properties of vermicompost as an optimal organic fertilizer containing a complete list of easily digestible organic and mineral components for plant growth and productivity increase are noted.

The use of vermitechnologies to clean up the territory from oil and petroleum products is based on the ability of earthworms and related microorganisms to successfully clean up the soil. Preparations for soil purification have been developed, including strains of microorganisms isolated from oil-contaminated soils and from earthworm coprolites.

It is shown that during the transformation of waste from sewage treatment plants, earthworms are able to extract heavy metals from sediment, accumulate them in their bodies and convert into bound forms inaccessible to plants. This process proceeds without the use of chemicals, which makes biological disposal environmentally safe. It does not lead to secondary pollution of surface reservoirs, groundwater and soils.

Studies on the processing of sewage sludge by composting with earthworms *Eisenia fetida* have shown that worms can enhance microbial activity at the initial stage of processing and thereby accelerate the decomposition of granular dehydrated sludge. The possibility of neutralization and disinfection of precipitation by earthworms is confirmed by the numerous studies.

The experience of processing sewage sludge in different countries shows that the resulting vermicompost meets the standards of organic fertilizers and can be used for growing forest and agricultural crops.

A review of the conducted research has shown that the use of vermitechnologies makes it possible to use organic waste from industry, agriculture and housing and communal services as raw materials for the production of valuable organic fertilizers, the use of which will contribute to the restoration of soil fertility and crop yields. Waste disposal will have a beneficial effect on the environment, biodiversity and human health.

The paper contains 94 References.

Keywords: earthworms, vermicomposting, utilization of production wastes, oil products, sewage sludge

For citation: Korovin AA, Golembovsky VV, Babenko AS, Kurovsky AV. Variability of acidity, electrical conductivity and redox potential in two Podzols at the Smolenskoye Poozerye national park. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;68:27-48. doi: 10.17223/19988591/68/2

Введение

Анализируя итоги развития человечества на рубеже XX – начала XXI в., ученые все больше приходят к выводу о необходимости смены экономической, экологической и продовольственной парадигм дальнейшего развития

технологического процесса. Основная причина кроется в дисбалансе между развивающейся техносферой и теряющей свою устойчивость биосферой [1, 2]. Изначально считалось, что индустриальные технологические уклады будут представлять собой целостные и устойчивые техносферные образования, в рамках которых осуществляется замкнутый производственный цикл, начинающийся с добычи и получения первичных материально-энергетических ресурсов и заканчивающийся выпуском конечных продуктов с последующей утилизацией. Однако сегодня преобладает экономический принцип развития техносферы, который осуществляется за счет материально-энергетических ресурсов биосферы. При этом происходит деградация последней, препятствующая реализации жизнеобеспечивающих функций и вызывающая экологический кризис. Причина кроется в исключении биопотенциала из круговорота веществ в природе и утилизации промышленных и бытовых отходов [3, 4].

Бесконтрольное использование экологически небезопасных технологий в условиях индустриального общества привело к существенному загрязнению атмосферы, водных объектов, деградации почв, снижению видового разнообразия растительного и животного мира и ухудшению здоровья населения [5–10]. В частности, в Государственном докладе «О состоянии и об охране окружающей среды Российской Федерации в 2022 году» было отмечено, что в атмосферу было выброшено 22 204,9 тыс. т загрязняющих веществ, из них 17 173,9 тыс. т – от стационарных источников. Объем сточных вод, сбрасываемых в природные поверхностные водные объекты Российской Федерации, в 2022 г. составил 36 169,3 млн м³. Вызывает серьезную озабоченность загрязненность донных отложений поверхностных водных объектов, в первую очередь, нефтяными углеводородами. В 2022 г. на территории Российской Федерации образовалось 9 017,3 млн т отходов производства и потребления, что на 6,7% больше уровня 2021 г. В результате антропогенного воздействия влиянию санитарно-гигиенических факторов (химические, биологические, физические) были подвержены более чем 86,8 млн человек в 51 субъекте Российской Федерации (59,3% населения).

В настоящее время одной из основных угроз для человечества признана деградация почв по причине природно-климатических изменений; она сопровождается прогрессирующим снижением плодородия почв и урожайности сельскохозяйственных культур [11–13]. При этом кризисные изменения в экономике не способствуют проведению агромелиоративных мероприятий в должном объеме, что приводит к трансформации почвенной биоты, антропогенным песчаным и пыльным бурям [14, 15]. Кроме того, выведению из хозяйственного оборота значительных территорий в зависимости от экономической специализации регионов способствует загрязнение почв нефтепродуктами и накопление токсичных отходов производства и потребления в зоне жизнедеятельности человека [16–18]. Бесспорно, подобное разделение весьма условно, и факторы постоянно взаимодействуют, но в целом научно-исследовательские и конструкторские разработки распределены в соответствии с обозначенными выше приоритетами.

Усилившийся в последние годы контроль за антропогенным воздействием способствует замедлению процессов деградации почв, но это не позволяет надеяться на полное восстановление окружающей среды ввиду значительного кумулятивного воздействия загрязняющих веществ. При этом все попытки существенно снизить содержание поллютантов в окружающей среде и ослабить их негативное влияние на экологическую обстановку и здоровье населения, используя исключительно механические, физические, химические методы или их комплексы, не дают ожидаемых результатов [19]. К сожалению, мощный восстановительный биологический потенциал природных объектов до настоящего времени используется недостаточно. В то же время именно разнообразные биологические методы являются эволюционно закрепленными способами ремедиации объектов окружающей среды, направленными на восстановление количественных и качественных показателей состояния почвенного покрова [20–22].

Основная цель данного обзора заключается в систематизации современных представлений о месте и перспективах использования вермитехнологий в утилизации ряда токсичных отходов промышленного, сельскохозяйственного и коммунально-бытового происхождения, а также перспективах использования вермикомпоста.

Роль дождевых червей в вермикомпостировании отходов производства и потребления

Современные модели интенсификации сельхозпроизводства приводят к прогрессивному снижению содержания гумуса, высокая сорбционная способность которого способствует деактивации поллютантов природного и техногенного происхождения, сохранению баланса макро- и микроэлементов, поддержанию биоразнообразия почвенной биоты [23, 24].

Из всех известных способов восстановления плодородия почв внесение вермикомпоста, полученного в результате переработки органических отходов с использованием ряда видов дождевых червей, признано наиболее простым, доступным и экологически чистым способом, который доказал свою перспективность как в условиях эксперимента, так и в производственных условиях [25–28].

В процессе вермикомпостирования дождевые черви выступают в качестве оптимального природного фильтра и дезинтоксиканта, своими копролитами обогащают субстрат биологически активными веществами и полезной микробиотой [29, 30].

В настоящее время огромное количество органических веществ животного и растительного происхождения рассматривается в качестве отходов вместо того, чтобы быть использованными в качестве вторичного сырья с извлечением столь нужных человечеству полезных веществ. Именно вермитехнологии ученые пытаются адаптировать к требованиям современного промышленного и сельскохозяйственного производства [31–33].

Основными источниками органических веществ, которые могут служить субстратом для вермикомпостирования и сырьем для производства биогу-

муса, могут выступать отходы сельскохозяйственного производства животного и растительного происхождения [34–36], отходы пищевой промышленности [37, 38], листовой опад [39, 40], ряд коммунальных отходов [41–43], которые сжигаются или утилизируются иными способами, при этом теряя органическую составляющую.

Отмечались свойства вермикомпоста как оптимального органического удобрения, содержащего полный перечень легко усваиваемых органических и минеральных компонентов для роста и повышения продуктивности растений. При этом использование различных видов сельскохозяйственных отходов и/или их смеси в качестве исходного продукта для вермикомпостирования позволяет получать вермикомпост с заранее прогнозируемым химическим составом [44]. Кроме того, использование микробиологических и бактериальных препаратов как изолированно, так и совместно с традиционными удобрениями не в полной мере отвечает требованиям сельхозпроизводителей [45–48], в связи с чем стали появляться работы, посвященные изучению комплексного использования вермитехнологий и микробиологических и бактериологических препаратов [49].

Роль вермитехнологий в утилизации нефти и нефтепродуктов

Особый интерес представляет использование вермитехнологий для утилизации субстратов, загрязненных нефтью и нефтепродуктами. Согласно Государственному докладу «О состоянии и об охране окружающей среды Российской Федерации в 2022 году» [5], на магистральных трубопроводах было зарегистрировано 26 311 порывов, что в 2,6 раза больше, чем в 2021 г. Из указанных порывов 12 985 случаев были зафиксированы на нефтепроводах. Всего за 2022 г. из-за порывов нефтепроводов было потеряно 159,9 тыс. т нефти.

Ремедиация почвенных экосистем после их загрязнения нефтью и нефтепродуктами вследствие выраженного кумулятивного токсического эффекта зачастую требует применения длительных и дорогостоящих методов, особенно в регионах интенсивной нефтедобычи, переработки, транспортировки и потребления нефти [50, 51]. Так, на основе многолетних наблюдений отмечено, что используемые в настоящее время для ликвидации разливов нефти и очистки почв механические, физико-химические и химические способы могут даже нанести дополнительный ущерб окружающей среде, поскольку требуют экскавации и перемещения грунта или обработки почв химическими реагентами. В свою очередь, эффективность биологических способов очистки, основанных на обработке почв биопрепаратом на основе аборигенных углеводородокисляющих микроорганизмов, четко прослеживалась ежегодно только в течение одного вегетационного сезона. Увеличение остаточного содержания нефти в почве к началу каждого следующего сезона авторы связывают с внутрисочвенной миграцией нефти из нижележащих загрязненных почвенных горизонтов в приповерхностные, что, в свою очередь, может снивелировать положительный эффект очистных работ [50].

Также установлена зависимость свойств окислительной деструкции нефтезагрязнения от геоклиматического характера местности, которая в умеренной зоне с резко континентальным климатом протекает преимущественно благодаря процессам биодеградации, а в арктической зоне под влиянием физико-химических факторов среды осуществляется по типу гниения, что может сопровождаться ростом численности гнилостных и патогенных микроорганизмов [51].

С момента поступления нефти в почву начинается процесс ее естественного фракционирования, физико-химических и микробиологических процессов ее разрушения и минерализации, перевода в нерастворимые или малорастворимые малоподвижные формы. При этом способность различных биогеоценозов к самоочищению напрямую зависит не только от структуры почв, но и от климатических условий, характеристик ландшафтов и видового биоразнообразия [52, 53]. Так, в ходе многолетних полевых исследований закономерности изменения микробиоценозов нефтезагрязненных почв Ю.М. Поляк и Л.Г. Бакина [53] обнаружили, что в дерново-подзолистой почве доминировали представители семейств *Coniochaetaceae* и *Aspergillaceae*, лидирующее положение занимали микромицеты из семейства *Rhizopodaceae*. В песчаном подзоле представители этого семейства отсутствовали, но выявлены микромицеты рода *Mucor* семейства *Mucoreaceae* и *Rhodotorula* семейства *Sporidiobolaceae*, не характерные для дерново-подзолистой почвы. Таким образом, в динамике самовосстановления почв и микробной сукцессии, выявленные для почв разных типов, указывают на существование сложных взаимодействий между почвенными микроорганизмами и условиями окружающей среды.

Сырая нефть рассматривается как многокомпонентный загрязнитель, который негативно влияет на состояние микрофлоры и объектов растительного и животного мира как непосредственно за счет токсического воздействия, так и за счет резкого изменения физико-химических параметров почвы [54].

При изучении ферментативной и микробиологической активности почв, загрязненных нефтью, установлено не только изменение численности функциональных групп видовой структуры комплекса микроорганизмов, но и активности их ферментов (каталазы, дегидрогеназы, липазы, фосфатазы и т.д.) [55–57], при этом отмечена разнонаправленность изменений ферментативной активности, которая преимущественно зависит от степени загрязнения почв [58, 59].

В настоящее время в основе способов ремедиации почв, загрязненных нефтью и нефтепродуктами, лежат механические, физико-химические и бактериологические методы. Современные микробиологические методы рекультивации почв, загрязненных нефтью и нефтепродуктами, основаны на применении высокоэффективных штаммов нефтеокисляющих микроорганизмов, выделенных из загрязненных природных объектов [60].

Изыскание и выделение микроорганизмов, обладающих углеводородоокисляющей активностью, позволило создать препараты, применяющиеся для очистки почвы от нефтяных загрязнений. Созданы биопрепараты на основе активно разлагающих нефть микроорганизмов: бактерий родов

Pseudomonas, *Rhodococcus*, *Arthrobacter*, *Acinetobacter*, *Azotobacter*, *Alkaligenes*, *Mycobacterium*; дрожжей *Candida*; нитевидных актиномицетов *Streptomyces*; грибов *Aspergillus* и *Penicillium* и др. [61, 62].

Биопрепараты, производимые коммерческими фирмами, представляют собой биомассу жизнеспособных клеток микроорганизмов, окисляющих нефтепродукты, которые различаются применяемыми для их получения штаммами с особыми физиолого-биохимическими свойствами, например, способностью включать в метаболические процессы разные классы углеводов [63–66]. Также проведены работы, которые показали большую эффективность комплекса применяемых бактерий-нефтедеструкторов по сравнению с моногруппами, а также их смесь с биосорбентами [67].

Интерес к использованию вермитехнологий для очистки территории от нефти обусловлен тем, что не только черви, но и живущие в них и в окружающей среде бактерии-симбионты обладают нефтедеструктивным действием [68, 69]. Также показано, что совместное использование вермикультуры и бактериологических препаратов, таких как производимые в России «Байкал», «Тамир» и «Восток», может усиливать эффект очистки почвы [70].

Опытным путем установлено, что различные виды червей имеют различную устойчивость к токсическому воздействию нефти и нефтепродуктов. При этом не только концентрация в почве, но и характер нефтепродуктов (сырая нефть, легкие и тяжелые углеводороды) несут различную токсическую нагрузку на почвенную биоту [71]. Следует отметить, что дождевых червей можно применять только на загрязненных почвах, которые не оказывают чрезмерно токсического воздействия. В связи с этим существуют характерные различия между типами земляных червей, которые диктуют ответ и поведение по типу почвы, типу загрязнителя, доступности пищи и ряду других параметров окружающей среды.

В последние годы разработан ряд препаратов для очистки почв, а также пресных и минерализованных вод от нефти и нефтепродуктов, включающий штаммы микроорганизмов, выделенных из нефтезагрязненных почв и из копролитов дождевых червей. На основе использования данных препаратов разработан метод рекультивации нефтезагрязненных почв с использованием сапропеля качестве сорбента [72–74].

В целом вермиремедиация почв, загрязненных нефтью и нефтепродуктами, является перспективным методом, который отличается простотой использования, экологической безопасностью и экономической целесообразностью. Комплексное использование дождевых червей, особенно имевших в своем жизненном цикле контакты с нефтью и нефтепродуктами, совместно с микробиологическими препаратами позволяет не только повысить выживаемость червей, но и ускорить процесс восстановления физико-химической структуры почв и почвенной биоты.

Роль дождевых червей в вермикомпостировании осадков сточных вод коммунальных очистных сооружений и донных отложений, извлекаемых при дноочистительных работах на водных объектах

Накопленные и ежегодно пополняемые объемы осадков сточных вод коммунальных очистных сооружений и донных отложений, извлекаемых

при дноочистительных работах на водных объектах (далее – соответственно ОСВ, ДО), содержащие до 80% органического компонента и до 20% минеральных примесей, составляют сотни миллионов тонн. При этом ОСВ и ДО отнесены к опасным отходам, так как содержат в своем составе тяжелые металлы и иные вредоносные для экологии химические соединения, нефтепродукты, патогенную микрофлору и т.д. [75, 76].

От ОСВ и ДО частично избавляются путем захоронения, высушивания и сжигания. Часть утилизируют с использованием физико-химических методов, часть перерабатывают в удобрения. Однако основная часть складывается на полигонах под открытым небом для длительного хранения до соответствия санитарным нормам, так как освобождать территории от того объема отходов, что ежегодно скапливается, не представляется возможным ввиду ограниченности материально-технических ресурсов.

Химический состав ОСВ и ДО неоднороден и в основном зависит от деятельности промышленных и сельскохозяйственных предприятий в районе естественного и искусственного водосбора, откуда с ливневыми, паводковыми, тальными и промышленно-бытовыми стоками поступают загрязняющие вещества. При определенных условиях ОСВ и ДО могут выступать в качестве потенциального субстрата для производства органоминеральных удобрений методом вермикомпостирования [77, 78].

Ряд авторов считают, что утилизация свежих ОСВ и ДО дождевыми червями затруднена ввиду повышенного содержания токсичных примесей, преимущественно солей тяжелых металлов, и высокой влажности субстрата; для снижения токсичности следует добавлять различные органические наполнители животного и/или растительного происхождения – навоз, помет, лиственный опад, солому и т.д. [75]. Однако показано, что дождевые черви могут утилизировать ОСВ и ДО и без предварительного их компостирования и добавления каких-либо наполнителей и разрыхлителей.

Отличительной особенностью вермикомпостирования является деаммонификация исходного субстрата, сопровождаемая его нитрификацией. Дезинтоксикационные свойства дождевых червей реализуются путем аккумуляирования токсичных элементов и связывания их внутрикишечной микробиотой. В результате происходит некоторое уменьшение валового содержания тяжелых металлов и их подвижных форм. Земляные черви способствуют выведению из осадка кадмия, свинца, меди и мышьяка. На концентрацию цинка и ртути оказывается обратное действие. Изменения концентрации тяжелых металлов в червях и в ОСВ детерминируется также биогеохимическими особенностями элементов. Увеличение или снижение концентрации тяжелых металлов как в червях, так и в осадке определяется и биогеохимическими особенностями элементов. Динамика накопления связана с пороговым эффектом аккумуляции при миграции тяжелых металлов в трофической цепи «почва–педобионты». Он проявляется в ходе минерализации осадка при возрастании концентрации этих элементов. Вносит коррективы и существование у металлов антагонизма/синергизма, степень проявления которого зависит от соотношения тяжелых металлов в конкретном субстрате [75, 77, 78].

Черви, поглощая донные отложения или субстраты на их основе, выделяют вместе с копролитами большое количество собственной микрофлоры, ферментов и других биологически активных веществ, которые обладают антисептическими свойствами. Они препятствуют развитию патогенной микрофлоры, выделению зловонных газов и обеззараживают исходный перерабатываемый субстрат [79]. После компостирования в субстрате не обнаруживаются яйца гельминтов и патогенная флора, а содержание токсических веществ существенно снижается [80].

Длительность вермикомпостирования ОСВ и ДО напрямую зависит от токсичности субстрата и его пригодности для жизнедеятельности червей [81, 82].

В настоящее время технология вермикомпостирования осадка сточных вод разрабатывается и широко используется в США, Канаде, ЮАР, в ряде европейских государств, а также в странах Южной и Юго-Восточной Азии. Показано, что в процессе трансформации отходов черви способны извлекать из осадка и накапливать в своем теле тяжёлые металлы и переводить их в связанные формы, не доступные для растений, что позволяет расширить спектр применения конечного продукта переработки. Этот процесс протекает без использования химических реагентов, что делает биологическую утилизацию экологически безопасной и не приводит к вторичному загрязнению поверхностных водоёмов, грунтовых подземных вод и почв. Добавление наполнителей в осадок сточных вод ускоряет стабилизацию осадка и устраняет его токсичность. Последовательная экстракция показала, что вермикомпостирование значительно снижает подвижность всех тяжёлых металлов за счет увеличения остаточных фракций. Активность дождевых червей и соответствующее добавление модифицирующих материалов играет позитивную роль в связывании тяжёлых металлов при обработке осадка сточных вод [83–85].

Сравнительные исследования по переработке осадка сточных вод компостированием с участием и без участия дождевых червей *Eisenia fetida* показали, что черви могут усилить микробную активность на начальной стадии переработки и тем самым ускорить разложение гранулированного обезвоженного осадка. Присутствие дождевых червей влияет на физические и химические свойства субстратов, тем самым способствуя росту некоторых микроорганизмов, таких как флаво- и ацидобактерии. Указывается, что для подавления патогенной микрофлоры продолжительность компостирования должна быть в пределах 112–144 дней. Возможность обезвреживания и обеззараживания осадков дождевыми червями подтверждается многочисленными исследованиями [86–89].

В последние годы внимание исследователей привлекает изучение свойств вермикомпоста, полученного на основе осадка сточных вод. Значительное число работ посвящено содержанию и миграции тяжёлых металлов в продуктах переработки осадков. При сравнительном исследовании процесса переработки твердых бытовых отходов и осадка сточных вод показано, что концентрация тяжёлых металлов сокращается в конечных продуктах во всех вариантах переработки [90].

Опыт переработки осадков сточных вод в разных странах показывает, что полученный вермикомпост соответствует стандартам органических удобрений и может быть использован для выращивания лесных и сельскохозяйственных культур, в частности кукурузы; особенно хорошо проявились почвосстанавливающие свойства вермикомпостов на основе осадка сточных вод в аридных условиях выращивания сельскохозяйственных культур [91].

В Малайзии были проведены эксперименты по удалению тяжелых металлов (Cr, Cd, Pb, Cu и Zn) из осадка городских сточных вод с добавлением отработанного грибного компоста с использованием червей *Lumbricus rubellus*. Показано, что через 10 недель компостирования содержание Cr, Cd и Pb в полученном вермикомпосте значительно снижалось, в то время как концентрация Cu и Zn увеличивалась. На пятнадцатой неделе компостирования наблюдалось увеличение содержания тяжелых металлов в вермикомпосте по сравнению с десятой неделей, в то время как концентрация тяжелых металлов в тканях дождевых червей была ниже по сравнению с вермикомпостом. Предполагается, что на 10–15-й неделе вермикомпостирования дождевые черви начинают выделять в окружающую среду тяжелые металлы [92–94].

Таким образом, проведенные исследования свидетельствуют, что вермикомпост на основе ОСВ и ДО может быть использован в качестве органоминерального удобрения. Однако для экологически обоснованного использования ОСВ, полученных на очистных сооружениях населенных пунктов, на территории которых располагаются крупные предприятия с экологически небезопасным производством, как сырья для производства биогумуса требуется комплексное изучение их химического, бактериологического и экотоксикологического состава.

Заключение

Аналитический обзор научной литературы показал, что применение вермитехнологий позволяет использовать органосодержащие отходы промышленности, сельского и жилищно-коммунального хозяйства в качестве сырья для выработки ценных органоминеральных удобрений, использование которых будет способствовать восстановлению плодородия почв и урожайности сельскохозяйственных культур. Утилизация отходов окажет благоприятное воздействие на состояние окружающей среды, биоразнообразие и состояние здоровья человека. Развитие и использование современных наукоемких решений делает возможным создание рентабельного предпринимательства, имеющего под рукой неограниченный рынок сырья и потребления, что послужит экономическим базисом экологической безопасности и расширенного воспроизводства почвенного плодородия в интересах будущих поколений. Правильный выбор технологии производства вермикомпоста позволяет значительно снизить себестоимость продукции, что делает её привлекательной для потребителей.

Список источников

1. Gliessman S. Evaluating the impact of agroecology // *Agroecology and Sustainable Food Systems*. 2020. Vol. 4 (8). PP. 973–974. doi: 10.1080/21683565.2020.1774110
2. Бринчук М.М. Законы природы как основа нового мировоззрения // *Астраханский вестник экологического образования*. 2021. № 1 (61). С. 67–76.
3. Журавлева Е.В., Цедилин А.Н., Воронов С.И. Экологический принцип техносферного развития // *Достижения науки и техники АПК*. 2021. Т. 35, № 11. С. 9–14.
4. Зеленская Т.Г., Коровин А.А., Безгина Ю.А., Округ С.В., Лысенко И.О. Новые технологии в растениеводстве как условие экологической и продовольственной безопасности // *Вестник АПК Ставрополя*. 2022. № 1 (45). С. 32–36.
5. О состоянии и об охране окружающей среды Российской Федерации в 2022 году. Государственный доклад Минприроды России. М. : МГУ им. М.В. Ломоносова, 2023. 686 с.
6. Государственный (национальный) доклад о состоянии и использовании земель в Российской Федерации в 2022 году. URL: https://rosreestr.gov.ru/upload/Doc/16-upr/doc_nation_report_2022.pdf
7. Состояние мировых земельных и водных ресурсов для производства продовольствия и ведения сельского хозяйства. Системы на пределе. Сводный доклад 2021. Рим. URL: <https://doi.org/10.4060/cb7654ru>
8. О состоянии санитарно-эпидемиологического благополучия населения в Российской Федерации в 2022 году: Государственный доклад. М. : Федеральная служба по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека, 2023. 368 с.
9. Олива Т.В., Манохина Л.А., Колесниченко Е.Ю. Химико-экологическое качество воды и донных отложений реки Валуй Белгородской области // *Успехи современного естествознания*. 2020. № 12. С. 145–150.
10. Блинова Е.Г., Чеснокова М.Г. Биотехнологические аспекты анализа донных осадков и гидрохимический режим водотока // *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*. 2019. № 10. С. 75–80.
11. Губарев Д.И., Левицкая Н.Г., Деревягин С.С. Влияние изменений климата на деградацию почв в аридных зонах Поволжья // *Аридные экосистемы*. 2022. Т. 28, № 1 (90). С. 20–27.
12. Рамазанова Р.Х. Процессы почвообразования при глобальном изменении климата и меры по устойчивому развитию растениеводства в Казахстане // *Почвоведение и агрохимия*. 2022. № 1. С. 69–77.
13. Сушкова Т.Ю., Иванова Н.А. Эффективность использования земли в сельском хозяйстве региона // *Экономика сельского хозяйства России*. 2021. № 10. С. 39–44.
14. Garcia-Segura D., Castillo-Murrieta I.M., Martinez-Rabelo F. Macrofauna and mesofauna from soil contaminated by oil extraction // *Geoderma*. 2018. Vol. 332. PP. 180–189.
15. Zucca C., Fleiner R., Bonaiuti E. et al. Land degradation drivers of anthropogenic sand and dust storms // *Catena*. 2022. Vol. 219. PP. 106575.
16. Nassar S.E., Said R.M. Bioremediation assessment, hematological, and biochemical responses of the earthworm (*Allobophora caliginosa*) in soil contaminated with crude oil // *Environmental Science and Pollution Research*. 2021. Vol. 28 (39). PP. 54565–54574.
17. Bigaliev A.B., Kozhakhmetova A.N. Oil pollution and associated heavy metals, radionuclides in the body of hydrobionts of the Kazakhstan zone of the Caspian Sea // *Bulletin of the Tomsk Polytechnic University, Geo Assets Engineering*. Vol. 2020331 (12). PP. 60–66.
18. Slyusarevsky A.V., Zinnatshina L.V., Vasilyeva G.K. Comparative environmental and economic analysis of methods for the remediation of oil-contaminated soils by in situ bioremediation and mechanical soil replacement // *Ecology and Industry of Russia*. 2018. № 22 (11). PP. 40–45.
19. Hartenstein R. Earthworm Biotechnology and Global Biogeochemistry // *Advances in Ecological Research*. 1986. Vol. 15. PP. 379–409.

20. Canti M.G. Earthworm Activity and Archaeological Stratigraphy: A Review of Products and Processes // *Journal of Archaeological Science*. 2003. Vol. 30. PP. 135–148.
21. Илькин Н. Биологизация земледелия: преграды и перспективы // *АгроФорум*. 2022. № 1. С. 24–30.
22. Stewart A. The Earth Moved: On the Remarkable Achievements of Earthworms // Paperback Algonquin Books. 2004. 204 p.
23. Занилов А.Х., Яхтанигова Ж.М. К органическому сельскому хозяйству через биологизацию // *Инновации в АПК: проблемы и перспективы*. 2016. № 1 (9). С. 47–52.
24. Хакбердиев О.Э., Шамсиддинов Т.Ш. Деградация почв и влияние эрозии на агрохимические свойства почв // *International Independent Scientific Journal*. 2020. № 13–2 (13). С. 27–29.
25. Титов И.Н. Вермикультура: переработка органической фракции отходов // *Твердые бытовые отходы*. 2008. № 8. С. 18–25.
26. Bhat S.A., Singh S., Singh J. Bioremediation and detoxification of industrial wastes by earthworms: vermicompost as powerful crop nutrient in sustainable agriculture // *Biore-source Technol*. 2018. № 252. PP. 172–179.
27. Фахруденова И.Б., Хамитова А.С., Сергазина С.М., Мустафина Ш.А. Вермитехнологии как основа экологического земледелия // *Международный вестник ветеринарии*. 2020. № 4. С. 106–110.
28. Степанова Д.И. Биотехнологические основы повышения урожайности и качества овощных культур в условиях защищенного грунта Якутии: монография / Д.И. Степанова, М.Ф. Григорьев, А.И. Григорьева. Якутск : Издательский дом СВФУ, 2022. 92 с.
29. Гиляров М.С., Стриганова Б.Р. Роль почвенных беспозвоночных животных в разложении растительных остатков и круговороте веществ // *Зоология беспозвоночных. Почвенная зоология*. 1978. Т. 5. С. 8–69.
30. Куровский А.В., Бабенко А.С. Биогеохимическая роль дождевых червей в почвенных экосистемах. Краткая история исследований и современные представления // *Вестник Евразийского национального университета имени Л.Н. Гумилева. Серия: Биологические науки*. 2022. № 3 (140). С. 116–129.
31. Суханова И.М., Газизов Р.Р., Биккинина Л.М.Х., Яппаров И.А. Технология вермикомпостирования как одно из решений экологических проблем // *Агрохимический вестник*. 2015. № 6. С. 26–28.
32. Singh S., Singh J., Kandoria A. et al. Bioconversion of different organic waste into fortified vermicompost with the help of earthworm: A comprehensive review // *International Journal of Recycling of Organic Waste in Agriculture*. 2020. № 9 (4). PP. 423–439.
33. Олива Т.В., Колесниченко Е.Ю., Панин С.И., Андреева Н.В. Экологические аспекты производства и применения вермикомпоста // *Актуальные вопросы сельскохозяйственной биологии*. 2022. № 4 (26). С. 41–46.
34. Пташкина-Гирина О.С., Телюбаев Ж.Б., Шерьязов С.К. Переработка отходов животноводства для использования их в качестве удобрения // *Вестник ИрГСХА*. 2017. № 80. С. 184–190.
35. Нафиков М.М., Нигматзянов А.Р. Особенности производства продукции и переработки сырья агропромышленного комплекса по безотходной технологии // *Экологический вестник Северного Кавказа*. 2019. Т. 15, № 3. С. 55–61.
36. Кузубов А.А., Шашло Н.В. Модели использования отходов аграрных предприятий в обеспечении энергетической и экологической безопасности // *Вестник Воронежского государственного аграрного университета*. 2021. Т. 14, № 3 (70). С. 168–176.
37. Garg V.K., Suthar S., Yadav P. Management of food industry waste employing vermicomposting technology // *Bioresource Technol*. 2012. Vol. 126. PP. 437–443.
38. Sanchez-Hernandez J.C., Sáez J.A., Vico A., Moreno J., Moral R. Evaluating earthworms' potential for remediating soils contaminated with olive millwaste sediments // *Applied Sciences (Switzerland)* 2020. Vol. 10 (7). 2624.

39. Колесников Г.Н., Гаврилов Т.А., Станкевич Т.Б. Повышение эффективности переработки органических отходов сельского и лесного хозяйства // *Journal of Advanced Research in Technical Science*. 2020. № 21. С. 89–94.
40. Петроченко К.А., Куровский А.В., Бабенко А.С., Якимов Ю.Е. Вермикомпост на основе листового опада – перспективное кальциевое удобрение // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2015. № 2 (30). С. 20–34.
41. Nawal M., Kadi K., Casini S., Lekmine S., Amari A. Effects of single and combined olive mill wastewater and olive mill pomace on the growth, reproduction, and survival of two earthworm species (*Aporrectodea trapezoides*, *Eisenia fetida*) // *Applied Soil Ecology*. 2021. № 168 (1). Art. no. 104123.
42. Григорьев М.Ф., Степанова Д.И., Григорьева А.И., Сагиндыкова Э.У., Сидоров А.А. Возможность производства вермикомпостов для улучшения почвосмесей закрытого грунта // *International agricultural journal*. 2023. № 2. С. 685–693.
43. Nadana G.R.V., Selvaraj K., Sivakumar P., Palanichelvam K. Coelomic fluid of earthworms extruded by cold stress method has commercially significant compounds and trigger seed germination in *Vigna radiata* L. // *Environmental Technology and Innovation*. 2020. Vol. 19. 100814.
44. Завалин А.А. Биопрепараты, удобрения и урожай. М. : Изд-во ВНИИА, 2005. 302 с.
45. Завалин А.А., Алферов А.А., Чернова Л.С. Ассоциативная азотфиксация и практика применения биопрепаратов в посевах сельскохозяйственных культур // *Агрохимия*. 2019. № 8. С. 83–96.
46. Брескина Г.М., Чуян Г.М. Роль биопрепаратов и азотных удобрений в формировании продуктивности гречихи в условиях Курской области // *Российская сельскохозяйственная наука*. 2021. № 2. С. 39–42.
47. Накаряков А.М., Завалин А.А. Влияние биопрепаратов и удобрений на урожайность и качество зерна озимой пшеницы на светло-серой лесной почве // *Плодородие*. 2021. № 4 (121). С. 26–30.
48. Цыкора А.А., Каменев Р.А., Каменева В.К. Влияние минеральных удобрений и бактериальных препаратов на урожайность озимого ячменя в условиях Ростовской области // *Вестник Мичуринского государственного аграрного университета*. 2021. № 4 (67). С. 99–103.
49. Терещенко Н.Н., Кравец А.В., Акимова Е.Е., Минаева О.М., Зотикова А.П. Эффективность применения микроорганизмов, изолированных из копролитов дождевых червей, для увеличения урожайности зерновых культур // *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2013. № 5 (234). С. 10–17.
50. Глязнецова Ю.С., Лифшиц С.Х., Зуева И.Н., Чалая О.Н. Проблемы рекультивации нефтезагрязненных территорий // *Проблемы региональной экологии*. 2021. № 5. С. 109–112.
51. Лифшиц С.Х., Глязнецова Ю.С., Чалая О.Н., Зуева И.Н. Особенности трансформации нефтезагрязнения в мерзлотных почвах техногенных объектов Якутии // *Лесной вестник*. 2023. Т. 27, № 2. С. 112–120.
52. Зволинский В.П., Батовская Е.К., Бондаренко А.Н. Экология нефтезагрязненных почв европейской части России // *Земледелие*. 2007. № 4. С. 13–14.
53. Поляк Ю.М., Бакина Л.Г. Оценка биоразнообразия микробоценозов нефтезагрязненных почв на разных этапах их восстановления // *Почвы и окружающая среда: сборник научных трудов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 55-летию Института почвоведения и агрохимии СО РАН*. Новосибирск : ИПА СО РАН, 2023. С. 565–568. doi: 10.31251/conf1-2023
54. Киреева Н.А., Новоселова Е.И., Григориади А.С. Влияние загрязнения почв нефтью на физиологические показатели растений и ризосферную микробиоту // *Агрохимия*. 2009. № 7. С. 71–80.
55. Бородулина Т.С., Полонский В.И. Влияние нефтезагрязнения почвы на физиологические характеристики растений пшеницы // *Вестник Красноярского государственного аграрного университета*. 2010. № 5. С. 50–55.

56. Кобзев Е.Н., Петрикевич С.Б., Шкидченко А.Н. Исследование устойчивости ассоциации микроорганизмов-нефтедеструкторов в открытой системе // Прикладная биохимия и микробиология. 2001. Т. 37, № 4. С. 413–417.
57. Baran S., Bielinska E.J., Oleszczuk P. Enzymatic activity in an airfield soil polluted with polycyclic aromatic hydrocarbons // Geoderma. 2004. Vol. 118, № 3. PP. 221–232.
58. Киреева Н.А., Тарасенко Е.М., Шамаева А.А., Новоселова Е.И. Влияние нефтепродуктов на активность липазы серой лесной почвы // Почвоведение. 2006. № 8. С. 1005–1011.
59. Полонский В.И., Борцова И.Ю., Полонская Д.Е. и др. Влияние низких уровней нефтезагрязнения почвы на активность оксидоредуктаз // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2011. № 6. С. 90–94.
60. Гирич И.Е., Алешина Н.Ю., Карасев С.Г. и др. Биоремедиация черноземной почвы, загрязненной нефтью // Биотехнология. 2005. № 2. С. 67–72.
61. Рахимова Э.Р., Осипова А.Л., Зарипова С.К. Очистка почвы от нефтяного загрязнения с использованием денитрифицирующих углеводородокисляющих микроорганизмов // Прикладная биохимия и микробиология. 2004. Т. 40, № 6. С. 649–653.
62. Bodour A.A., Guerrero-Barajas C., Jiorle B.V. et al. Structure and characterization of flavolipids, a novel class of biosurfactants produced by *Flavobacterium* sp. strain MTN11 // Applied and Environmental Microbiology. 2004. Vol. 70, № 1. PP. 114–120.
63. Ветрова А.А., Нечаева И.А., Игнатова А.А. и др. Влияние катаболических плазмид на физиологические параметры бактерий рода *Pseudomonas* и эффективность биодеструкции нефти // Микробиология. 2007. Т. 76, № 3. С. 354–360.
64. Злотников К.М., Злотников А.К., Садовникова Л.К. и др. Биопрепарат Альбит для рекультивации загрязненных нефтью почв // Вестник РАСХН. 2007. № 1. С. 65–67.
65. Арчегова И.Б., Хабибуллина Ф.М., Щубаков А.А. Оптимизация очистки почвы и водных объектов от нефти с помощью биосорбентов // Сибирский экологический журнал. 2012. № 6. С. 769–776.
66. Писарчук А.Д., Терещенко Н.Н., Лушников С.В. Эффективность применения углеводородокисляющих бактерий *Pseudomonas putida* и сорбента на основе модифицированного вермикомпоста для детоксикации нефтезагрязненной почвы // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2011. № 3 (15). С. 180–182.
67. Смольникова В.В. Выживание дождевых червей в условиях нефтяного загрязнения // Вестник Северо-Кавказского государственного технического университета. 2011. № 1. С. 95–99.
68. Wang Z., Chen Z., Niu Y., Ren P., Hao M. Feasibility of vermicomposting for spent drilling fluid from a nature-gas industry employing earthworms *Eisenia fetida* // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2021. Vol. 214. Art. no. 111994.
69. Зеленская Т.Г., Безгина Ю.А., Коровин А.А., Смольникова В.В., Степаненко Е.Е. Потенциальные возможности вермиремедиации почв, загрязненных нефтепродуктами // Агрохимический вестник. 2022. № 4. С. 65–72.
70. Стом Д.И., Потапов Д.С., Балаян А.Э., Матвеева О.Н. Трансформация нефти в почве микробиологическим препаратом и дождевыми червями // Почвоведение. 2003. Т. 36. С. 359–361.
71. Geissen V., Gomez-Rivera P., Lwanga E., Mendoza R., Narcias A.T., Marcias E.B. Using earthworms to test the efficiency of remediation of oil-polluted soil in tropical Mexico // Ecotoxicology and environmental safety. 2008. Vol. 71. PP. 638–642.
72. Javed F., Hashmi I. Vermiremediation–Remediation of Soil Contaminated with Oil Using Earthworm (*Eisenia fetida*) // Soil and Sediment Contamination. 2021. Vol. 30 (6). PP. 639–662.
73. Rajadurai M., Karmegam N., Kannan S., Yuvaraj A., Thangaraj R. Vermiremediation of engine oil contaminated soil employing indigenous earthworms, *Drawida modesta* and *Lampito mauritii* // Journal of Environmental Management. 2022. Vol. 301. 113849.
74. Чачина С.Б., Чачина Е.П., Тихонов В.М. Биоремедиация почв, загрязненных нефтешламом 50 г/кг, с использованием биопрепаратов и вермикультуры дождевых

- червей // Экологические проблемы региона и пути их разрешения. Материалы XV Международной научно-практической конференции. Омск, 2021. С. 24–28.
75. Мухортов Д.И., Ускова В.В. Оптимизация параметров вермикомпостирования осадков сточных вод, различающихся по токсичности // Вестник Марийского государственного технического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2008. № 2. С. 60–71.
76. Ветчинников А.А., Титова В.И., Баранов А.И. Оценка возможности использования донных отложений пруда для рекультивации техногенно нарушенных почв // Агрохимический вестник. 2018. № 2. С. 50–53.
77. Baran A., Tarnawski M., Urbaniak M. An assessment of bottom sediment as a source of plant nutrients and an agent for improving soil properties // Environmental Engineering and Management Journal. 2019. Vol. 18 (8). PP. 1647–1656.
78. Межевова А.С. Практическое применение осадка сточных бытовых вод на примере возделывания сафлора красильного // Мелиорация и гидротехника. 2022. Т. 12, № 2. С. 53–67.
79. Ганин Г.Н. Влияние земляных червей на содержание тяжелых металлов и мышьяка в осадке сточных вод при его компостировании // Теоретические и прикладные аспекты современной науки. 2015. № 7–1. С. 95–101.
80. Ибрагимова Д.В., Гусельникова М.В., Наконечный Н.В. Использование нетрадиционных органических отходов при вермикомпостировании в закрытом грунте в условиях города Сургута // Самарский научный вестник. 2021. Т. 10, № 1. С. 80–85.
81. Коровин А.А., Зеленская Т.Г., Степаненко Е.Е., Округ С.В., Хасай Н.Ю. Биоремедиация донных отложений рек как способ повышения плодородия почв // Вестник Воронежского государственного аграрного университета. 2022. Т. 15, № 2 (73). С. 71–78. doi: 10.53914/issn2071-2243_2022_2_71
82. Коровин А.А., Голембовский В.В., Суров А.И. Получение вермикомпоста из отходов сельскохозяйственного производства и иловых осадков сточных вод // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2023. № 11 (229). С. 39–44. doi: 10.53083/1996-4277-2023-229-11-39-44
83. Lv B., Xing M., Yang J. Exploring the effects of earthworms on bacterial profiles during vermicomposting process of sewage sludge and cattle dung with high-throughput sequencing // Environmental Science and Pollution Research. 2018. Vol. 25. PP. 12528–12537.
84. Yadav A., Garg V.K. Industrial wastes and sludges management by vermicomposting // Rev Environmental Science Biotechnology. 2011. Vol. 10. PP. 243–276.
85. Žaltauskaitė J., Kniuitytė I., Praspaliauskas M. Earthworm *Eisenia fetida* potential for sewage sludge amended soil valorization by heavy metal remediation and soil quality improvement // Journal of Hazardous Materials. 2022. Vol. 424. 127316.
86. Hait S., Tare V. Optimizing vermistabilization of waste activated sludge using vermicompost as bulking material // Waste management. 2011. Vol. 31 (3). PP. 502–511.
87. Ludibeth S.-M., Marina I.-E., Vicenta E.M. Vermicomposting of Sewage Sludge: Earthworm Population and Agronomic Advantages // Compost Science & Utilization. 2012. Vol. 20 (1). PP. 11–17.
88. Rodríguez-Canché L.G., Cardoso Vigueros L., Maldonado-Montiel T., Martínez-Sanmiguel M. Pathogen reduction in septic tank sludge through vermicomposting using *Eisenia fetida* // Bioresource technology. 2010. Vol. 101 (10). PP. 3548–3553.
89. Villar I., Alves D., Pérez-Díaz D., Mato S. Changes in microbial dynamics during vermicomposting of fresh and composted sewage sludge // Waste management. 2016. Vol. 48. PP. 409–417.
90. Elvira C., Sampedro L., Benítez E., Nogales R. Vermicomposting of sludges from paper mill and dairy industries with *Eisenia andrei*: a pilot-scale study // Bioresource Technology. 1998. Vol. 63. PP. 205–211.
91. Nafez A.H., Nikaeen M., Kadkhodaie S., Hatamzadeh M., Moghim S. Sewage sludge composting: quality assessment for agricultural application // Environmental Monitoring and Assessment. 2015. Vol. 187. 709.

92. He Xin & Zhang, Yaxin & Shen, Maocai & Tian, Ye & Zheng, Kaixuan & Zeng, Guangming. Vermicompost as a natural adsorbent: evaluation of simultaneous metals (Pb, Cd) and tetracycline adsorption by sewage sludge-derived vermicompost // *Environmental Science and Pollution Research*. 2017. Vol. 24. PP. 8375–8384.
93. Huang K., Li F., Fu X., Chen X. Feasibility of a novel vermitechnology using vermicast as substrate for activated sludge disposal by two epigeic earthworm species // *Agricultural Sciences*. 2013. Vol. 4. PP. 529–535.
94. Zhang J., Sugir M., Li Y., Yuan L., Zhou M., Lv P., Yu Z., Zhou D. Effects of vermicomposting on the main chemical properties and bioavailability of Cd/Zn in pure sludge // *Environmental Science and Pollution Research*. 2019. Vol. 26. PP. 20949–20960.

References

1. Gliessman S. Evaluating the impact of agroecology. *Agroecology and Sustainable Food Systems*. 2020;4(8):973-974. doi: 10.1080/21683565.2020.1774110.
2. Brinchuk MM. Zakony prirody kak osnova novogo mirovozzreniya [The laws of nature as the basis of a new worldview]. *Astrahanskij vestnik ehkologicheskogo obrazovaniya*. 2021;1(61):67-76. In Russian
3. Zhuravleva EV, Cedilin AN, Voronov SI. Ehkologicheskij princip tekhnosfernogo razvitiya [The ecological principle of technosphere development]. *Dostizheniya n auki i tekhniki APK*. 2021;35(11):9-14. In Russian
4. Zelenskaya TG, Korovin AA, Bezgina YuA, Okrut SV, Lysenko IO. Novye tekhnologii v rastenievodstve kak uslovie ehkologicheskoy i prodovolstvennoj bezopasnosti [New technologies in crop production as a condition for environmental and food security]. *Vestnik APK Stavropolya*. 2022;1(45):32-36. In Russian
5. O sostoyanii i ob ohrane okruzhayushchej sredy rossijskoj federacii v 2022 godu [On the state and environmental protection of the Russian Federation in 2022]. Gosudarstvennyj doklad minprirody Rossii. Moscow: Mgu imeni Lomonosova; 2023. 686 p. In Russian
6. Gosudarstvennyj nacionalnyj doklad o sostoyanii i ispolzovanii zemel v Rossijskoj Federacii v 2022 godu. [State (national) report on the state and use of land in the Russian Federation in 2022]. Available at: https://rosreestr.gov.ru/upload/Doc/16-upr/doc_nation_report_2022.pdf. In Russian
7. Sostoyanie mirovyh zemelnyh i vodnyh resursov dlya proizvodstva prodovolstviya i vedeniya selskogo hozyajstva. Sistemy na predele svodnyj doklad 2021. Available at: <https://doi.org/10.4060/cb7654ru>.
8. O sostoyanii sanitarno-ehpidemiologicheskogo blagopoluchiya naseleniya v rossijskoj federacii v 2022 godu. [The state of the world's land and water resources for food production and agriculture]. Gosudarstvennyj doklad. Moscow: Federalnaya sluzhba po nadzoru v sfere zashchity prav potrebitelej i blagopoluchiya cheloveka. 2023. 368 p.
9. Oliva TV, Manohina LA, Kolesnichenko EYu. Himiko-ehkologicheskoe kachestvo vody i donnyh otlozhenij reki Valuj Belgorodskoj oblasti [Chemical and ecological quality of water and bottom sediments of the Valuy river in the Belgorod region]. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*. 2020;12:145-150. In Russian
10. Blinova EG, Chesnokova MG. Biotehnologicheskie aspekty analiza donnyh osadkov i gidrohimicheskij rezhim vodotoka [Biotechnological aspects of bottom sediment analysis and hydrochemical regime of the watercourse]. *Mezhdunarodnyj zhurnal prikladnyh i fundamentalnyh issledovanij*. 2019;10:75-80. In Russian
11. Gubarev DI, Levickaya NG, Derevyagin SS. Vliyanie izmenenij klimata na degradaciju pochv v aridnyh zonah povolzhya [The impact of climate change on soil degradation in the arid zones of the Volga region]. *Aridnye ehkosistemy*. 2022;1:20-27. In Russian
12. Ramazanova RH. Processy pochvoobrazovaniya pri globalnom izmenenii klimata i mery po ustojchivomu razvitiyu rastenievodstva v kazahstane [Soil formation processes under global climate change and measures for the sustainable development of crop production in Kazakhstan]. *Pochvovedenie i agrohimiya*. 2022;1:69-77. In Russian

13. Sushkova TYu, Ivanova NA. Ehffektivnost ispolzovaniya zemli v selskom hozyajstve regiona [The efficiency of land use in agriculture in the region]. *Ehkonomika selskogo hozyajstva Rossii*. 2021;10:39-44. In Russian
14. Garcia-Segura D, Castillo-Murrieta IM, Martinez-Rabelo F. Macrofauna and mesofauna from soil contaminated by oil extraction. *Geoderma*. 2018;332:180-189.
15. Zucca C, Fleiner R, Bonaiuti E. Land degradation drivers of anthropogenic sand and dust storms. *Catena*. 2022;219:106575.
16. Nassar SE, Said RM. Bioremediation assessment, hematological, and biochemical responses of the earthworm (*Allolobophora caliginosa*) in soil contaminated with crude oil. *Environmental Science and Pollution Research*. 2021;28(39):54565-54574.
17. Bigaliev AB, Kozhakhmetova AN. Oil pollution and associated heavy metals, radionuclides in the body of hydrobionts of the Kazakhstan zone of the Caspian Sea. *Bulletin of the Tomsk Polytechnic University, Geo Assets Engineering*. 2020;331(12):60-66.
18. Slyusarevsky AV, Zinnatshina LV, Vasilyeva GK. Comparative environmental and economic analysis of methods for the remediation of oil-contaminated soils by in situ bioremediation and mechanical soil replacement. *Ecology and Industry of Russia*. 2018;22(11):40-45.
19. Hartenstein R. Earthworm Biotechnology and Global Biogeochemistry. *Advances in Ecological Research*. 1986;15:379-409.
20. Canti MG. Earthworm Activity and Archaeological Stratigraphy: A Review of Products and Processes. *Journal of Archaeological Science*. 2003;30:135-148.
21. Ilkiv N. Biologizaciya zemledeliya pregrady i perspektivy [Biologization of agriculture: obstacles and prospects]. *AgroForum*. 2022;1:24-30. In Russian
22. Stewart A. The Earth Moved: On the Remarkable Achievements of Earthworms. Paperback Algonquin Books. 2004. 204 p.
23. Zanirov AKh, lakhtanigova ZhM. K organicheskomu selskomu hozyajstvu cherez biologizaciyu [Towards organic agriculture through biologization]. *Innovacii v APK: problemy i perspektivy*. 2016;1(9):47-52. In Russian
24. Hakberdiev OEh, Shamsiddinov TSh. Degradaciya pochv i vliyanie ehrozii na agrohimicheskie svoystva pochv [Soil degradation and the effect of erosion on the agrochemical properties of soils]. *International Independent Scientific Journal*. 2020;13(2):27-29. In Russian
25. Titov IN. Vermikultura pererabotka organicheskoy frakcii othodov [Vermiculture: processing of organic waste fraction]. *Tverdye bytovye othody*. 2008;8:18-25. In Russian
26. Bhat SA, Singh S, Singh J. Bioremediation and detoxification of industrial wastes by earthworms: vermicompost as powerful crop nutrient in sustainable agriculture. *Bioresource Technol*. 2018;252:172-179.
27. Fahrudenova IB, Hamitova AS, Sergazina SM, Mustafina SH. Vermitekhnologii kak osnova ehkologicheskogo zemledeliya [Vermitechnology as the basis of ecological agriculture]. *Mezhdunarodnyj vestnik veterinarii*. 2020;4:106-110. In Russian
28. Stepanova DI, Grigorev MF, Grigoreva AI. Biotekhnologicheskie osnovy povysheniya urozhajnosti i kachestva ovoshchnyh kultur v usloviyah zashchishchennogo grunta Yakutii [Biotechnological foundations for increasing the yield and quality of vegetable crops in the conditions of protected soil of Yakutia]. Yakutsk: Izdatelskij dom SVFU; 2022. 92 p.
29. Gilyarov MS, Striganova BR. Rol pochvennyh bespozvonochnyh zhivotnyh v razlozhenii rastitelnyh ostatkov i krugovorote veshchestv [The role of soil invertebrates in the decomposition of plant residues and the circulation of substances]. *Zoologiya bespozvonochnyh Pochvennaya zoologiya*. 1978;5:8-69. In Russian
30. Kurovskij AV, Babenko AS. Biogeochemicheskaya rol dozhdovyh chervej v pochvennyh ehkossistemah kratkaya istoriya issledovanij i sovremennye predstavleniya [The biogeochemical role of earthworms in soil ecosystems. a brief history of research and current views]. *Vestnik Evrazijskogo nacionalnogo universiteta imeni LN Gumileva Seriya Biologicheskie nauki*. 2022;3(140):116-129. In Russian

31. Suhanova IM, Gazizov RR, Bikkinina LMH, Yapparov IA. Tekhnologiya verмикompostirovaniya kak odno iz reshenij ehkologicheskikh problem [Vermicomposting technology as one of the solutions to environmental problems]. *Agrohimicheskij vestnik*. 2015;6:26-28. In Russian
32. Singh S, Singh J, Kandoria A, Quadar J, Bhat SA, Chowdhary AB, Pal Vig A. Bioconversion of different organic waste into fortified vermicompost with the help of earthworm: A comprehensive review. *International Journal of Recycling of Organic Waste in Agriculture*. 2020;9(4):423-439.
33. Oliva TV, Kolesnichenko EYu, Panin SI, Andreeva NV. Ekologicheskie aspekty proizvodstva i primeneniya verмикomposta [Environmental aspects of vermicompost production and application]. *Aktualnye voprosy sel'skohozyajstvennoj biologii*. 2022;4(26):41-46. In Russian
34. Ptashkina-Girina OS, Telyubaev ZhB, Sheryazov SK. Pererabotka othodov zhivotnovodstva dlya ispolzovaniya ih v kachestve udobreniya [Recycling of animal husbandry waste for use as fertilizer]. *Vestnik Ir-GSKHA*. 2017;80:184-190. In Russian
35. Nafikov MM, Nigmatzyanov AR. Osobennosti proizvodstva produkcii i pererabotki syrya agropromyshlennogo kompleksa po bezothodnoj tekhnologii [Features of production and processing of raw materials of the agro-industrial complex using waste-free technology]. *Ekologicheskij vestnik Severnogo Kavkaza*. 2019;3:55-61. In Russian
36. Kuzubov AA, Shashlo NV. Modeli ispolzovaniya othodov agrarnyh predpriyatij v obespechenii ehnergeticheskoy i ehkologicheskoy bezopasnosti [Models of the use of waste from agricultural enterprises in ensuring energy and environmental safety]. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2021;3(70):168-176. In Russian
37. Garg VK, Suthar S, Yadav P. Management of food industry waste employ. *Bioresource Technology* 2012;126:437-443.
38. Sanchez-Hernandez JC, Sáez JA, Vico A, Moreno J, Moral R. Evaluating earthworms' potential for remediating soils contaminated with olive millwaste sediments. *Applied Sciences (Switzerland)*. 2020;10(7):2624.
39. Kolesnikov GN, Gavrilov TA, Stankevich TB. Povyshenie ehffektivnosti pererabotki organicheskikh othodov sel'skogo i lesnogo hozyajstva [Improving the efficiency of processing organic waste from agriculture and forestry]. *Journal of Advanced Research in Technical Science*. 2020;21:89-94. In Russian
40. Petrochenko KA, Kurovskij AV, Babenko AS, Yakimov YuE. Vermikompost na osnove listovogo opada perspektivnoe kalcievoe udobrenie [Vermicompost based on leaf litter is a promising calcium fertilizer] *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta Biologiya*. 2015;2(30):20-34. In Russian
41. Nawal Mekersi, Kadi K, Casini S, Lekmine S, Amari A. Effects of single and combined olive mill wastewater and olive mill pomace on the growth, reproduction, and survival of two earthworm species (*Aporrectodea trapezoides*, *Eisenia fetida*). *Applied Soil Ecology*. 2021;168:104123.
42. Grigorev MF, Stepanova DI, Grigoreva AI, Sagindykova EhU, Sidorov AA. Vozmozhnosti proizvodstva verмикompostov dlya uluchsheniya pochvosmesej zakrytogo grunta [Possibilities of production of vermicompost for improvement of soil mixtures of closed soil]. *International agricultural journal*. 2023;2:685-693. In Russian
43. Nadana GRV, Selvaraj K, Sivakumar P, Palanichelvam K. Coelomic fluid of earthworms extruded by cold stress method has commercially significant compounds and trigger seed germination in *Vigna radiata* L. *Environmental Technology and Innovation*. 2020;19:100814.
44. Zavalin AA. Biopreparaty udobreniya i urozhaj [Biologics, fertilizers and crops]. Moscow: Izd-vo VNIIA 2005. 302 p. In Russian
45. Zavalin AA, Alferov AA, Chernova LS. Associativnaya azotfiksaciya i praktika primeneniya biopreparatov v posevah sel'skohozyajstvennykh kultur [Associative nitrogen fixation and the practice of using biological products in crops]. *Agrohimiya*. 2019;8:83-96. In Russian

46. Breskina GM, Chuyan GM. Rol biopreparatov i azotnyh udobrenij v formirovanii produktivnosti grechihi v usloviyah Kurskoj oblasti [The role of biological products and nitrogen fertilizers in the formation of buckwheat productivity in the conditions of the Kursk region]. *Rossijskaya selskohozyajstvennaya nauka*. 2021;2:39-42. In Russian
47. Nakaryakov AM, Zavalin AA. Vliyanie biopreparatov i udobrenij na urozhajnost i kachestvo zerna ozimoj pshenicy na svetlo seroj lesnoj pochve [The effect of biologics and fertilizers on the yield and quality of winter wheat grain on light gray forest soil]. *Plodородie*. 2021;4(121):26-30. In Russian
48. Cykora AA, Kamenev RA, Kameneva VK. Vliyanie mineralnyh udobrenij i bakterialnyh preparatov na urozhajnost ozimogo yachmenya v usloviyah rostovskoj oblasti [The effect of mineral fertilizers and bacterial preparations on the yield of winter barley in the Rostov region]. *Vestnik Michurinskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2021;4(67):99-103. In Russian
49. Tereshchenko NN, Kravec AV, Akimova EE, Minaeva OM, Zotikova AP. Ehffektivnost primeneniya mikroorganizmov izolirovannyh iz koprolitov dozhdevykh chervej dlya uvelicheniya urozhajnosti zernovyh kultur [The effectiveness of the use of microorganisms isolated from earthworm coprolites to increase the yield of grain crops]. *Sibirskij vestnik selskohozyajstvennoj nauki*. 2013;5(234):10-17. In Russian
50. Glyaznecova YuS, Lifshic SH, Zueva IN, Chalaya ON. Problemy rekultivacii neftezagryaznennyh territorij [Problems of reclamation of oil-contaminated territories]. *Problemy regionalnoj ehkologii*. 2021;5:109-112. In Russian
51. Lifshic SH, Glyaznecova YuS, Chalaya ON, Zueva IN. Osobennosti transformacii neftezagryazneniya v merzlotnyh pochvah tekhnogennyh obektov Yakutii [Features of transformation of oil pollution in permafrost soils of man-made objects of Yakutia]. *Lesnoj vestnik*. 2023;27(2):112-120. In Russian
52. Zvolinskij VP, Batovskaya EK, Bondarenko AN. Ekologiya neftezagryaznennyh pochv evropejskoj chasti Rossii [Ecology of oil-contaminated soils of the European part of Russia]. *Zemledelie*. 2007;4:13-14. In Russian
53. Polyak YuM, Bakina LG. Otsenka bioraznoobraziya mikrobotsenozov neftezagryaznennykh pochv na raznykh etapakh ikh vosstanovleniya [Assessment of the biodiversity of microbial communities of oil-contaminated soils at different stages of their restoration]. In: *Pochvy i okruzhayushchaya sreda*. Sbornik nauchnykh trudov Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem, posvyashchennoi 55-letiyu Instituta pochvovedeniya i agrokhimii SO RAN (Novosibirsk, 2-6 October, 2023). Novosibirsk: IPA SO RAN; 2023. pp. 565-568. doi: 10.31251/conf1-2023. In Russian
54. Kireeva NA, Novoselova EI, Grigoriadi AS. Vliyanie zagryazneniya pochv neftyu na fiziologicheskie pokazateli rastenij i rizosfernyu mikrobiotu [The effect of oil pollution on the physiological parameters of plants and rhizosphere microbiota]. *Agrohimiya*. 2009;7:71-80. In Russian
55. Borodulina TS, Polonskij VI. Vliyanie neftezagryazneniya pochvy na fiziologicheskie harakteristiki rastenij pshenicy [The effect of oil pollution of the soil on the physiological characteristics of wheat plants]. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2010;5:50-55. In Russian
56. Kobzev EN, Petrikevich SB, Shkidchenko AN. Issledovanie ustojchivosti associacii mikroorganizmov neftedestruktorov v otkrytoj sisteme [Investigation of the stability of the association of microorganisms-oil destructors in an open system]. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya*. 2001;4:413-417. In Russian
57. Baran S, Bielinska EJ, Oleszczuk P. Enzymatic activity in an airfield soil polluted with polycyclic aromatic hydrocarbons // *Geoderma*. 2004;118(3):221-232.
58. Kireeva NA, Tarasenko EM, Shamaeva AA, Novoselova E.I. The effect of petroleum products on the activity of gray forest soil lipase. *Pochvovedenie*. 2006;8:1005-1011. In Russian, English summary
59. Polonskij VI, Borcova IYu, Polonskaya DE et al. Vliyanie nizkih urovnej neftezagryazneniya pochvy na aktivnost oksidoreduktaz [The effect of low levels of oil

- pollution of the soil on the activity of oxidoreductases]. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2011; № 6:90-94. In Russian
60. Girich IE, Aleshina NYu, Karasev SG et al. Bioremediaciya chernozemnoj pochvy zagryaznennoj neftyu [Bioremediation of chernozem soil contaminated with oil]. *Biotehnologiya*. 2005;2:67-72. In Russian
61. Rahimova EhR, Osipova AL, Zaripova SK. Ochistka pochvy ot nefryanogo zagryazneniya s ispolzovaniem denitrificiruyushchih uglevodorodokislyayushchih mikroorganizmov [Soil purification from oil pollution using denitrifying hydrocarbon-oxidizing microorganisms]. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya*. 2004;40(6):649-653. In Russian
62. Bodour AA, Guerrero-Barajas C, Jiorle BV et al. Structure and characterization of flavolipids, a novel class of biosurfactants produced by *Flavobacterium* sp. strain MTN11. *Applied and Environmental Microbiology*. 2004;70:114-120.
63. Vetrova AA, Nechaeva I.A., Ignatova AA et al. Vliyanie katabolicheskikh plazmid na fiziologicheskie parametry bakterij roda *Pseudomonas* i ehffektivnost biodestrukcii nefiti [The effect of catabolic plasmids on the physiological parameters of *Pseudomonas* bacteria and the efficiency of oil biodegradation]. *Mikrobiologiya*. 2007;76(3):354-360. In Russian
64. Zlotnikov KM, Zlotnikov AK, Sadovnikova LK et al. Biopreparat Albit dlya rekultivacii zagryaznennykh neftyu pochv [Albit biopreparation for reclamation of oil-contaminated soils]. *Vestnik RASKHN*. 2007;1:65-67. In Russian
65. Archeгова IB, Habibullina FM, Shchubakov AA. Optimizaciya ochistki pochvy i vodnykh obektov ot nefiti s pomoshchyu biosorbentov [Optimization of soil and water purification from oil using biosorbents]. *Sibirskij ehkologicheskij zhurnal*. 2012;6:769-776. In Russian
66. Pisarchuk AD, Tereshchenko NN, Lushnikov SV. The effectiveness of the use of *Pseudomonas putida* hydrocarbon-oxidizing bacteria and a sorbent based on modified vermicompost for detoxification of oil-contaminated soil. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta Biologiya*. 2011; 3(15):180-182. In Russian, English summary
67. Smolnikova VV. Vyzhivanie dozhdevykh chervej v usloviyakh nefryanogo zagryazneniya [Survival of earthworms in conditions of oil pollution]. *Vestnik Severo Kavkazskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*. 2011;1:95-99. In Russian
68. Wang Z, Chen Z, Niu Y, Ren P, Hao M. Feasibility of vermicomposting for spent drilling fluid from a nature-gas industry employing earthworms *Eisenia fetida*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2021;214:111994.
69. Zelenskaya TG, Bezgina YuA, Korovin AA, Smolnikova VV, Stepanenko EE. Potencialnye vozmozhnosti vermiremediacii pochv zagryaznennykh nefteproduktami [Potential possibilities of vermiremediation of soils contaminated with petroleum products]. *Agrohimicheskij vestnik*. 2022;4:65-72. In Russian
70. Stom DI, Potapov DS, Balayan AEh, Matveeva ON. Transformaciya nefiti v pochve mikrobiologicheskim preparatom i dozhdevnymi chervyami [Transformation of oil in the soil by microbiological preparation and earthworms]. *Pochvovedenie*. 2003;36:359-361. In Russian
71. Geissen V, Gomez-Rivera P, Lwanga E, Mendoza R, Narcias AT, Marcias EB. Using earthworms to test the efficiency of remediation of oil-polluted soil in tropical Mexico. *Ecotoxicology and environmental safety*. 2008;71:638-642.
72. Javed F, Hashmi I. Vermiremediation-Remediation of Soil Contaminated with Oil Using Earthworm (*Eisenia fetida*). *Soil and Sediment Contamination*. 2021;30(6):639-662.
73. Rajadurai M, Karmegam N, Kannan S, Yuvaraj A, Thangaraj R. Vermiremediation of engine oil contaminated soil employing indigenous earthworms, *Drawida modesta* and *Lampito mauritii*. *Journal of Environmental Management*. 2022; 301:113849.
74. Chachina SB, Chachina EP, Tihonov VM. Bioremediaciya pochv zagryaznennykh nefteshlamom 50 g kg s ispolzovaniem biopreparatov i vermikultury dozhdevykh chervej [Bioremediation of soils contaminated with oil sludge 50 g/kg using biologics and vermiculture of earthworms]. In: *Ekologicheskie problemy regiona i puti ih razresheniya*

- Materialy XV Mezhdunarodnoj nauchno prakticheskoy konferencii Pod obshchej redakciej E.Yu. Tyumencevoj. Omsk; 2021. pp. 24-28. In Russian
75. Muhortov DI, Uskova VV. Optimizaciya parametrov verмикompostirovaniya osadkov stochnyh vod razlichayushchihся po toksichnosti [Optimization of the parameters of vermicomposting of sewage sludge, differing in toxicity]. *Vestnik Marijskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta Seriya Les Ekologiya Prirodopolzovanie*. 2008;2:60-71. In Russian
 76. Vetchinnikov AA, Titova VI, Baranov AI. Ocenka vozmozhnosti ispolzovaniya donnyh otlozhenij pruda dlya rekultivacii tekhnogenno narushennyh pochv [Assessment of the possibility of using the bottom sediments of the pond for the reclamation of technogenically disturbed soils]. *Agrohimicheskij vestnik*. 2018;2:50-53. In Russian
 77. Baran A, Tarnawski M, Urbaniak M. An assessment of bottom sediment as a source of plant nutrients and an agent for improving soil properties. *Environmental Engineering and Management Journal*. 2019;18(8):1647-1656.
 78. Mezheva AS. Prakticheskoe primenenie osadka stochnyh bytovykh vod na primere vozdeystviya saflora krasilnogo [Practical application of sewage sludge on the example of cultivation of safflower dye]. *Melioraciya i gidrotekhnika*. 2022;12(2):53-67. In Russian
 79. Ganin GN. Vliyanie zemlyanykh chervej na sodержanie tyazhelykh metallov i myshyaka v osadke stochnyh vod pri ego kompostirovanii [The effect of earthworms on the content of heavy metals and arsenic in sewage sludge during its composting]. *Teoreticheskie i prikladnye aspekty sovremennoy nauki*. 2015;7(1):95-101. In Russian
 80. Ibragimova DV, Guselnikova MV, Nakonechnyj NV. Ispolzovanie netraditsionnykh organicheskikh othodov pri verмикompostirovanii v zakrytom grunte v usloviyakh goroda Surguta [The use of non-traditional organic waste during vermicomposting in the closed ground in the conditions of the city of Surgut]. *Samarskij nauchnyj vestnik*. 2021;10(1):80-85. In Russian
 81. Korovin AA, Zelenskaya TG, Stepanenko EE, Okrut SV, Hasaj NYu. Bioremediaciya donnyh otlozhenij rek kak sposob povysheniya plodorodiya pochv [Bioremediation of river bottom sediments as a way to increase soil fertility]. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2022;2(73):71-78. doi: 10.53914/issn2071-2243_2022_2_71. In Russian
 82. Korovin AA, Golembowski VV, Surov AI. Poluchenie verмикomposta iz othodov selskohozyajstvennogo proizvodstva i ilovykh osadkov stochnyh vod [Production of vermicompost from agricultural waste and sludge sewage sludge]. *Vestnik Altajskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2023;11(229):39-44. doi: 10.53083/1996-4277-2023-229-11-39-44. In Russian
 83. Lv B, Xing M, Yang J. Exploring the effects of earthworms on bacterial profiles during vermicomposting process of sewage sludge and cattle dung with high-throughput sequencing. *Environmental Science and Pollution Research*. 2018;25:12528-12537.
 84. Yadav A, Garg VK. Industrial wastes and sludges management by vermicomposting. *Rev Environmental Science Biotechnology*. 201;10:243-276.
 85. Žaltauskaitė J, Kniuipytė I, Praspaliauskas M. Earthworm *Eisenia fetida* potential for sewage sludge amended soil valorization by heavy metal remediation and soil quality improvement. *Journal of Hazardous Materials*. 2022;424:127316.
 86. Hait S, Tare V. Optimizing vermistabilization of waste activated sludge using vermicompost as bulking material. *Waste management*. 2011;31(3):502-511.
 87. Ludibeth S-M, Marina I-E, Vicenta EM. Vermicomposting of Sewage Sludge: Earthworm Population and Agronomic Advantages. *Compost Science & Utilization*. 2012;20(1):11-17.
 88. Rodríguez-Canché LG, Cardoso Vigueros L, Maldonado-Montiel T, Martínez-Sanmiguel M. Pathogen reduction in septic tank sludge through vermicomposting using *Eisenia fetida*. *Bioresource technology*. 2010;101(10):3548-3553.
 89. Villar I, Alves D, Pérez-Díaz D, Mato S. Changes in microbial dynamics during vermicomposting of fresh and composted sewage sludge. *Waste management*. 2016;48:409-417.
 90. Elvira C, Sampedro L, Benitez E, Nogales R. Vermicomposting of sludges from paper mill and dairy industries with *Eisenia andrei*: a pilot-scale study. *Bioresource Technology*. 1998;63:205-211.

91. Nafez AH, Nikaeen M, Kadkhodaie S, Hatamzadeh M, Moghim S. Sewage sludge composting: quality assessment for agricultural application. *Environmental Monitoring and Assessment*. 2015;187:709.
92. He Xin & Zhang, Yaxin & Shen, Maocai & Tian, Ye & Zheng, Kaixuan & Zeng, Guangming. Vermicompost as a natural adsorbent: evaluation of simultaneous metals (Pb, Cd) and tetracycline adsorption by sewage sludge-derived vermicompost. *Environmental Science and Pollution Research*. 2017;24:8375-8384.
93. Huang K, Li F, Fu X, Chen X. Feasibility of a novel vermitechnology using vermicast as substrate for activated sludge disposal by two epigeic earthworm species. *Agricultural Sciences*. 2013;4:529-535.
94. Zhang J, Sugir M, Li Y, Yuan L, Zhou M, Lv P, Yu Z, Zhou D. Effects of vermicomposting on the main chemical properties and bioavailability of Cd/Zn in pure sludge. *Environmental Science and Pollution Research*. 2019;26:20949-20960.

Информация об авторах:

Коровин Андрей Анатольевич, д-р мед. наук, в.н.с. Северо-Кавказского федерального научного аграрного центра (Михайловск, Россия).

E-mail: abv20korovin@yandex.ru

Голембовский Владимир Владимирович, канд. с.-х. наук, в.н.с. Северо-Кавказского федерального научного аграрного центра (Михайловск, Россия).

E-mail: vvh26@yandex.ru

Бабенко Андрей Сергеевич, д-р биол. наук, заведующий кафедрой сельскохозяйственной биологии Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: andrey.babenko.56@mail.ru

Куровский Александр Васильевич, канд. биол. наук, доцент кафедры сельскохозяйственной биологии Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: a.kurovskii@yandex.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Andrey A. Korovin, Dr. Sci. (Med.), Leading Researcher North Caucasus Federal Agrarian Research Centre (Stavropol Region, Mikhailovsk, Russian Federation).

E-mail: abv20korovin@yandex.ru.

Vladimir V. Golembowski, Cand. Sci. (Agr.), Leading Researcher North Caucasus Federal Agrarian Research Centre (Stavropol Region, Mikhailovsk, Russian Federation).

E-mail: vvh26@yandex.ru.

Andrey S. Babenko, Dr. Sci. (Biol.), Head of Agricultural Biology Department, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation)

E-mail: andrey.babenko.56@mail.ru

Alexander V. Kurovsky, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Agricultural Biology Department, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation)

E-mail: a.kurovskii@yandex.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 01.04.2024;
одобрена после рецензирования 25.04.2024; принята к публикации 28.12.2024.*

*The article was submitted 01.04.2024;
approved after reviewing 25.04.2024; accepted for publication 28.12.2024.*

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 582.918.3

doi: 10.17223/19988591/68/3

Эколого-биологические особенности *Primula macrocalyx* Bunge в природе и культуре на юге Томской области

Татьяна Николаевна Беляева¹, Алексей Сергеевич Прокопьев²,
Алина Николаевна Бутенкова³, Татьяна Николаевна Катаева⁴,
Ирина Владимировна Хазина⁵, Ольга Борисовна Кузьмина⁶,
Ольга Викторовна Мелкова⁷

^{1, 2, 3, 4} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Сибирский ботанический сад, Томск, Россия

⁵ Акционерное общество «Институт геологии и разработки горючих ископаемых»,
Москва, Россия

⁶ Институт нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН, Новосибирск, Россия

⁷ Общество с ограниченной ответственностью «ФармКонцепт»,
Тверская область, пгт. Редкино, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0003-4582-0291>, tnbel17@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>, rereplants@list.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>, a.n.butenkova@mail.tsu.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>, gentionka@mail.ru

⁵ KhazinaIV@igirgi.rosneft.ru

⁶ <https://orcid.org/0000-0002-1984-9907>, KuzminaOB@ipgg.sbras.ru

⁷ ov.melkova@mail.ru

Аннотация. Изучены фитоценотическая приуроченность, демографическая структура ценопопуляций, сезонный ритм развития и репродуктивные характеристики *Primula macrocalyx* Bunge в природе и интродукции. Распространение вида на юге Томской области ограничено смешанными светлохвойными и березовыми лесами с хорошо дренируемыми грунтами и достаточной освещенностью в весенний период. Ценопопуляции характеризуются низкими показателями экологической и эффективной плотности, являются молодыми, неполноценными. Самоподдержание осуществляется семенным путем. По срокам отрастания вид отнесен к ранней ритмологической группе, по дате начала цветения – к ранневесенней, по продолжительности цветения – к весенне-раннелетней. В условиях культуры в Сибирском ботаническом саду Томского государственного университета большинство показателей репродуктивной сферы *P. macrocalyx* имеют высокие значения: фертильность пыльцы составляет более 90%, жизнеспособность – более 78%, процент плодообразования – 77,0–84,4%. В то же время коэффициент продуктивности имеет средние значения и не превышает 65,4%. Сравнительно невысокая за весь период наблюдений изменчивость интегральных показателей семенной продуктивности (реальная семенная продуктивность и коэффициент продуктивности) позволяет прогнозировать стабильное производство семян данного вида. Проведенные исследования актуальны в связи с проблемой сохранения биоразнообразия редкого для региона вида, находящегося на северной границе ареала, а также в свете перспектив получения лекарственного сырья и использования в ландшафтном озеленении.

Ключевые слова: редкий вид, *Primula macrocalyx* Bunge, структура ценопопуляций, сезонный ритм развития, репродуктивная биология, интродукция, Томская область

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

Для цитирования: Беляева Т.Н., Прокопьев А.С., Бутенкова А.Н., Катаева Т.Н., Хазина И.В., Кузьмина О.Б., Мелкова О.В. Эколого-биологические особенности *Primula macrocalyx* Bunge в природе и культуре на юге Томской области // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 68. С. 49–77. doi: 10.17223/19988591/68/3

Original article

doi: 10.17223/19988591/68/3

Ecological and biological features of *Primula macrocalyx* Bunge in nature and culture in the south of the Tomsk region

Tatyana N. Belyaeva¹, Alexey S. Prokopyev², Alina N. Butenkova³,
Tatyana N. Kataeva⁴, Irina V. Khazina⁵, Olga B. Kuzmina⁶, Olga V. Melkova⁷

^{1, 2, 3, 4} Tomsk State University, Siberian Botanical Garden, Tomsk, Russian Federation

⁵ Joint Stock Company «Institute of Geology and Development of Fossil Fuels», Moscow, Russian Federation

⁶ Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics SB RAS, Novosibirsk, Russian Federation

⁷ PharmConcept LLC, Tver region, town of Redkino, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0003-4582-0291>, tnbel17@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>, rereplants@list.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>, a.n.butenkova@mail.tsu.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>, gentianka@mail.ru

⁵ KhazinaIV@igirgi.rosneft.ru

⁶ <https://orcid.org/0000-0002-1984-9907>, KuzminaOB@ipgg.sbras.ru

⁷ ov.melkova@mail.ru

Summary. In Siberia, there is a noticeable decrease in the number and occurrence of *Primula macrocalyx*, which is mainly associated with increased anthropogenic pressure, leading to the degradation of vegetation cover over large areas and the destruction of its habitats. At the edge of its range, many localities of this species are so fragmented and small that there is a danger of their complete destruction. Therefore, *P. macrocalyx* is rightfully included in the lists of protected species in the Republic of Buryatia, Irkutsk, Kurgan, Tyumen and Tomsk regions, which determines the relevance of conducting natural and introduction studies of this species. The purpose of this research is to study the ecological and biological characteristics of *P. macrocalyx* in the south of the Tomsk region in nature and culture in connection with the prospects for practical use and protection.

Population studies were carried out on the right bank of the Tom river in the vicinity Anikino town and Blue Cliff (Tomsk region). The study area is part of the Kolyvan-Tomsk folded upland and is located at the junction of the Altai-Sayan mountain region and the West Siberian Plain. Identification of the phytocenotic location of cenopopulations and population studies were carried out using traditional geobotanical approaches and approaches adopted in modern plant population biology. Material for introduction

studies was used in the 90s - early 2000s in the form of plants and seeds from natural habitats in the vicinity of Tomsk, plants grown from seeds were planted at the introduction site of the Siberian Botanical Garden, TSU. The study of reproductive biology was carried out in accordance with generally accepted methodological developments. Descriptive analysis was used for statistical processing of the obtained data. Comparison of indicator values for different years was carried out using one-way analysis of variance ANOVA.

In the south of the Tomsk region, *P. macrocalyx* is found in mixed-grass birch and mixed forests confined to well-drained areas on the right bank of the Tom river (See Fig. 1). Among the herbage, individuals are distributed unevenly and do not form dense clusters, standing out noticeably only in the spring during mass flowering. Coenopopulations are characterized by low ecological and effective densities, which are 6.9 (CP 2) - 8.4 (CP 1) ind./m² and 1.6 (CP 1) - 2.5 (CP 2) ind./m², respectively (See Table 1). The ontogenetic structure of the coenopopulations is represented by almost all age groups; there are no individuals in the senile state. In the age composition, bimodal and left-sided types of ontogenetic spectra are formed. Coenopopulations are normal, incomplete, young, individuals of the young fraction predominate (66-79%). The significant participation of individuals of the pregenerative period (j-v), constituting 49% (CP 1) - 63% (CP 2), indicates regular seed renewal, which ensures the self-sustainment of the species. There is also a noticeable accumulation of plants of the generative fraction (g1-g3) - from 36% (CP 2) to 47% (CP 1), which is associated with a long period of development of individuals of this age period. In general, the ecological and phytocenotic conditions of the species' habitats on the northern border of its range in the Tomsk region favorably affect the development of individuals of the young fraction. This allows Tomsk coenopopulations to be assessed as stable, but annual monitoring is required to identify the degree of influence of anthropogenic factors.

When introduced, *P. macrocalyx* retains the main biological features characteristic of this species in natural habitats. According to the phenorhythmic type, it is a spring-summer-winter green species, with long flowering and regular fruiting. The average duration of the growing season in Tomsk, based on the results of 25 years of research, is 183 days. The reproductive success of the species is ensured by the effective functioning of a multi-stage system of reproductive structures. Quite large, brightly colored flowers are clearly visible to pollinating insects. The average sizes of pollen of the short-columnar form are 1.5-1.6 times larger than the pollen grains of the long-columnar morph (See Figs. 2 and 5). High quality of mature pollen ensures efficient pollination and production of high-quality seeds (See Figs. 3, 4 and 6). The relatively low year-to-year variability of the real seed productivity (303.6-435.9 seeds per shoot) and productivity coefficient (41.8-65.4%) indicators allows for a stable seed yield under crop conditions (See Table 2). When sown, freshly harvested seeds of *P. macrocalyx* have a germination rate of 6.7-22.0% or do not germinate at all due to the presence of deep endogenous dormancy. One of the effective stimulators for the release of seeds from dormancy (after 7-8 months of dry storage) is long-term (2.5 months) cold stratification at temperatures from +3 to +5°C, after which the average seed germination was 54.1-61.4%. Treatment in a 0.1% solution of gibberellic acid effectively increases seed germination to 86.7-97.3%. After 2.5 years of storage, seed germination is reduced by more than half and is already 36.7-45.3%. When stored for 3.5 years, seeds after cold stratification had an average germination rate of only 16.7%.

The period of cultivation under cultural conditions in one place without division can be 3-4 years. If cultivation practices are followed, *P. macrocalyx* is resistant to biotic factors. Signs of fungal diseases may be noted on plant leaves, but they do not have a significant effect on the condition and decorative qualities of introduced plants.

The high winter hardiness and stability in culture of *P. macrocalyx* is associated with its geographical origin and biological characteristics. The results obtained can be used for the purpose of introduction into ornamental and medicinal plant growing, as

well as for preserving the biodiversity of the region by reintroducing the species into natural phytocenoses in the Tomsk region.

The article contains 6 Figures, 2 Tables, 57 References.

Keywords: rare species, *Primula macrocalyx* Bunge, coenopopulation structure, seasonal rhythm of development, reproductive biology, introduction, Tomsk region

Fundings: 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).

For citation: Belyaeva TN, Prokopyev AS, Butenkova AN, Kataeva TN, Khazina IV, Kuzmina OB, Melkova OV. Ecological and biological features of *Primula macrocalyx* in nature and culture in the south of the Tomsk region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;68:49-77. doi: 10.17223/19988591/68/3

Введение

Род *Primula* L., первоцвет, является крупнейшим в семействе Первоцветные (Primulaceae) и включает по разным источникам от 430 до 500 видов травянистых растений, распространенных преимущественно в умеренных и холодных областях Северного полушария. Около 80% видов рода произрастает в Сино-Гималайской области и прилегающих к ней районах Центральной Азии, где находится центр видового разнообразия и вероятный центр происхождения рода [1–3]. Большинство видов сосредоточено в горных системах, что позволяет выращивать их в условиях холодного и умеренного климата. J. Richards [1], основываясь на данных анализа и сравнения нуклеотидных последовательностей ДНК хлоропластов и фенотипических признаков таксонов, поделил род *Primula* на 6 подродов и 37 секций. Однако вопросы таксономии ряда видов, как и система рода в целом, остаются дискуссионными.

Во флоре России указывается 41 вид рода *Primula* [4], из них 13 видов встречаются на территории Сибири [5], в том числе 3 вида – в Томской области [6], наибольший интерес среди которых представляет *Primula macrocalyx*, первоцвет крупночашечный.

P. macrocalyx Bunge относится к типовой секции *Primula*. В Европе замещается близким видом *P. veris* L., первоцветом весенним, от которого отличается расширенной до цветения ширококолокольчатой чашечкой и особенностями морфологии листовой пластинки [2]. Тем не менее многие ученые продолжают рассматривать данный вид в ранге подвида *P. veris* L. ssp. *macrocalyx* (Bunge) Lüdi и не признают его видовой самостоятельности [1].

В наших исследованиях мы, опираясь на современные флористические сводки [5, 7], принимаем *P. macrocalyx* как самостоятельный вид. Согласно им, *P. macrocalyx* – лесной вид с евразийским типом ареала. Распространен по югу европейской части России, в Крыму, на Кавказе, Урале, в Западной и Восточной Сибири [5]. Также приводится для Дальнего Востока (заносное или одичавшее из культуры) [8]. Вне России встречается в Грузии, Азербайджане, Армении, Восточной Турции, Казахстане, Кыргызстане, Таджикистане, Туркменистане, Узбекистане, Северо-Западном Китае, Северном

Иране [3, 9]. На территории Сибири обитает в южной части лесной и прилегающей степной зонах, растет в разреженных березовых и смешанных лесах, на опушках, лесных полянах, суходольных лугах, в горах поднимается до субальпийского пояса [5, 10].

В Томской области находится на северной границе ареала, встречается очень редко, только по югу в окрестностях н. п. Коларово, Аникино, Синий Утес (Томский р-он) [6, 11].

Как и многие представители рода, *P. macrocalyx* – ценное декоративное, медоносное, лекарственное, пищевое (витаминное) растение. Применяется в тибетской медицине для лечения заболеваний органов дыхания, сердечно-сосудистой системы, опорно-двигательного аппарата (артрита, артроза и др.), обменных и эндокринных нарушений, нервно-психических заболеваний, в качестве средств, способных тормозить рост опухолей, что свидетельствует о цитотоксической активности его вторичных метаболитов [3, 12]. Из надземной части и корневища *P. macrocalyx* выделены редкие в природе соединения бисбибензильного типа (ББ). Предполагается, что ББ, которые у высших растений обнаружены только в роде *Primula*, играют роль фитоалексинов и проявляют широкий спектр биологической активности: антиоксидантной, цитотоксической, антибактериальной, фунгицидной [3].

В Российской Федерации разрешены к использованию в качестве пищевого средства листья *P. veris*, корни, корневища и цветки которого в Европейской фармакопее используются для изготовления биологически активных пищевых добавок, чаев и лекарственных препаратов отхаркивающего, противовоспалительного, секретолитического, секретомоторного действия («Синупрет», «Бронхикум эликсир» и др.) [13, 14].

В сырье первоцветов весеннего и крупночашечного идентифицированы полифенольные соединения (флавоноиды, кумарины, производные фенолкарбоновых кислот), тритерпеновые сапонины, органические кислоты, каротиноиды, дубильные вещества [15, 16]. Содержание аскорбиновой кислоты в листьях *P. macrocalyx* при интродукции в СибБС ТГУ в весенний период – от 0,48 до 0,59% в пересчете на влажность [17].

Кроме того, *P. veris* находит широкое применение в селекции [18].

В литературе отсутствуют сведения о природных запасах растительного сырья *P. macrocalyx*. Однако на территории Сибири уже давно отмечается заметное снижение численности и встречаемости этого полезного растения, связанное в основном с усилением антропогенной нагрузки (расширение градостроительного сектора, прокладка автомагистралей, туризм, интенсивный выпас скота и др.), приводящей к деградации растительного покрова на значительных территориях и уничтожению его местообитаний. На границе ареала многие местонахождения данного вида настолько фрагментированы и малы, что существует опасность их полного уничтожения. Поэтому *P. macrocalyx* обоснованно внесена в списки охраняемых видов на территории Республики Бурятия [19], Иркутской [20], Курганской [21], Тюменской [22] и Томской [11] областей, что определяет актуальность проведения природных и интродукционных исследований этого вида.

На территории Сибири биологические особенности *P. macrocalyx* изучали Э.М. Гонтарь [23, 24], З.В. Долганова [25], Г.П. Семенова [10], В.П. Амельченко [26], Н.Ю. Курочкина [27, 28]. В настоящее время растение культивируется в 5 ботанических садах Сибири [29].

Цель исследования – изучение эколого-биологических особенностей *P. macrocalyx* на юге Томской области в природе и культуре в связи с перспективами практического использования и охраны.

Материал и методики исследования

P. macrocalyx Bunge – многолетнее, травянистое, поликарпическое растение, 15–38 см высотой (рис. 1). Розеточный гемикриптофит с коротким корневищем и многочисленными придаточными корнями. Цветоносы безлистные с простым зонтиком из 4–25 желтых цветков, отклоненных в одну сторону. Мезофит, гелиофит, мезотроф. Листовая пластинка вида имеет мезоморфную структуру, отражающую его специализацию к обитанию в составе лесных и луговых формаций [30].

Популяционные исследования проводились на правом берегу р. Томи в окр. н. п. Аникино и Синий Утес (Томский район). Район исследования входит в состав Колывань-Томской складчатой возвышенности и расположен на стыке Алтае-Саянской горной области и Западно-Сибирской равнины. Эта неоднородная и сложная в геоморфологическом отношении территория характеризуется более возвышенным и расчлененным рельефом. Гипсометрические отметки междуречий превышают 200 м над уровнем моря. Поверхность водораздельной равнины расчленена многочисленными оврагами, балками и долинами мелких рек [31, 32].



Рис. 1. Цветущее растение *Primula macrocalyx* на юге Томской области (окр. н. п. Аникино, 28 мая 2017 г.)

[Fig. 1. Flowering plant *Primula macrocalyx* in the south of the Tomsk region (neighborhood inhabited locality Anikino, May 28, 2017)]

По зонально-провинциальному делению растительного покрова Западно-Сибирской равнины исследуемая территория входит в геоботаническую подзону мелколиственных лесов (подтайги). В растительном покрове подтайги преобладают коренные и производные мелколиственные (берзовые и осиновые) леса, нередко паркового типа, с хорошо развитым злаково-разнотравным покровом и участием представителей таежного мелкотравья. Эти леса часто чередуются с участками суходольных лугов, к которым примыкают острова темнохвойной тайги [33]. Таким образом, правобережье р. Томи является переходным экотоном – от темнохвойной тайги и сосновых боров к берзовым лесам и лесным лугам.

Видовой состав и структура растительных сообществ с участием *P. macrocalyx* установлены на основе геоботанических описаний и уточнены последующей обработкой гербарного материала. Выявление фитоценотической приуроченности ценопопуляций *P. macrocalyx* выполнялось с использованием традиционных геоботанических подходов [34].

Популяционные исследования проводились с применением подходов, принятых в современной популяционной биологии растений [35, 36].

Определение онтогенетического состояния особи *P. macrocalyx* осуществлялось на основании комплекса морфологических и биологических признаков с учетом онтогенетических характеристик вида, описанных Э.М. Гонтарь [37] и Н.Ю. Курочкиной [28]. Для изучения плотности и демографической структуры ценопопуляций в сообществах регулярным способом закладывались трансекты, разделенные на площадки размером 1 м². Подсчитывалось общее число особей на единицу площади для определения экологической плотности ценопопуляции и число особей разных возрастных состояний для построения онтогенетических спектров. В качестве счетной единицы использовалась морфологически обособленная особь.

Тип ценопопуляции устанавливался по классификации «дельта-омега» (Δ-ω) Л.А. Животовского [36]. Полночленность (неполночленность) ценопопуляции выявлялась по степени представленности в спектре возрастных групп. Способ самоподдержания ценопопуляции определялся способностью вида образовывать жизнеспособное потомство (семенное или вегетативное) в конкретных условиях местообитания.

Материал для интродукционных исследований привлекался в 1990-х – начале 2000-х гг. в виде растений и семян из природных местообитаний в окрестностях г. Томска. Растения, выращенные из семян, высаживали на интродукционном участке Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (СибБС ТГУ), частично затененном посадками деревьев и кустарников, в количестве 30 особей на расстоянии 30 см друг от друга. Все годы растения зимовали без укрытия. Агротехнический уход состоял в поливах посадок по мере необходимости, рыхлении почвы и удалении сорняков.

Неблагоприятными факторами интродукции в регионе являются низкие зимние температуры, резкие колебания температур весной и осенью, сравнительно короткий вегетационный и безморозный периоды, недостаток температурных ресурсов в целом, град, неравномерное выпадение осадков и возможный дефицит осадков в некоторые месяцы вегетационного периода [17].

Для определения агроклиматических характеристик в годы наблюдений информационной базой послужил массив данных ВНИИГМИ–МЦД по метеорологической станции Томск и других архивов [38].

Фенологические наблюдения в культуре осуществляли в период с 1998 по 2023 г. по методике, описанной И.Н. Бейдеман [39].

Исследование репродуктивной биологии проведено в соответствии с общепринятыми методическими разработками [40, 41]. Коэффициент продуктивности (Кпр) рассчитывали как отношение реальной семенной продуктивности (РСП) к потенциальной семенной продуктивности (ПСП), выраженное в процентах. Эффективность или процент плодообразования (ПП) устанавливали как отношение числа завязавшихся плодов к числу цветков в соцветии, выраженное в процентах. Для анализа использовали не менее 30 цветков и 30 плодов, от 30 до 50 генеративных побегов.

Жизнеспособность семян оценивали по показателю лабораторной всхожести в трехкратной повторности по 100 штук в каждой. Проращивание семян проводили в стеклянных чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге при комнатной температуре на свету; после холодной стратификации в течение 2,5 мес при температуре от +3 до +5°C, а также обработки семян в 0,1% растворе гибберелловой кислоты.

Исследование жизнеспособности пыльцы осуществляли по методике Д.А. Транковского [42] во влажной камере. Пыльцу проращивали при комнатной температуре на питательной среде с добавлением сахарозы различной концентрации (1, 5, 10, 15, 20, 30, 35%), агара (1%) и минеральных солей по методике, описанной James L. Brewbaker и Beyoung H. Kwack [43], в следующих концентрациях: H_3BO_3 – 0,01%; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ – 0,03%; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,02%; KNO_3 – 0,01%. За прорастанием пыльцы наблюдали, помещая чашку Петри на предметный столик микроскопа. Проросшей считали пыльцу, размер пыльцевой трубки которой превышал величину диаметра пыльцевого зерна. Фертильность пыльцевых зерен определяли гистохимической реакцией на краситель ацетоорсеин [42].

Для исследований морфологии пыльцы использовали зрелые пыльники с живых растений, которые высушивали при комнатной температуре. Пыльца обработана с применением классического ацетолизного метода Г. Эрдтмана [44].

Изучение морфологии пыльцевых зерен проводили на световом микроскопе Carl Zeiss AxioLab A1 (Zeiss, Германия) на временных глицериновых препаратах. Световые фотографии получены при увеличении $\times 1\,000$, электронные – в Томском региональном центре коллективного пользования с помощью системы с электронным и сфокусированными пучками Quanta 200 3D при увеличении от $\times 20\,000$ до $\times 50\,000$. Для съемки на электронном микроскопе высушенные образцы пыльцы закрепляли с помощью липкой ленты на специальном столике и напыляли золотом. Описание проводили по общепринятой схеме (тип и число апертур, форма и очертания пыльцевых зерен, размеры полярной оси и экваториального диаметра и др.). Измерения проведены на световых фотографиях с помощью программы AxioVision 4.8 в количестве не менее 30 зёрен. Для описания использовали терминологию,

принятую в работах Л.А. Куприяновой, Л.А. Алешиной [45] и П.И. Токарева [46].

При статистической обработке полученных данных применяли дескриптивный анализ. Сравнение значений показателей по разным годам проведено с использованием однофакторного дисперсионного анализа ANOVA для оценки статистической значимости различий [47] с применением программы Statistica 8.0. Статистически значимые различия определяли при уровне значимости $p < 0,05$.

Для всех исследуемых признаков рассчитывались: среднее значение, ошибка среднего значения ($M \pm m$) и коэффициент вариации (C_V).

Результаты исследования и обсуждение

Фитоценотическая характеристика. Исследование природных популяций *P. macrocalyx* на территории Томской области в 2017–2019 гг. показало, что в окрестностях н. п. Синий Утес (ЦП 1) вид встречается в смешанном злаково-разнотравном лесу. Древесный ярус составлен *Pinus sylvestris* L., *Populus tremula* L. и *Betula pendula* Roth с сомкнутостью крон 0,6–0,8. Кустарниковый ярус состоит из подроста *Populus tremula* и кустарников *Rosa acicularis* Lindl., *Crataegus sanguinea* Pall., *Padus avium* Mill. и *Lonicera xylosteum* L. Травяной покров высокий (до 1,5 м), густой (ОПП – 100%). Основу травостоя образуют виды лесного разнотравья – *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Dactylis glomerata* L., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Carex macroura* Meinsh., *Galium boreale* L., *Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem., *Aconitum volubile* Pall. ex Koelle, *Lathyrus gmelinii* Fritsch и др.

В окрестностях н. п. Аникино (ЦП 2) *P. macrocalyx* произрастает в березовом лесу с богатым разнотравно-злаковым покровом. В древесном ярусе доминирует *Betula pendula* с сомкнутостью кро 0,7. В подлеске встречаются *Padus avium* и *Populus tremula*. Из кустарников отмечены *Rosa acicularis*, *Ribes spicatum* E. Robson, *Crataegus sanguinea*. Травяной покров развит неравномерно, ОПП составляет 60–90%. В травостое доминируют *Dactylis glomerata*, *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Aegopodium podagraria* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Galium boreale*, *Bupleurum longifolium* ssp. *aureum* (Fisch. ex Hoffm.) Soó, *Agrimonia pilosa* Ledeb., *Pteridium aquilinum*, *Stellaria bungeana* Fenzl. С невысоким обилием, но достаточно часто встречаются: *Viola hirta* L., *Lilium martagon* L., *Crepis sibirica* L., *Pulmonaria mollis*, *Paris quadrifolia* L. и др. На поверхности почвы хорошо развит моховой покров. Площадь, занятая видом, не превышает 200 м².

Демографическая структура ценопопуляций. В границах описанных сообществ *P. macrocalyx* встречается спорадически, одиночными особями или небольшими группами. Среди травостоя выделяется только в период массового цветения.

Ценопопуляции характеризуются низкими показателями экологической и эффективной плотности вида: от 6,9 (ЦП 2) до 8,4 (ЦП 1) ос./м² и от

1,6 (ЦП 1) до 2,5 (ЦП 2) ос./м² соответственно (табл. 1). Взрослые растения высотой около 30 см формируют от 2 до 10 генеративных побегов.

Анализ возрастной структуры *P. macrocalyx* показал, что в ЦП 1 (окр. н. п. Синий Утес) формируется бимодальный тип онтогенетического спектра с максимумами на особях имматурного (24%) и зрелого генеративного (25%) состояний. Значительную долю в ценопопуляции составляют особи вегетативного (18%) и молодого генеративного (17%) состояний. Особи ювенильного, старого генеративного и субсенильного состояний представлены незначительно. Особи сенильного состояния не обнаружены. По классификации «дельта-омега» ($\Delta-\omega$) ЦП 1 относится к молодой (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

Демографические характеристики ценопопуляций *Primula macrocalyx*
[Demographic characteristics of *Primula macrocalyx* coenopopulations]

Онтогенетическое состояние, % [Ontogenetic state, %]								Демографические показатели [Demographics]				
j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s	M, ос./м ² [M, individuals/m ²]	Me, ос./м ² [Me, individuals/m ²]	Δ	ω	Тип ЦП [CP type]
Томская область, окрестности н. п. Синий Утес (ЦП 1) [Tomsk region, neighborhood inhabited locality Siny Utes (CP 1)]												
7	24	18	17	25	5	4	0	8,4	1,6	0,17	0,19	Молодая [Young]
Томская область, окрестности н. п. Аникино (ЦП 2) [Tomsk region, neighborhood inhabited locality Anikino (CP 2)]												
9	19	35	16	16	4	1	0	6,9	2,5	0,12	0,36	Молодая [Young]

Примечание. ЦП – ценопопуляция; онтогенетическое состояние: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – зрелое генеративное, g₃ – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное; M – экологическая плотность, Me – эффективная плотность, Δ – индекс возрастности, ω – индекс эффективности, ос./м² – количество особей на 1 м².

[Note. CP - coenopopulation; ontogenetic state: j - juvenile, im - immature, v - virginile, g₁ - young generative, g₂ - mature generative, g₃ - old generative, ss - subsenile, s - senile; M - ecological density, Me - effective density, Δ - age index, ω - efficiency index, individuals/m² - number of individuals per 1 m²].

Онтогенетический спектр ЦП 2 (окр. н. п. Аникино) левосторонний, с максимумом на особях виргинильного состояния (35%). Из молодой фракции также значительно представлены имматурные особи (19%), в меньшей степени – особи ювенильного состояния (9%). Генеративная фракция составляет 36% от общего числа особей. В ценопопуляции отмечены единичные растения субсенильного состояния (1%), сенильные особи не обнаружены. По классификации «дельта-омега» ($\Delta-\omega$) ЦП 2 относится к молодой (см. табл. 1).

Таким образом, онтогенетическая структура ценопопуляций представлена практически всеми возрастными группами. Отсутствуют только особи сенильного состояния. Значительное участие особей прегенеративного периода (j–v), составляющих 49% (ЦП 1)–63% (ЦП 2), свидетельствует о наличии в ценопопуляциях регулярного семенного возобновления. В ценопопуляциях также наблюдается заметное накопление растений генеративной

фракции (g_1 – g_3) – от 36% (ЦП 2) до 47% (ЦП 1), что связано с длительным периодом развития особей данного возрастного периода. Малочисленность особей постгенеративного периода, возможно, обусловлена быстрыми темпами старения и отмирания растений на этой стадии развития.

Популяционные исследования *P. macrocalyx*, проведенные Э.М. Гонтарь [24] на юге Сибири, позволили выявить базовый спектр вида. В нем представлены особи всех возрастных групп и характерно равновесное соотношение особей прегенеративного и генеративного периодов [24]. На юге Томской области в ЦП 1 также наблюдается равновесное соотношение особей прегенеративной и генеративной фракции. В ЦП 2 это соотношение несколько смещено в сторону преобладания особей прегенеративного периода (j – v), но при этом возрастной спектр приближается к базовому. Ценопопуляции являются нормальными, неполночленными, молодыми. Самоподдержание осуществляется исключительно семенным путем.

В целом эколого-фитоценоотические условия местообитаний вида на северной границе ареала в Томской области благоприятно сказываются на развитии особей молодой фракции. Это позволяет оценить томские ценопопуляции как стабильные. Однако требуется проведение ежегодного мониторинга для выявления степени влияния антропогенных факторов, так как ценопопуляции *P. macrocalyx* располагаются вблизи населенных пунктов и входят в зону с усиленной рекреационной нагрузкой. Как отметил М. Kery с соавт. [48], небольшие по численности популяции растений более подвержены долгосрочному риску исчезновения, так как менее способны адекватно реагировать на изменения окружающей среды по сравнению с видами, формирующими значительные по площади популяции. Несмотря на то, что самой продолжительной фазой в онтогенезе *P. macrocalyx* является генеративный период, в природе молодые особи данного вида развиваются медленно и переходят к цветению только на 7–11-й год жизни [24]. В связи с этим пополнение и восстановление генеративной фракции ценопопуляции происходит в течение достаточно длительного времени. В то же время в условиях культуры темпы онтогенеза значительно ускоряются, и растения могут вступать в генеративную фазу уже на третий год жизни [17, 27].

Сезонный ритм развития. В настоящее время фенологии растений уделяют особое внимание в свете глобальных климатических изменений, влияющих на фенологические ритмы, как важному индикатору адаптации растений, зависящих от изменений температуры [49].

P. macrocalyx отнесена к видам с устойчивым весенне-летне-зимнезеленым феноритмотипом, регулярным цветением и плодоношением. Средняя продолжительность вегетации в Томске по итогам 25-летних исследований составляет 183 дня. По срокам отрастания вид отнесен к ранней ритмологической группе, по дате начала цветения – к ранневесенней, по продолжительности цветения – к весенне-раннелетней. Отрастает преимущественно в третьей декаде апреля – начале мая, в среднем – 24 апреля. С 2009 г. начало вегетации регистрируется в более широких пределах, в том числе более раннее в первой и второй декадах апреля. Цветет *P. macrocalyx* в мае – первой половине июня. Префлоральный период короткий (в среднем 11 дней).

Средняя дата начала цветения – 5 мая, средняя продолжительность цветения 30 дней. Семена созревают в середине июля, через 72 дня от начала цветения. Окончание вегетации наблюдается во второй половине октября.

В зависимости от метеорологических условий вегетационного сезона и условий выращивания сроки наступления отдельных фенофаз могут варьировать в значительных пределах. Так, в связи с резкими перепадами температур в весенний период разница в датах отрастания вида составила за годы наблюдений до 30 дней. Наиболее раннее отрастание наблюдалось в 2009 (12.04), 2011 (14.04), 2012 (5.04), 2015 (15.04), 2016 (8.04), 2019 (13.04), 2021 (8.04) гг., наиболее позднее – в 1998 (3.05), 1999 (5.05), 2002 (3.05), 2004 (4.05) гг., что, вероятно, связано с более ранним наступлением фенологической весны в последние годы. В целом изменчивость сроков наступления фенофаз *P. macrocalyx* находится на уровне средней степени варьирования (отрастание 16%, зацветание около 18%).

Морфологические особенности цветка. *P. macrocalyx* относится к амфи-миктическим видам, специализированным к опылению насекомыми. Важными аттрактантами для опылителей выступают размеры и окраска цветков, пыльца и нектар. Цветки *P. macrocalyx* довольно крупные, 10–20 мм диаметром, с желтым (с оранжевым пятном в зеве) 5-членным (редко 6-членным) венчиком, хорошо заметным для насекомых-опылителей, сгруппированы в соцветие – открытый зонтик. Венчик дифференцирован на плоский отгиб и длинную трубку. Продолжительность цветения одного цветка, в зависимости от температуры воздуха, составляет от 5 до 8 дней [17].

В качестве посетителей цветков *P. macrocalyx* зарегистрированы представители семейства Apidae, в основном виды рода *Bombus*, обладающие рядом эколого-физиологических особенностей, позволяющих им вполне успешно функционировать при сравнительно низких положительных температурах в весенний период. Также на цветках отмечены представители Diptera и Lepidoptera.

Отличительной особенностью большинства видов рода *Primula* является диморфная гетеростилия (дистилия) в цветках, среди которых J. Richards [1] выделяет длинностолбиковую (ДС) и короткостолбиковую (КС) формы (рис. 2). По его данным, ДС-форма является гомозиготной (ss), имеет длинный столбик и рыльце с крупными папиллами, мелкую пыльцу. В цветках КС-формы пыльцевые зерна более крупные, папиллы рыльца более мелкие. Последняя форма является гетерозиготной (Ss). Дистилия, которую рассматривают в качестве реципрокной геркогамии (расположение мужских и женских генеративных структур в цветках разных форм способствует реципрокному взаимодействию), является приспособлением к перекрестному опылению насекомыми и способствует увеличению генетического разнообразия у видов рода. Пыльца цветков КС-формы прорастает лучше в гумидных условиях. Возможно, длинные папилломы, расположенные на рыльце цветков ДС-формы, обеспечивают более влажный микроклимат для прорастания пыльцы по сравнению с рыльцами у цветков КС-формы.

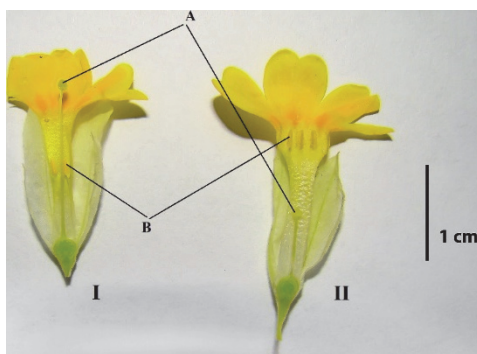


Рис. 2. Длинностолбиковая (I) и короткостолбиковая (II) формы *Primula macrocalyx*: А – столбик, В – тычинки

[Fig. 2. Long-columnar (I) and short-columnar (II) forms of *Primula macrocalyx*: A - style, B - stamens]

Наряду с легитимным опылением у многих видов рода возможно нелегитимное опыление (самоопыление, опыление между цветками одной формы). В случае нелегитимных скрещиваний происходит ингибирование прорастания пыльцевых трубок на рыльце пестика (гендер-контроль). Процент завязавшихся семян при нелегитимных скрещиваниях у *P. veris* очень мал и составляет всего 14,0–14,5%. В то же время при легитимном опылении этот показатель может достигать у различных видов рода *Primula* 40,9–75,7% [1].

Морфология и жизнеспособность пыльцы. Поскольку многие виды рода *Primula* являются хорошими медоносами, сведения о морфологических особенностях пыльцевых зерен необходимы для пыльцевого анализа меда. Пыльцевые зерна исследованных образцов *P. macrocalyx* 5–6–7-бороздные, мелкие. Размер полярной оси (P) составляет 16,8 (15,4–23,3) мкм, экваториальный диаметр (E) – 16,3 (15,2–17,8) мкм. Форма пыльцевых зёрен продолговато-сфероидальная, реже – почти сфероидальная или сфероидальная. Отношение полярной оси к экваториальному диаметру (P/E) составляет 0,95–1,14, единично – 1,23. Очертание в полярном положении – округло-пяти-шести-семилопастное, в экваториальном – округло-эллиптическое, округлое (рис. 3).

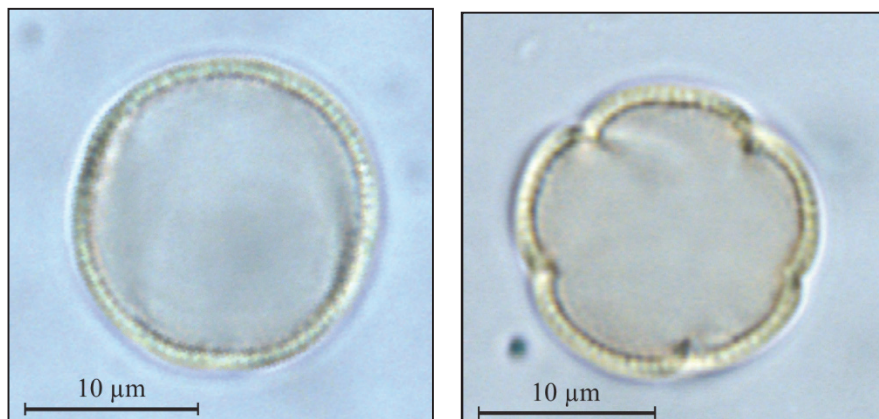


Рис. 3. Пыльцевые зёрна *Primula macrocalyx* (световой микроскоп)
[Fig. 3. Pollen grains of *Primula macrocalyx* (light microscope)]

Борозды пыльцевого зерна длинные, узкие, слегка заглубленные, ширина борозды – 0,5–1 мкм. На оптическом срезе края борозд слабоволнистые, концы заостренные, мембрана гладкая. Экзина тонкая (толщина 0,9–1,2 мкм), просматриваются два слоя: нижний слой 0,4–0,5 мкм, верхний слой 0,6–0,7 мкм, стерженьки прямые, отстоят друг от друга на расстоянии 0,5–0,7 мкм, всегда хорошо заметны. Скульптура сетчатая, сетка едва заметная, хорошо просматривается на иммерсии, ячейки примерно одного размера, округлые, овальные; тонкостенные, диаметр ячеек около 5 мкм и меньше.

Исследование с помощью сканирующей электронной микроскопии показало, что скульптура пыльцевых зерен сетчатая; сетка плоская, нерельефная, на мезокольпиеме ячейки относительно крупные, округло-многоугольные, изометричные; на апокольпиеме размер ячеек несколько уменьшается, форма их округлая, овальная; стенки ячеек тонкие, лежат на невысоких стерженьках, стерженьки отстоят друг от друга (рис. 4).

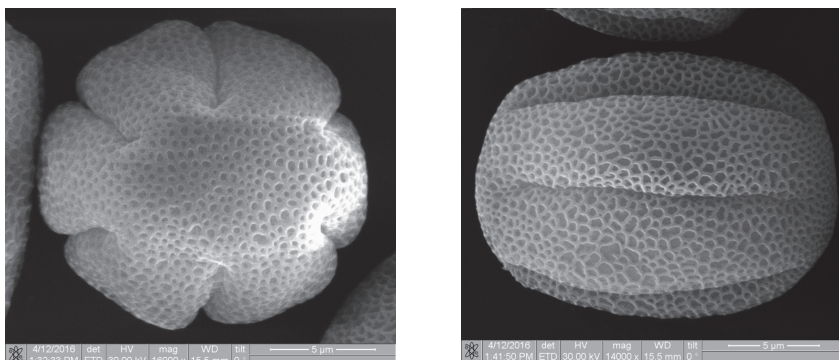


Рис. 4. Пыльцевые зёрна *Primula macrocalyx* (сканирующий электронный микроскоп)
[Fig. 4. Pollen grains of *Primula macrocalyx* (scanning electron microscope)]

Морфология пыльцевых зерен, размеры экваториального диаметра и полярной оси, в основном, соответствуют данным, приводимым в литературе для *P. macrocalyx* [50], однако 9-бороздная пыльца, которая преобладала в КС-цветках образца вида из Ленинградской области (вероятно, из культуры), в Томске не отмечена, как и 8-бороздная, приводимая для видов секции *Primula* [1]. Скорее всего, это связано с тем, что в томских образцах исследована пыльца ДС-цветков *P. macrocalyx*, так как по литературным данным, приводимым для близкого вида *P. veris*, цветки КС-формы продуцировали 8-бороздную пыльцу, а ДС – 6–7-бороздную [51]. В то же время В.В. Григорьева с соавт. [52] сообщают, что число борозд у многобороздной пыльцы некоторых видов рода *Primula* часто сильно варьирует даже в пределах одного цветка (от 5 до 8), поэтому установить закономерность между числом борозд и формой цветка растения весьма затруднительно.

Для видов рода *Primula* характерен также диморфизм пыльцы, заключающийся в размерах пыльцевых зерен [1, 50]. По нашим исследованиям, средние значения размеров пыльцы КС-формы *P. macrocalyx* в 1,5–1,6 раза превышали пыльцевые зерна ДС-формы [17] (рис. 5), что согласуется с данными, приводимыми в литературе для европейского вида *P. veris* [53].

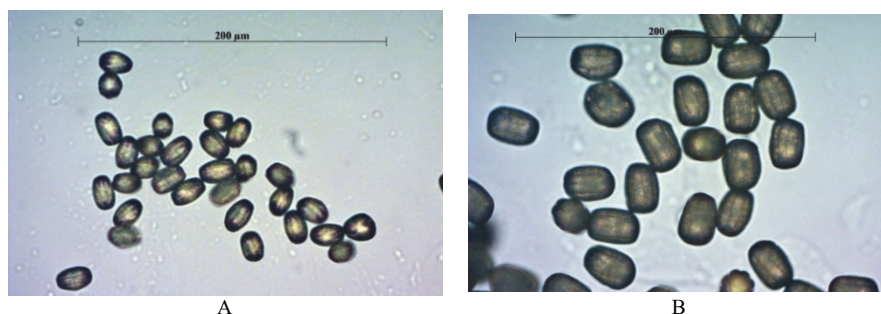


Рис. 5. Пыльцевые зерна длинностолбиковой (А) и короткостолбиковой (В) форм *Primula macrocalyx*

[Fig. 5. Pollen grains of long-columnar (A) and short-columnar (B) forms of *Primula macrocalyx*]

Показатели фертильности и жизнеспособности пыльцевых зерен имеют существенное значение для прогнозирования репродуктивного успеха и качества семян. Они нередко снижаются у растений, пострадавших от засухи, обезвоживания, температурного стресса, ультрафиолетового облучения [54].

Фертильность пыльцевых зерен *P. macrocalyx* в условиях интродукции в СибБС ТГУ высокая и за весь период наблюдений (2013–2019 гг.) составляла от 91,7 до 99,3% (в среднем 94,5%), что близко к показателям, установленным для природных популяций вида из окрестностей г. Томска – 90,0–96,0% (в среднем 93,5%). Зависимость фертильности пыльцы от формы цветка не установлена, что согласуется с данными, полученными для *P. veris* на территории Болгарии [14].

Данные о жизнеспособности пыльцы *P. macrocalyx* при проращивании на искусственных средах в литературе не обнаружены. Проведенные нами эксперименты показали, что наиболее высокие значения жизнеспособности пыльцы в культуре выявлены при следующих концентрациях сахарозы: в 2017 г. – при 15% (жизнеспособность 83,2%), в 2018 г. – при 15 и 20% (жизнеспособность соответственно 88,4 и 90,3%). В 2019 г. максимальные показатели установлены при концентрациях сахарозы 5 и 20% у ДС-формы (жизнеспособность около 78,0%). В целом качество пыльцы у ДС-формы *P. macrocalyx* в среднем выше, чем у КС-формы, однако достоверных различий по данному показателю при $p < 0,05$ не установлено.

Жизнеспособность пыльцевых зерен цветков *P. macrocalyx*, собранных в природе (2017 г.), оказалась ниже аналогичных показателей культивируемых образцов и в среднем составила 58,3% (н. п. Аникино) и 66,0% (н. п. Синий Утес).

Семенная продуктивность. Семенная продуктивность является одним из важнейших показателей репродуктивного потенциала *P. macrocalyx*, поскольку возобновление и восстановление популяций этого вида в природе происходит преимущественно за счет семян. Основные показатели семенной продуктивности исследуемого вида позволяют судить как об успешности опыления растений, так и о перспективах их воспроизводства в культуре. З.В. Долгановой [25] выявлено, что значительное влияние на способность вида завязывать семена оказывают погодные условия и возраст растений.

Таблица 2 [Table 2]

Показатели семенной продуктивности *Prunella macrocalyx* в 2013–2015 гг.
[Indicators of seed productivity of *Prunella macrocalyx* in 2013–2015]

Показатели [Indicators]	2013		2014		2015		2013–2015	
	$M \pm m$	$C_r, \%$	$M \pm m$	$C_r, \%$	$M \pm m$	$C_r, \%$	$M \pm m$	$C_r, \%$
Число генеративных побегов, шт. [Number of generative shoots, pcs.]	5,6 ^B ± 0,5	41,9	4,2 ^B ± 0,5	56,3	7,6 ^A ± 0,6	48,6	6,1 ± 0,4	54,3
Число цветков в соцветии, шт. [Number of flowers in inflorescence, pcs.]	10,3 ^B ± 0,6	39,0	13,2 ^A ± 1,1	31,8	13,2 ^A ± 0,7	23,3	11,5	
Число плодов в соцветии, шт. [Number of fruits in inflorescence, pcs.]	8,7 ^B ± 0,6	47,5	10,5 ^A ± 1,0	38,5	9,7 ^A ± 0,6	26,1	9,3 ± 0,4	41,2
ПП, % [PP, %]	84,4 ^A ± 2,8	22,3	77,8 ^A ± 5,0	25,0	77,0 ^A ± 5,2	28,7	81,4 ± 2,3	24,3
Число семязачатков в цветке, шт. [Number of ovules in a flower, pcs.]	53,0 ^A ± 2,1	21,3	57,7 ^A ± 4,9	32,0	64,2 ^A ± 1,8	21,4	60,0 ± 1,5	24,3
Число семян в плоде, шт. [Number of seeds in the fruit, pcs.]	38,1 ^A ± 1,8	35,2	39,9 ^A ± 6,7	62,7	39,6 ^A ± 2,0	41,7	39,0 ± 1,4	41,7
ПСП на побег, шт. [PSP for shoots, pcs.]	500,2 ^B ± 39,8	42,8	782,7 ^A ± 98,3	47,0	747,5 ^A ± 66,0	37,5	638,0 ± 38,5	47,2
РСП на побег, шт. [RSP for escape, pcs.]	319,7 ^A ± 23,6	49,0	435,9 ^A ± 83,1	71,3	303,6 ^A ± 41,7	58,3	337,3 ± 23,0	59,4
Кпр, % [Cpr, %]	65,4 ^A ± 4,2	34,8	50,3 ^A ± 6,4	47,5	41,8 ^A ± 5,2	53,1	54,9 ± 3,2	45,1
ПСП на особь, шт. [PSP per individual, pcs.]	2499,7 ^B ± 266,8	51,2	3683,1 ^B ± 744,0	75,6	7295,4 ^A ± 1242,4	72,2	4370,5 ± 535,0	90,8

Показатели [Indicators]	2013		2014		2015		2013–2015	
	$M \pm m$	$C_V, \%$	$M \pm m$	$C_V, \%$	$M \pm m$	$C_V, \%$	$M \pm m$	$C_V, \%$
РСП на особь, шт. [RSP per individual, pes.]	1453,9 ^A ± 159,8	52,7	2233,2 ^A ± 594,9	99,7	2806,5 ^A ± 412,1	62,3	2094,9 ± 223,3	79,1

Примечание. ПП – процент плодообразования, ПСП – потенциальная семенная продуктивность, РСП – реальная семенная продуктивность, Кпр – коэффициент продуктивности. M – средняя арифметическая, m – ошибка средней, C_V – коэффициент вариации. Буквы обозначают статистическую значимость различий: одинаковые буквы – отличий нет, разные буквы – значения статистически различаются при уровне значимости $p < 0,05$. Буквы располагаются в алфавитном порядке от больших значений к меньшим.

[*Note.* PP - percentage of fruit formation, PSP - potential seed productivity, RSP - real seed productivity, Cpr - productivity coefficient. M - arithmetic mean, m - error of the mean, C_V - coefficient of variation. The letters indicate the statistical significance of the differences: the same letters - there are no differences, different letters - the values are statistically different at a significance level of $p < 0.05$. The letters are arranged in alphabetical order from highest to lowest].

Результаты исследования семенной продуктивности *P. macrocalyx* в условиях интродукции в СибБС ТГУ приведены нами за три года наблюдений (2013–2015 гг.). В этот период наиболее холодная зима отмечалась в 2012/13 г.; теплые зимы в 2013/14 и 2014/15 гг. Средняя температура апреля оказалась выше нормы, значительные положительные аномалии отмечены в 2015 г. Средняя температура в мае соответствовала норме. Наиболее холодный май отмечен в 2013 г. ($6,7^{\circ}\text{C}$), наиболее теплый – в 2015 г. ($11,9^{\circ}\text{C}$). В июне значительные положительные аномалии температуры воздуха установлены в 2015 г. ($18,4^{\circ}\text{C}$), наиболее прохладный июнь – в 2013 г. ($14,1^{\circ}\text{C}$). Май 2013 и 2014 гг. характеризовался значительным переувлажнением, в 2015 г. количество осадков соответствовало норме. В целом вегетационные сезоны 2013–2015 гг. оказались благоприятными для развития растений. Наиболее низкие средние температуры воздуха установлены в 2013 г.

Из представленных в табл. 2 данных следует, что за весь период наблюдений на одном растении формировалось в среднем от 4,2 (2014 г.) до 7,6 (2015 г.) генеративных побегов. Средние значения числа цветков и плодов на побег варьировали от 10,3 (2013 г.) до 13,2 (2014–2015 гг.) шт. и от 8,7 (2013 г.) до 10,5 (2014 г.) шт. соответственно. Минимальные показатели числа цветов и плодов на побеге выявлены в 2013 г. (холодная зима, наиболее холодный май). Величина плодообразования (ПП) за все годы сохраняла высокие значения (в среднем $81,4\%$), что свидетельствует о высокой эффективности опыления этого вида в культуре. В одном цветке *P. macrocalyx* насчитывается от 16 до 99 семязачатков (в среднем 60,0), в одном плоде, при свободном опылении, формируется от 4 до 84 семян (в среднем 39,0) (см. табл. 2). При использовании изоляторов семена не завязывались или отмечены только единичные семена.

Среднее число семязачатков в цветке по годам изменялось от 53,0 (2013 г.) до 64,2 (2015 г.) шт., при этом средние значения числа семян варьировали незначительно – от 38,1 (2013 г.) до 39,9 (2014 г.) шт. Наиболее низкие показатели выявлены в 2013 г., что, возможно, связано с менее благоприятными погодными условиями. Наиболее высокие показатели ПСП на побег получены в 2014–2015 гг., ПСП на особь – в 2015 г. РСП побега варьировала от 303,6 до 435,9 семени (в среднем 337,3). Самые высокие показатели РСП на побег выявлены в 2014 г. (за счет наибольшего числа завязавшихся плодов в соцветии), а РСП на особь – в 2015 г. (за счет общего увеличения числа цветonoсов). При этом коэффициент продуктивности (Кпр) с годами уменьшался – с $65,4\%$ (2013 г.) до $41,8\%$ (2015 г.) (см. табл. 2).

Большинство показателей семенной продуктивности характеризуется высоким уровнем варьирования. Наиболее изменчивыми являются показатели РСП и ПСП, рассчитанные на одну особь ($C_V = 79,1\text{--}90,8\%$). Высокий уровень изменчивости также сохраняют РСП и ПСП побега ($C_V = 47,2\text{--}59,4\%$), число генеративных побегов на особь ($C_V = 45,1\%$), Кпр ($C_V = 53\%$), число цветков и плодов в соцветии ($C_V = 35,3\text{--}41,2\%$) и число семян в плоде ($C_V = 41,7\%$). Средний уровень изменчивости ($C_V = 24,3\%$) имеют число семязачатков в плоде и ПП (см. табл. 2).

По числу цветков, плодов и ПСП побега установлены достоверные различия между 2013 и 2014 и между 2013 и 2015 гг. По числу генеративных побегов и ПСП особи достоверные различия определены между 2013 и 2015 гг., 2014 и 2015 гг. В течение всего периода наблюдения не обнаружено статистически значимых отличий по числу семязачатков и семян в плоде, ПП, РСП побега, РСП особи и Кпр (см. табл. 2). Поэтому хотя на репродуктивный успех растения и оказывает влияние множество внешних факторов (погодные условия и связанная с ними активность опылителей, перезимовка и др.), сравнительно невысокая изменчивость по годам показателей РСП и Кпр позволяет стабильно получать семена этого вида в условиях культуры в СибБС ТГУ.

Полученные нами результаты по семенной продуктивности *P. macrocalyx* близки к данным, имеющимся в литературе [10, 25, 27]. Однако растения, выращиваемые в Томске, характеризовались более высокой реальной семенной продуктивностью по сравнению с образцами из Новосибирска, что, возможно, связано как с лучшей влагообеспеченностью интродукционного участка в СибБС ТГУ, так и с более эффективным опылением. Так, Г.П. Семенова [10] отмечает, что средняя РСП побега *P. macrocalyx* составила в ЦСБС СО РАН в интродукционном эксперименте 252,8 семени, ПП – 44,2% (в отдельные годы семян образовывалось мало). По данным Н.Ю. Курочкиной [27], средние значения РСП растений при интродукции в Новосибирске значительно варьировали от 13 до 344 семян, а Кпр составлял в разные годы от 28,0 до 44,0%.

Показатели основных элементов семенной продуктивности *P. macrocalyx* в Томске также согласуются с данными, полученными при выращивании в культуре *P. veris* на территории Польши [53, 55].

По сведениям, приводимым Э.М. Гонтарь [23], З.В. Долгановой [25], величина семенной продуктивности видов рода *Primula* в культуре (Барнаул) и естественных местообитаниях (Хакасия) не зависела от формы цветка особей. Исследование, проведенное нами в природных ценопопуляциях в Республике Алтай и окрестностях г. Томска (н. п. Синий Утес) в 2018 г., также не выявило достоверных различий по величине семенной продуктивности между ДС- и КС-формами *P. macrocalyx* [17]. Пыльца КС-цветков прорастает лучше в гумидных условиях [1], поэтому реализация репродуктивного потенциала у гетеростильных видов рода *Primula*, вероятно, будет зависеть от погодных условий и особенностей микроклимата местообитаний, когда та или другая форма может получать некоторые преимущества.

Морфология и всхожесть семян. Семена *P. macrocalyx* овальные, овально-округлые или угловатые, иногда почти шаровидные, матовые; окраска семенной оболочки темно-коричневая, черно-коричневая или темно-бурая. Скульптура поверхности – мелкочапчатая. По размерам довольно мелкие, 1,2–2,2 (в среднем 1,6) мм длиной и 1,0–1,8 (в среднем 1,2–1,3) мм шириной (рис. 6, А). В природных условиях (окр. н. п. Синий Утес и Аникино) формируются более мелкие семена (в среднем 1,5 мм длиной и 1,0–1,1 мм шириной), чем в культуре. Соответственно, масса 1 000 шт. семян в культуре выше и составляет 0,9–1,2 г против 0,5–0,6 г у растений из природных местообитаний.

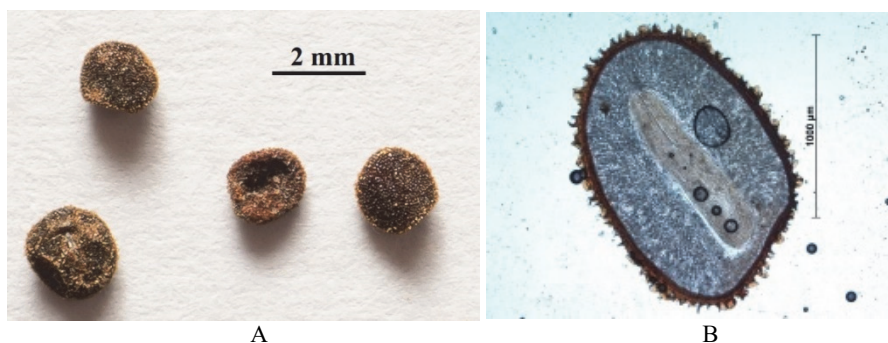


Рис. 6. Внешний вид (А) и продольный срез (В) семени *Primula macrocalyx*
[Fig. 6. Appearance (A) and longitudinal section (B) of a *Primula macrocalyx* seed]

Зародыш семени прямой, удлинённый, расположен в середине семени, со всех сторон окружен хорошо развитым многослойным эндоспермом (рис. 6, В).

Размеры и масса 1 000 шт. семян отличаются низким и средним уровнем варьирования признаков – 2,5–18,8%. Все совокупности следует считать однородными. Достоверных различий между показателями размеров семян и погодными условиями года в условиях интродукции при $p < 0,05$ не выявлено, т.е. данный признак можно считать достаточно стабильным. Показатель «отношение длины семени к ширине» также характеризуется высокой стабильностью и составляет 1,3. Результаты проведенных исследований согласуются с данными, полученными для *P. veris* [55], согласно которым не установлено связи между годом сбора и характеристиками семян (длина, ширина, площадь), а также массой 1 000 семян.

Как показали наши исследования предыдущих лет, при посеве свежесобранные семена *P. macrocalyx* имеют невысокую всхожесть (6,7–22,0%) или не прорастают совсем [56]. Трудности с прорастиванием семян этого вида связаны с наличием у них глубокого эндогенного покоя [10, 25, 37]. Одним из эффективных стимуляторов выведения семян из покоя (после 7–8 мес сухого хранения) является продолжительная (2,5 мес) холодная стратификация при температуре от +3 до +5°C, после которой средняя всхожесть семян составила 54,1–61,4%. Обработка в 0,1% растворе гибберелловой кислоты также эффективно повышает всхожесть семян до 86,7–97,3%. После 2,5 лет хранения всхожесть семян снижается более чем вдвое и составляет уже 36,7–45,3%. При хранении в течение 3,5 лет семена после холодной стратификации имели среднюю всхожесть всего 16,7%.

При интродукции в СибБС ТГУ *P. macrocalyx* способна давать жизнеспособный самосев. Срок выращивания *P. macrocalyx* в условиях культуры на одном месте без деления может составлять от 3 до 4 лет. При условии регулярного деления корневища с розетками листьев вид отличаются долголетием, так как эффективным и простым способом репродукции, благодаря способности видов рода *Primula* быстро образовывать придаточные корни, является искусственное вегетативное размножение. В этом случае число модулей в 3-летнем возрасте у *P. macrocalyx* варьировало от 5 до 8.

По литературным данным, виды рода *Primula* могут быть подвержены ряду заболеваний (фузариоз, или корневая гниль, серая гниль, филлостиктозная пятнистость) [18, 57]. В Сибирском ботаническом саду ТГУ при соблюдении агротехники выращивания *P. macrocalyx* устойчива к воздействию биотических факторов. На листьях растений могут быть отмечены признаки грибных заболеваний, однако они не оказывают существенного влияния на состояние и декоративные качества интродуцентов.

Высокая зимостойкость (вид адаптирован к продолжительной и холодной зиме) и устойчивость в культуре *P. macrocalyx* связаны с ее географическим происхождением и особенностями биологии (положение почек возобновления относительно уровня почвы; способность формировать значительное число почек возобновления, часть из которых может погибать в зимний период; зимнезеленость, позволяющая растениям весной в период с хорошей освещенностью переходить к полноценному фотосинтезу, росту и цветению; особенности органогенеза и др.).

Заключение

На юге Томской области *Primula macrocalyx* встречается в составе разнотравных березовых и смешанных лесов, приуроченных к хорошо дренированным участкам на правобережье Томи. Среди травостоя особи распределены неравномерно, плотных скоплений не образуют, заметно выделяясь лишь в весенний период во время массового цветения. Ценопопуляции характеризуются низкими показателями экологической и эффективной плотности, которые составляют 6,9 (ЦП 2) – 8,4 (ЦП 1) ос./м² и 1,6 (ЦП 1) – 2,5 (ЦП 2) ос./м² соответственно. В возрастном составе формируются бимодальный и левосторонний типы онтогенетических спектров. Ценопопуляции являются нормальными, неполночленными, молодыми, преобладают особи молодой фракции (66–79%). Самоподдержание вида в природе осуществляется семенным путем.

В целом эколого-фитоценоотические условия местообитаний вида на северной границе ареала в Томской области благоприятно сказываются на развитии особей молодой фракции. Это позволяет оценить томские ценопопуляции как стабильные, однако требуется проведение ежегодного мониторинга для выявления степени влияния на них антропогенных факторов.

При интродукции в СибБС ТГУ *P. macrocalyx* сохраняет основные биологические особенности, свойственные этому виду в природных местообитаниях. По феноритмотипу является весенне-летне-зимнезеленым видом, с продолжительным цветением и регулярным плодоношением. Репродуктивный успех вида обеспечивается эффективным функционированием многоступенчатой системы репродуктивных структур. Довольно крупные ярко окрашенные цветки хорошо заметны для насекомых-опылителей. Высокое качество зрелой пыльцы обеспечивает результативность опыления и получение качественных семян. Несмотря на то, что на процессы воспроизведения и размножения растений оказывает влияние множество внешних факторов, сравнительно невысокая изменчивость по годам показателей РСР (303,6–

435,9 семян на побег) и Кпр (41,8–65,4%) позволяет стабильно получать урожай семян этого вида в условиях культуры.

Полученные результаты могут быть использованы для целей внедрения *P. macrocalyx* в декоративное и лекарственное растениеводство, а также для сохранения биоразнообразия региона путем реинтродукции вида в природные фитоценозы на территории Томской области.

Список источников

1. Richards J. *Primula* L. Portland : Timber Press, 2003. 386 p.
2. Ковтонюк Н.К. Секция *Primula* рода *Primula* (Primulaceae) во флоре России // Растительный мир Азиатской России. 2013. № 2 (12). С. 61–73.
3. Bukvicki D., Kovtonyuk N.K., Legin A.A., Keppler B.K., Brecker L., Asakawa Y., Valant-Vetschera K. Hunting for bis-benzyls in *Primula veris* subsp. *macrocalyx* (Bunge) Lüdi: organ-specific accumulation and cytotoxic activity // Phytochemistry Letters. 2021. Vol. 44. PP. 90–97. doi: 10.1016/j.phytol.2021.06.014
4. Ковтонюк Н.К., Гончаров А.А. Филогенетические отношения в роде *Primula* L. (Primulaceae) на основании сравнения нуклеотидных последовательностей ITS-региона ядерной рДНК // Генетика. 2009. Т. 45, № 6. С. 758–765.
5. Ковтонюк Н.К. Род *Primula* L. – Первоцвет // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1997. Т. 11. С. 40–47.
6. Пяк А.И. Первоцветные – Primulaceae // Определитель растений Томской области. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2014. С. 124–129.
7. Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения / под ред. К.С. Байкова. Новосибирск, 2012. 640 с.
8. Пробатова Н.С. Семейство Первоцветовые – Primulaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 138–170.
9. Chi-ming H., Kelso S. *Primula veris* subsp. *macrocalyx* (Bunge) Lüdi // Flora of China : in 25 vol. Beijing : Science Press, St. Louis, Missouri Botanical Garden Press, 1996. Vol. 15: Myrsinaceae through Loganiaceae. 128 p.
10. Семенова Г.П. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. Новосибирск : Академическое изд-во «Гео», 2007. 408 с.
11. Красная книга Томской области / отв. ред. А.И. Пяк. Элиста : Процвет, 2023. 580 с.
12. Толстикова Т.Г., Толстиков А.Г., Толстиков Г.А. Лекарства из растительных веществ. Новосибирск : Академическое изд-во «Гео», 2010. 215 с.
13. Быченкова М.А., Иксанова Г.Р., Перфилова В.Н., Тюренков И.Н., Латыпова Г.М., Катаев В.А. Изучение гипотензивного действия густого экстракта из травы первоцвета весеннего на модели стресс-индуцированной артериальной гипертензии // Вестник Волгоградского государственного медицинского университета. 2017. Вып. 2 (62). С. 20–24. doi: 10.19163/1994-9480-2017-2(62)-20-24
14. Yankova-Tsvetkova E., Yurukova-Grancharova P., Aneva I., Zhelev P. On the reproductive potential in *Primula veris* L. (Primulaceae): embryological features, pollen and seed viability, genetic diversity // Plants. 2021. Vol. 10. Art. no. 2296. doi: 10.3390/plants10112296
15. Галимова Д.Ф., Латыпова Г.М. Возможность использования растений рода «первоцвет» в медицинской практике // Вопросы биологической медицинской и фармацевтической химии. 2013. № 5. С. 33.
16. Li X., Wang X., Li C., Khutsishvili M., Fayyush G., Atha D., Zhang Y., Borris R.P. Unusual flavones from *Primula macrocalyx* as inhibitors of OAT1 and OAT3 and as antifungal agents against *Candida rugosa* // Scientific Reports. 2019. Vol. 9. Art. no. 9230. doi: 10.1038/s41598-019-45728-5
17. Беляева Т.Н., Бугенкова А.Н. Интродукция декоративных многолетников в южной тайге Западной Сибири. Томск : Издательство Томского государственного университета, 2020. 422 с.

18. Brys R., Jacquemyn H. Biological flora of the British Isles: *Primula veris* L. // Journal of Ecology. 2009. Vol. 97. PP. 581–600. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01495.x
19. Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов / отв. ред. Н.М. Пронин. Улан-Удэ, 2013. 688 с.
20. Красная книга Иркутской области / гл. ред. С.М. Трофимова. Улан-Удэ : Изд-во ПАО «Республиканская типография», 2020. 552 с.
21. Красная книга Курганской области. Курган : Изд-во Курганского гос. ун-та, 2012. 448 с.
22. Красная книга Тюменской области: Животные, растения, грибы / отв. ред. О.А. Петрова. Кемерово : Технопринт, 2020. 460 с.
23. Гонтарь Э.М. Сравнительный анализ ценопопуляций *Primula macrocalyx* Хакасии для интродукции растений Сибири. Новосибирск : Наука, 1989. С. 125–135.
24. Гонтарь Э.М. Онтогенез и возрастная структура ценопопуляций *Primula macrocalyx* Bunge (Primulaceae) в условиях Хакасии и Горного Алтая // Ботанический журнал. 1999. Т. 84, № 7. С. 55–64.
25. Долганова З.В. Биология и интродукция цветочно-декоративных корневищных многолетников в Западной Сибири. Новосибирск : СО РАСХН, 2002. 231 с.
26. Амельченко В.П. Редкие и исчезающие растения Томской области (анатомия, биоморфология, интродукция, реинтродукция, кариология, охрана). Томск : Издательство Томского университета, 2010. 238 с.
27. Курочкина Н.Ю. Семенная продуктивность *Primula macrocalyx* Bunge в ЦСБС СО РАН // Научные ведомости БелГУ. Серия: Естественные науки. 2011. № 3 (98), вып. 14 (1). С. 183–186.
28. Курочкина Н.Ю. Онтогенез *Primula macrocalyx* Bunge в агропопуляциях в Центральном Сибирском ботаническом саду // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2014. № 7 (117). С. 96–99.
29. Интродукция растений природной флоры Сибири / науч. ред. А.Н. Куприянов, Е.В. Банаев. Новосибирск : Академическое изд-во «Гео», 2017. 495 с.
30. Bелаева Т.Н., Butenkova A.N. The leaf anatomy of valuable species of genus *Primula* // Ukrainian Journal of Ecology. 2019. Vol. 9 (3). PP. 21–27. doi: 10.15421/2019_72
31. Рагозин Л.А. Материалы к геоморфологическому районированию восточной половины Томской области и сопредельных территорий // Вопросы географии Сибири. Сб. 2. Томск, 1951. С. 195–218.
32. Земцов А.А. Географическое положение и рельеф // Природные биологические ресурсы Томской области и перспективы их использования. Томск : Издательство Томского государственного университета, 1966. С. 23–34.
33. Ильина И.С. Основные географические закономерности растительного покрова Западно-Сибирской равнины // Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука, 1985. С. 8–18.
34. Полевая геоботаника / под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М. ; Л. : Наука, 1964. Т. 3. 530 с.
35. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга, 2013. 439 с.
36. Османова Г.О., Животовский Л.А. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений // Известия РАН. Серия Биологическая. 2020. № 2. С. 144–152. doi: 10.31857/S0002332920020058
37. Гонтарь Э.М. Онтогенез первоцвета крупночашечного (*Primula macrocalyx* Bunge) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Т. III. Йошкар-Ола : МарГУ, 2002. С. 170–175.
38. Погода в Томске // Расписание погоды. СПб., 2004–2018. URL: https://rp5.ru/Погода_в_Томске (дата обращения: 03.03.2018).
39. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ: методические указания. Новосибирск : Наука, 1974. 155 с.
40. Цицин Н.В. Методические указания по семеноведению интродуцентов. М. : Наука, 1980. 64 с.

41. Злобин Ю.А. Потенциальная семенная продуктивность. Реальная семенная продуктивность // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. СПб. : Мир и семья, 2000. С. 258–262.
42. Барыкина И.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М. : МГУ имени М.В. Ломоносова, 2004. 312 с.
43. Brewbaker J.L., Kwack B.H. The essential role of calcium ion in pollen germination and pollen tube growth // American Journal of Botany. 1963. Vol. 50, № 9. PP. 859–865. doi: 10.2307/2439772
44. Эрдтман Г. Морфология пыльцы и систематика растений (Введение в палинологию) I. Покрытосеменные. М. : Иностранная литература, 1956. 486 с.
45. Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л. : Наука, 1972. 171 с.
46. Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. М. : Изд-во КМК, 2002. 51 с.
47. Жукова А.А., Минец М.Л. Биометрия : пособие : в 3 ч. Ч. 2: Основные техники анализа данных. Минск : БГУ, 2020. 151 с.
48. Kery M., Matthies D., Spillman H.H. Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea* // Journal of Ecology. 2000. Vol. 88. PP. 17–30. doi: 10.1046/j.1365-2745.2000.00422.x
49. Li W., Yang J., Li H., Zhang C. Effect of environmental factors on species diversity among the plant communities in the mount Lao Nature Reserve, Shandong Province of China // Pakistan Journal of Botany. 2020. Vol. 52 (4). PP. 1189–1195. doi: 10.30848/pjb2020-4(42)
50. Брицкий Д.А., Иванова А.Н., Григорьева В.В. Морфология многоборздных пыльцевых зерен некоторых видов *Primula* (Primulaceae) // Ботанический журнал. 2019. Т. 104, № 10. С. 1610–1621. doi: 10.1134/S000681361910003X
51. Сладков А.Н. Введение в споро-пыльцевой анализ. М. : Наука, 1967. 270 с.
52. Григорьева В.В., Брицкий Д.А., Иванова А.Н., Коробков А.А. Морфология пыльцевых зерен некоторых видов секции *Farinosae* рода *Primula* (Primulaceae) // Ботанический журнал. 2018. Т. 103, № 5. С. 645–654. doi: 10.1134/S000681361805006X
53. Morozowska A. Studies on some seed traits of *Primula veris* L. plants from cultivated populations // Herba Polonica. 2004. Vol. 50, № 3–4. PP. 137–144.
54. Bots M., Mariani M. Pollen viability in the field. Nijmegen : Radboud Universiteit, 2005. 52 с.
55. Jedrzejczyk I., Morozowska M., Nowinska R., Jagodzinski A. *Primula veris* plants derived from in vitro cultures and from seeds: genetic stability, morphology, and seed characteristics // Turkish Journal of Botany. 2018. Vol. 42, № 4. doi: 10.3906/bot-1802-7
56. Беляева Т.Н., Бутенкова А.Н., Прокопьев А.С. Особенности семенного размножения некоторых видов рода *Primula* L. (первоцвет) в связи с перспективами их практического использования // Современные проблемы науки и образования. 2016. № 5. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=25439> (дата обращения: 31.10.2016).
57. Трейвас Л.Ю. Болезни и вредители садовых декоративных растений: Атлас-определитель. М. : Фитон +, 2013. 192 с.

References

1. Richards J. *Primula* L. Portland: Timber Press; 2003. 386 p.
2. Kovtonyuk NK. The section *Primula* of genus *Primula* (Primulaceae) in the flora of Russia. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii*. 2013;2(12):61-73. In Russian, English summary
3. Bukvicki D, Kovtonyuk NK, Legin AA, Keppler BK, Brecker L, Asakawa Y, Valant-Vetschera K. Hunting for bis-benzyls in *Primula veris* subsp. *macrocalyx* (Bunge) Lüdi: organ-specific accumulation and cytotoxic activity. *Phytochemistry Letters*. 2021;44:90-97. doi: 10.1016/j.phytol.2021.06.014

4. Kovtonyuk NK, Goncharov AA. Phylogenetic relationships in the genus *Primula* L. (Primulaceae) inferred from the ITS region sequences of nuclear rDNA. *Genetica – Russian Journal of Genetics*. 2009;45(6):758-765. In Russian, English summary
5. Kovtonyuk NK. Rod *Primula* L. - Pervotsvet [Genus *Primula* L. - Primrose]. In: *Flora Sibiri. T. 11* [Flora of Siberia. Vol. 11]. Novosibirsk: Nauka Publ.; 1997. pp. 40-47. In Russian
6. Pyak AI. Pervotsvetnye - Primulaceae [Primroses - Primulaceae]. In: *Opredelitel' rasteniy Tomskoy oblasti* [Key to plants of the Tomsk region]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2014. pp. 124-129. In Russian
7. Konspekt flory Aziatskoy Rossii: Sosudistye rasteniya [Abstract of the flora of Asian Russia: Vascular plants]. Baykova KS, editor. Novosibirsk; 2012. 640 p. In Russian
8. Probatova NS. Semeystvo Pervotsvetovye - Primulaceae [Family Primulaceae]. In: *Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka. T. 2* [Vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 2]. Leningrad; 1987. pp. 138-170. In Russian
9. Chi-ming H, Kelso S. *Primula veris* subsp. *macrocalyx* (Bunge) Ludi. In: *Flora of China: in 25 vol. Vol. 15: Myrsinaceae through Loganiaceae*. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press; 1996. p. 128.
10. Semenova GP. Redkie i ischezayushchie vidy flory Sibiri: biologiya, okhrana [Rare and endangered species of Siberian flora: biology, conservation]. Novosibirsk: "Geo" Publ.; 2007. 408 c. In Russian
11. Krasnaya kniga Tomskoy oblasti [Red Book of the Tomsk Region]. Pyak AI, editor. Elista: Prosvet; 2023. 580 p. In Russian
12. Tolstikova TG, Tolstikov AG, Tolstikov GA. Lekarstva iz rastitel'nykh veshchestv [Herbal medicines]. Novosibirsk: "Geo" Publ.; 2010. 215 p. In Russian
13. Bychenkova MA, Iksanova GR, Perfilova VN, Tyurenkov IN, Latypova GM, Kataev VA. A study of the hypotensive effect of the *Primula veris* thick herbal extract using the model of stress-induced arterial hypertension. *Vestnik Volgogradskogo gosudarstvennogo meditsinskogo universiteta – Journal of Volgograd State Medical University*. 2017;2(62):20-24. doi: 10.19163/1994-9480-2017-2(62)-20-24 In Russian, English summary
14. Yankova-Tsvetkova E, Yurukova-Grancharova P, Aneva I, Zhelev P. On the reproductive potential in *Primula veris* L. (Primulaceae): embryological features, pollen and seed viability, genetic diversity. *Plants*. 2021;10:2296. doi: 10.3390/plants10112296
15. Galimova DF, Latypova GM. Vozmozhnost' ispol'zovaniya rasteniy roda «pervotsvet» v meditsinskoy praktike [Possibility of using plants of the genus «primrose» in medical practice]. *Voprosy biologicheskoy meditsinskoy i farmatsevticheskoy khimii – Problems of biological, medical and pharmaceutical chemistry*. 2013;5:33. In Russian
16. Li X, Wang X, Li C, Khutsishvili M, Fayvush G, Atha D, Zhang Y, Borris RP. Unusual flavones from *Primula macrocalyx* as inhibitors of OAT1 and OAT3 and as antifungal agents against *Candida rugosa*. *Scientific Reports*. 2019;9:9230. doi: 10.1038/s41598-019-45728-5
17. Belyaeva TN, Butenkova AN. Introduktsiya dekorativnykh mnogoletnikov v yuzhnoy tayge Zapadnoy Sibiri [Introduction of ornamental perennials in the southern taiga of Western Siberia]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2020. 422 p. In Russian
18. Brys R, Jacquemyn H. Biological flora of the British Isles: *Primula veris* L. *Journal of Ecology*. 2009;97:581-600. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01495.x
19. Krasnaya kniga Respubliki Buryatiya: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnykh, rasteniy i gribov [Red Book of the Republic of Buryatia: Rare and endangered species of animals, plants and fungi]. Pronin NM, editor. Ulan-Ude; 2013. 688 p. In Russian
20. Krasnaya kniga Irkutskoy oblasti [Red Data Book of the Irkutsk Region]. Trofimova SM, editor. Ulan-Ude: Izd-vo PAO Respublikanskaya tipografiya Publ.; 2020. 552 p. In Russian
21. Krasnaya kniga Kurganskoy oblasti [Red Book of Kurgan Region]. Kurgan: Kurgan State University Publ.; 2012. 448 p. In Russian

22. Krasnaya kniga Tyumenskoy oblasti: Zhivotnye, rasteniya, griby [Red Book of the Tyumen Region: Animals, plants, mushrooms]. Petrova OA, editor. Kemerovo: Tekhnoprint Publ.; 2020. 460 p. In Russian
23. Gontar' EM. Sravnitel'nyy analiz tsenopopulyatsiy *Primula macrocalyx* Khakasii dlya introduktsii rasteniy Sibiri [Comparative analysis of the cenopopulation of *Primula macrocalyx* of Khakasia for the introduction of plants in Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1989. pp. 125-135. In Russian
24. Gontar' EM. Ontogenez i voznrastnaya struktura tsenopopulyatsiy *Primula macrocalyx* Bunge (Primulaceae) v usloviyakh Khakasii i Gornogo Altaya [Ontogenesis and age structure of the cenopopulation of *Primula macrocalyx* Bunge (Primulaceae) in the conditions of Khakasia and the Altai Mountains]. *Botanicheskii Zhurnal – Botanical journal*. 1999;84(7):55-64. In Russian
25. Dolganova ZV. Biologiya i introduktsiya tsvetochno-dekorativnykh kornevishchnykh mnogoletnikov v Zapadnoy Sibiri [Biology and introduction of floral and ornamental rhizomatous perennials in Western Siberia]. Novosibirsk: Russian Academy of Agricultural Sciences, Siberian Branch Publ.; 2002. 231 p. In Russian
26. Amel'chenko VP. Redkie i ischezayushchie rasteniya Tomskoy oblasti (anatomy, biomorfologiya, introduktsiya, reintroduktsiya, kariologiya, okhrana) [Rare and endangered plants of the Tomsk region (anatomy, biomorphology, introduction, reintroduction, karyology, protection)]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2010. 238 p. In Russian
27. Kurochkina NYu. Semennaya produktivnost' *Primula macrocalyx* Bunge v TsSBS SO RAN [Seed productivity of *Primula macrocalyx* Bunge in the Central Botanical Garden of the SB RAS]. *Nauchnye vedomosti BelGU. Ser. Estestvennye nauki*. 2011;3(14):183-186. In Russian
28. Kurochkina NYu. Ontogenesis of *Primula macrocalyx* Bunge in agro-populations in the Central Siberian Botanical Garden. *Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2014;7(117):96-99. In Russian
29. Introduktsiya rasteniy prirodnoy flory Sibiri [Introduction of plants of the natural flora of Siberia]. Kupriyanov AN, Banaev EV. Novosibirsk: Akademicheskoe izd-vo "Geo"; 2017. 495 p. In Russian
30. Belaeva TN, Butenkova AN. The leaf anatomy of valuable species of genus *Primula*. *Ukrainian Journal of Ecology*. 2019;9(3):21-27. doi: 10.15421/2019_72
31. Ragozin LA. Materialy k geomorfologicheskomu rayonirovaniyu vostochnoy poloviny Tomskoy oblasti i sopredel'nykh territoriy [Materials for geomorphological zoning of the eastern half of the Tomsk region and adjacent territories]. In: *Voprosy geografii Sibiri. Sb.* 2. Tomsk; 1951. pp. 195-218. In Russian
32. Zemtsov AA. Geograficheskoe polozhenie i rel'ef [Geographical location and relief]. In: *Prirodnye biologicheskie resursy Tomskoy oblasti i perspektivy ikh ispol'zovaniya*. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1966. pp. 23-34. In Russian
33. Il'ina IS. Osnovnye geograficheskie zakonomernosti rastitel'nogo pokrova Zapadno-Sibirskoy ravniny [Basic geographical patterns of vegetation cover of the West Siberian Plain]. In: *Rastitel'nyy pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny*. Novosibirsk: Publ.; 1985. pp. 8-18. In Russian
34. Polevaya geobotanika. T. 3 [Field geobotany. Vol. 3]. Lavrenko EM, Korchagina AA, editors. Moscow, Leningrad: Nauka Publ.; 1964. 530 p. In Russian
35. Zlobin YuA, Sklyar VG, Klimenko AA. Populyatsii redkikh vidov rasteniy: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya [Populations of rare plant species: theoretical foundations and study methods]. Sumy: Universitetskaya kniga Publ.; 2013. 439 p. In Russian
36. Osmanova GO, Zhivotovskiy LA. Ontogenetic spectrum as an indicator of the status of plant populations. *Izvestiya RAN. Seriya Biologicheskaya – Biology Bulletin*. 2020;2:144-152. doi: 10.31857/S0002332920020058 In Russian, English summary
37. Gontar' EM. Ontogenez pervotsveta krupnochashechnogo (*Primula macrocalyx* Bunge) [Ontogenesis of the large-cupped primrose (*Primula macrocalyx* Bunge)]. In:

- Ontogeneticheskii atlas lekarstvennykh rasteniy. Vol. III* [Ontogenetic atlas of medicinal plants]. Yoshkar-Ola: Mari State University Publ.; 2002. pp. 170-175. In Russian
38. Weather in Tomsk. In: *Raspisaniye Pogodi – Reliable Prognosis*. St. Petersburg; 2004-2018 [Electronic resource]. Available at: https://rp5.ru/Погода_в_Томске (accessed 03.03.2018). In Russian
39. Beydeman IN. Metodika izucheniya fenologii rasteniy i rastitel'nykh soobshchestv: metodicheskie ukazaniya [Methods for studying the phenology of plants and plant communities: guidelines]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1974. 155 p. In Russian
40. Tsitsin NV. Metodicheskie ukazaniya po semenovedeniyu introdutsentov [Guidelines for seed production of introduced species]. Moscow: Nauka Publ.; 1980. 64 p. In Russian
41. Zlobin YuA. Potentsial'naya semennaya produktivnost'. Real'naya semennaya produktivnost' [Potential seed productivity. Real seed productivity]. In: *Embriologiya tsvetkovykh rasteniy. Terminologiya i kontseptsii. Vol. 3* [Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. T. 3]. St. Petersburg: Mir & Sem'ya Publ.; 2000. pp. 258-262. In Russian
42. Barykina IP, Veselova TD, Devyatov AG. Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. Osnovy i metody [Handbook of botanical microtechnology. Fundamentals and Techniques]. Moscow: Moscow State University Publ.; 2004. 312 p. In Russian
43. Brewbaker JL, Kwack BH. The essential role of calcium ion in pollen germination and pollen tube growth. *American Journal of Botany*. 1963;50(9):859-865. doi: 10.2307/2439772
44. Erdtman G. Morfologiya pyl'tsy i sistematika rasteniy (Vvedenie v palinologiyu) I. Pokrytosemennye [Pollen morphology and plant taxonomy (Introduction to palynology) I. Angiosperms]. Moscow: Inostrannaya literatura Publ.; 1956. 486 p. In Russian
45. Kupriyanova LA, Aleshina LA. Pyl'tsa i spory rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR. T. 1 [Pollen and spores of plants of the flora of the European part of the USSR. Vol. 1]. Leningrad: Nauka Publ.; 1972. 171 p. In Russian
46. Tokarev PI. Morfologiya i ul'trastruktura pyl'tsevykh zeren [Morphology and ultrastructure of pollen grains]. Moscow: KMK Publ.; 2002. 51 p. In Russian
47. Zhukova AA, Minets ML. Biometriya: posobie. Ch. 2. Osnovnye tekhniki analiza dannykh [Biometrics: manual. Part 2: Basic data analysis techniques]. Minsk: Belarusian State University Publ.; 2020. 151 p. In Russian
48. Kery M, Matthies D, Spillman HH. Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. *Journal of Ecology*. 2000;88:17-30. doi: 10.1046/j.1365-2745.2000.00422.x
49. Li W, Yang J, Li H, Zhang C. Effect of environmental factors on species diversity among the plant communities in the mount Lao Nature Reserve, Shandong Province of China. *Pakistan Journal of Botany*. 2020;52(4):1189-1195. doi: 10.30848/pjb2020-4(42)
50. Britski DA, Ivanova AN, Grigoryeva VV. Morphology of polycolpate pollen grains in some species of *Primula* (Primulaceae). *Botanicheskii Zhurnal – Botanical journal*. 2019;104(10):1610-1621. doi: 10.1134/S000681361910003X In Russian, English summary
51. Sladkov AN. Vvedenie v sporo-pyl'tsevoy analiz [Introduction to spore-pollen analysis]. Moscow: Nauka Publ.; 1967. 270 p. In Russian
52. Grigoryeva VV, Britski DA, Ivanova AN, Korobkov AA. Pollen morphology of some species in the genus *Primula* section *Farinosae* (Primulaceae). *Botanicheskii Zhurnal – Botanical journal*. 2018;103(5):645-654. doi: 10.1134/S000681361805006X In Russian, English summary
53. Morozowska A. Studies on some seed traits of *Primula veris* L. plants from cultivated populations. *Herba Polonica*. 2004;50(3-4):137-144.
54. Bots M, Mariani M. Pollen viability in the field. Nijmegen: Radboud Universiteit Publ.; 2005. 52 p.

55. Jedrzejczyk I, Morozowska M, Nowinska R, Jagodzinski A. *Primula veris* plants derived from in vitro cultures and from seeds: genetic stability, morphology, and seed characteristics. *Turkish Journal of Botany*. 2018;42(4):4. doi: 110.3906/bot-1802-7
56. Belaeva TN, Butenkova AN, Prokopyev AS. Characteristics of seed propagation some species of the genus *Primula* L. (Primrose) in connection with the possibility of their practical use. *Sovremennyye problemy nauki i obrazovaniya – Modern problems of science and education*. 2016;5. Available at: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=25439> (accessed 31.10.2016). In Russian, English summary
57. Treyvas LYu. Bolezni i vrediteli sadovykh dekorativnykh rasteniy: Atlas-opredelitel' [Diseases and pests of garden ornamental plants: Key Atlas]. Moscow: Fiton + Publ.; 2013. 192 p.

Информация об авторах:

Беляева Татьяна Николаевна, доцент, д-р биол. наук, с.н.с. лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4582-0291>

E-mail: tnbel17@yandex.ru

Прокопьев Алексей Сергеевич, доцент, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>

E-mail: rereplants@list.ru

Бутенкова Алина Николаевна, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>

E-mail: a.n.butenkova@mail.tsu.ru

Катаева Татьяна Николаевна, инженер лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>

E-mail: gentianka@mail.ru

Хазина Ирина Владимировна, ученый секретарь акционерного общества «Институт геологии и разработки горючих ископаемых» (Москва, Россия)

E-mail: KhazinaIV@igirgi.rosneft.ru

Кузьмина Ольга Борисовна, канд. геол.-минер. наук, с.н.с. лаборатории палеонтологии и стратиграфии мезозоя и кайнозоя Института нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН (Новосибирск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1984-9907>

E-mail: KuzminaOB@ipgg.sbras.ru

Мелкова Ольга Викторовна, главный технолог общества с ограниченной ответственностью «ФармКонцепт» (Тверская область, пгт. Редкино, Россия).

E-mail: ov.melkova@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Tatiana N. Belaeva, Assoc. Prof., Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher of the Laboratory of Rare Plants, Siberian Botanical Garden, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4582-0291>

E-mail: tnbel17@yandex.ru

Alexey S. Prokopyev, Assoc. Prof., Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher of the Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>

E-mail: rereplants@list.ru

Alina N. Butenkova, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher of the Laboratory of Rare Plants, Siberian Botanical Garden, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>

E-mail: a.n.butenkova@mail.tsu.ru

Tatyana N. Kataeva, Engineer of the Laboratory of Rare Plants, Siberian Botanical Garden, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>

E-mail: gentianka@mail.ru

Irina V. Khazina, Scientific secretary of the joint-stock company "Institute of Geology and Development of Combustible Fossils" (Moscow, Russian Federation).

E-mail: KhazinaIV@igirgi.rosneft.ru

Olga B. Kuzmina, Cand. Sci. (Geol.-min.), Senior Researcher of the Laboratory of Paleontology and Stratigraphy of the Mesozoic and Cenozoic, Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1984-9907>

E-mail: KuzminaOB@ipgg.sbras.ru

Olga V. Melkova, Chief Technologist of the limited liability company "PharmConcept" (Tver region, Redkino town, Russian Federation).

E-mail: ov.melkova@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 06.05.2024;
одобрена после рецензирования 15.06.2024; принята к публикации 28.12.2024.*

*The article was submitted 06.05.2024;
approved after reviewing 15.06.2024; accepted for publication 28.12.2024.*

ЗООЛОГИЯ

Научная статья
УДК 595.793(571.53/.55)
doi: 10.17223/19988591/68/4

Рогохвосты (Hymenoptera: Siricidae, Xiphydriidae) Байкальской Сибири

Игорь Алексеевич Антонов¹

¹ Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск, Россия,
<https://orcid.org/0000-0001-6483-4504>, patologi@sifibr.irk.ru

Аннотация. Приведён аннотированный список видов рогохвостов Байкальской Сибири (территории Иркутской области, Республики Бурятия и Забайкальского края). В основу работы положены материалы энтомологической коллекции ЦКП «Биоресурсный центр» Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (г. Иркутск). Всего обработано 352 экземпляра 11 видов из 4 родов. Помимо этого материала, использовались также литературные данные. Впервые представлена карта-схема участков сборов 11 видов. Для каждого вида указаны ареалогическая группа, участки сборов и число экземпляров, а также кормовые растения. В результате на территории Байкальской Сибири выявлено 18 видов из 7 родов. Основу фауны рогохвостов рассматриваемого региона составляют виды с широкими ареалами (транспалеарктические и субтранспалеарктические) (50%) и центрально-восточнопалеарктические виды (44,4%). Преобладают рогохвосты, заселяющие хвойные породы. Три вида являются опасными лесными вредителями: черно-синий рогохвост, синий рогохвост и большой хвойный рогохвост.

Ключевые слова: рогохвосты, фауна, видовой состав, кормовые растения, ареалогическая группа, карта-схема мест сборов, Восточная Сибирь

Источник финансирования: работа выполнена в соответствии с проектом плана НИР № 0277-2021-0006.

Благодарность: автор выражает искреннюю благодарность сотруднику лаборатории природных и антропогенных экосистем Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН Т.А. Агафоновой за помощь в работе с энтомологической коллекцией.

Для цитирования: Антонов И.А. Рогохвосты (Hymenoptera: Siricidae, Xiphydriidae) Байкальской Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 68. С. 78–90. doi: 10.17223/19988591/68/4

Horntails (Hymenoptera: Siricidae, Xiphydriidae) of Baikal Siberia, Russia

Igor A. Antonov¹

¹ *Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Siberian Branch
of the Russian Academy of Science, Irkutsk, Russian Federation,
<https://orcid.org/0000-0001-6483-4504>, patologi@sifibr.irk.ru*

Summary. Baikal Siberia includes the territories of the Irkutsk Oblast, the Republic of Buryatia and the Zabaikalskii Krai. Horntails attract the close attention of researchers, since among them there are dangerous forest pests. The first information about the horntails of Baikal Siberia was obtained in 1898. There are still gaps in knowledge about the horntail fauna of Baikal Siberia, although the fact that several generations of entomologists have studied this fauna. Therefore, the aim of this study is to review the horntail fauna of Baikal Siberia, taking into account new data on the distribution and fodder wood species of individual horntail species in the region.

The research was done using the entomological collection of the Core Facilities Center “Bioresource Center” at the Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS (Irkutsk, Russia). Insect collections were carried out for the period from 1952 to 2003. The 352 specimens of 11 species of horntails from 4 genera were processed in total. In addition to this material, literary sources were also used.

The 18 species of horntails from 7 genera, 3 subfamilies and 2 families were recorded in the study area as a result. The schematic map of the collection plots for 11 species was presented for the first time (See Fig. 1). A total of 50 collection plots have been allocated. These collection plots include 256 collection places. The arealogical group with territories of importation, collection plots and fodder wood species were presented for each species. Four arealogical groups were distinguished: Transpalearctic (44.4%), Subtranspalearctic (5.6%), Central-East Palearctic (44.4%), and Central Palearctic (5.6%). Horntails were divided into four groups according to trophic characteristics in the study territory: group invading only conifer trees (50.0%), group invading only deciduous trees (38.9%), and group invading of conifer trees and deciduous trees (polyphage) (5.6%). There is also *Tremex satanas* Semenov, 1921, which does not yet have data on the development of larvae. The most dangerous pests in Baikal Siberia are three species of horntails: *Sirex ermak* (Semenov, 1921), *S. juvencus* *juvencus* (Linnaeus, 1758) and *Urocerus gigas* (Linnaeus, 1758). *S. ermak* is one of the main pests of *Larix sibirica*. *S. ermak* was a massive secondary pest in stands damaged by the *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetverikov, 1908 in the Baikal region. *S. juvencus* *juvencus* causes great technical harm, depreciating wood, prefers pine. *U. gigas* is a serious technical pest of wood and spreads spores of various wood-destroying fungi.

The article contains 1 Figure, and 25 References.

Keywords: horntails, fauna, species composition, fodder wood species, arealogical group, schematic map of collection sites, Eastern Siberia

Fundings: This work was conducted within the programme of fundamental scientific research of Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences (Budget project No 0277-2021-0006).

Acknowledgments: The author is thankful to T.A. Agafonova (Institute of Plant Physiology and Biochemistry of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russian Federation) for help in working with the entomological collection.

For citation: Antonov IA. Horntails (Hymenoptera: Siricidae, Xiphydriidae) of Baikal Siberia, Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;68:78-90. doi: 10.17223/19988591/68/4

Введение

Под Байкальской Сибирью вслед за К. Ледебуром [1] принято понимать южную часть Восточной Сибири, включающую территории Республики Бурятия, Иркутской области и Забайкальского края. Байкальская Сибирь обладает большой площадью, сложным рельефом, неоднородностью климата, большим разнообразием почвенного и растительного покрова, обеспечивая разнообразие условий обитаний для многих насекомых и, в частности, рогохвостов. Сами рогохвосты привлекают пристальное внимание исследователей, поскольку среди них встречаются опасные лесные вредители. Кроме того, у этих насекомых существует интересная особенность в биологии. У них имаго не питается, а личинки развиваются в древесине деревьев хвойных и лиственных пород [2].

Первоначальный этап исследований рогохвостов Байкальской Сибири носил в основном фаунистический характер и выделялся крайне скудными и отрывочными данными, поскольку специальных изучений рогохвостов этого региона тогда не проводилось [3]. Дополнительную трудность представляло разное понимание энтомологами тех лет границ Восточной Сибири, особенно зарубежными. Первые сведения о рогохвостах Байкальской Сибири получены в результате сборов насекомых участниками Третьей венгерской археологической экспедиции Е. Зичи в Сибирь (1898 г.) [4]. В собранных материалах обнаружен *Urocerus gigas* (Linnaeus, 1758) (большой хвойный рогохвост). Такой же вид нашел финский энтомолог Б.Р. Поппиус при обследовании долины р. Лены в 1901 г. [5]. Затем в фаунистической сводке Ф.В. Конова (1905 г.) сообщаются данные о четырех восточносибирских рогохвостах: *Sirex juvencus* (Linnaeus, 1758), *S. noctilio* Fabricius, 1793, *U. gigas* и *Xeris spectrum* (Linnaeus, 1758) [6]. В 1921 г. в статье А.П. Семёнова-Тян-Шанского приводился новый вид *Xanthosirex phantasma* Semenov, 1921, выявленный в то время на территории Забайкальского края [4]. По современным данным, *X. phantasma* является синонимом *Urocerus fantoma* (Fabricius, 1781) [7].

В 1934 г. с фундаментальной ревизии фауны рогохвостов СССР, выполненной В.В. Гуссаковским [8], начался новый этап изучения рогохвостов Байкальской Сибири, который можно назвать периодом комплексных исследований. Потом вышла работа В.К. Строгановой [9], включающая данные по морфологии, биологии, распространению и определительные таблицы для всех родов и видов Siricidae и Xiphydriidae Сибири и Дальнего Востока России. Большой вклад в исследование рогохвостов Байкальской Сибири внёс Б.Н. Вержуцкий [3, 10 и др.]. Им проведено изучение всех рогохвостов, встречающихся на территории Байкальской Сибири, при этом значительное внимание уделено преимагинальным формам и их кормовым растениям. Одновременно проводились исследования хозяйственно важных видов, которые повреждали в основном хвойные породы [11–13]. В итоге

фауна рогохвостов Байкальской Сибири получила довольно полное освещение на тот период времени.

В последние годы вышли список пилильщиков и рогохвостов фауны России и сопредельных территорий с данными по ареалам [14], аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России, в котором есть данные по рогохвостам Байкальской Сибири [2], и аннотированный каталог перепончатокрылых России [7]. Кроме того, японские энтомологи провели ревизию отдельных родов семейства Xiphydriidae Японии и Палеарктики [15–17 и др.]. Цель данной работы – обзор фауны рогохвостов Байкальской Сибири с учетом новых данных о распространении и кормовых породах отдельных видов рогохвостов в регионе.

Материалы и методы

В основу работы положены коллекционные сборы сотрудников лаборатории энтомопатологии древесных растений (ныне лаборатория природных и антропогенных экосистем) СИФИБР СО РАН и сторонних коллекторов за период с 1952 по 2003 г. Всего обработано 352 экземпляра 11 видов из 4 родов, собранных на территории Иркутской области, Республики Бурятия и Забайкальского края. Материал определялся А.Н. Желоховцевым, Б.Н. Вержуцким, А.С. Плешановым, И.В. Бялой, Е.Д. Бережных, Т.А. Агафоновой и О.А. Анисимовой. Вся информация об этих сборах находится в реляционной базе данных «Рогохвосты Байкальской Сибири», которая зарегистрирована в Роспатенте в 2023 г. Материал хранится в энтомологической коллекции ЦКП «Биоресурсный центр» Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (г. Иркутск). Кроме этого материала, использовались еще литературные данные [2, 3, 7, 9, 10, 15–22].

Для экономии места и с целью лучшей ориентации в местах сбора насекомых приведена карта-схема участков сборов 11 видов рогохвостов, которые представлены в энтомологической коллекции ЦКП «Биоресурсный центр» СИФИБР СО РАН (рис. 1). Карта-схема создавалась с помощью ГИС-технологий. Методика создания растровых, векторных слоев и программное обеспечение подробно рассмотрены в предыдущей работе автора [23]. Здесь стоит отметить, что в описаниях значительной части сборов отсутствует координатная привязка. Их географические координаты восстановлены с помощью участников сборов на основе приложенных описаний местности разной степени подробности с применением программы Google Earth (v.7.3). Точность такой привязки сильно варьирует и существенно уступает точности современных данных, зарегистрированных с помощью GPS-позиционирования. Однако в работе использовалась мелкомасштабная карта (масштаб 1:5 000 000), которая, по мнению автора, существенно нивелирует такую разнородность данных. Так, площадь каждого участка сбора на карте равна примерно 426 км². Всего выделено 50 участков сборов (рис. 1), объединяющих 256 мест сборов, т.е. на каждом участке имеется несколько локаций сборов.

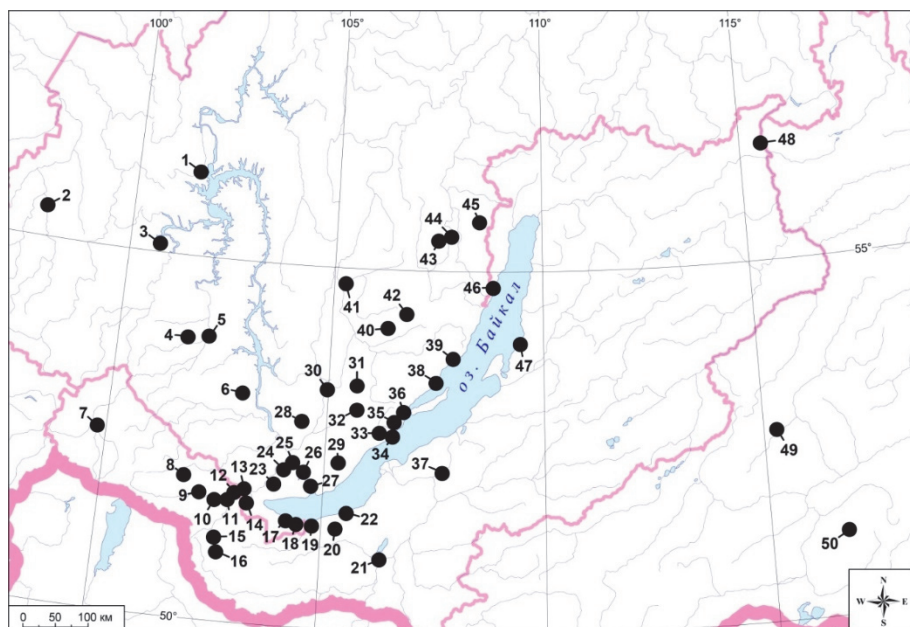


Рис. 1. Карта-схема участков сбора 11 видов рогохвостов на территории Байкальской Сибири (проекция прямая коническая равнопромежуточная, Байкальский регион). Список участков сбора: Иркутская область. Братский район: 1 – окр. г. Братск; 3 – окр. пос. Чистяково. Тайшетский район: 2 – окр. пос. Сереброво. Зиминский район: 4 – окр. с. Батама; 5 – окр. г. Зима. Черемховский район: 6 – окр. г. Черемхово, окр. ст. Жаргон. Слюдянский район: 13 – берег р. Иркут (р. Взъёмная); 14 – окр. с. Тибельти, берег реки Малая Быстрая, берег реки Аран-Тологой; 17 – окр. пос. Солзан; 18 – окр. станции Мурино. Шелеховский район: 23 – окр. ст. Подкаменная; 24 – окр. с. Олха. Иркутский район: 25 – г. Иркутск; 26 – залив Уладово, 28-й км по Байкальскому тракту; 27 – окр. пос. Большая Речка; 29 – окр. с. Малое Голоустное. Эхирит-Булагатский район: 28 – окр. пос. Кударейка, окр. д. Барда; 30 – окр. д. Московское. Баяндаевский район: 31 – окр. улуса Байша, окр. д. Тухум; 32 – окр. с. Тургеневка. Ольхонский район: 33 – окр. д. Попова; 34 – падь Бирхин, урочище Дальний; 35 – озеро Холбо; 36 – окр. д. Шара-Тогот, залив Мухор; 38 – окр. с. Зама; 39 – окр. д. Кочерикова. Качугский район: 40 – окр. д. Ацикяк; 42 – берег р. Бугай. Жигаловский район: 41 – окр. с. Тутура. Казачинско-Ленский район: 43 – окр. д. Туколонь; 44 – берег р. Гарынь; 45 – окр. станции Кунерма. Республика Бурятия. Окинский район: 7 – окр. пос. Орлик; 8 – Шумацкие источники. Тункинский район: 9 – урочище Бадары; 10 – окр. с. Зактуй; 11 – окр. с. Зун-Мурино; 12 – окр. улуса Шулута; 15 – хребет Улан-Сардык. Закаменский район: 16 – окр. улуса Далахай. Кабанский район: 19 – окр. ст. Выдрино, берег реки Большой Мамай; 20 – берег реки Переемная; 22 – берег реки Мишиха. Селенгинский район: 21 – берег реки Темник. Прибайкальский район: 37 – окр. пос. Турунтаево. Северо-Байкальский район: 46 – губа Малая Коса, побережье Байкала. Баргузинский район: 47 – берег Байкала, устье р. Большая Черемшана. Забайкальский край. Каларский район: 48 – урочище Якутский Камень (сред. течение р. Витим). Тунгокоченский район: 49 – окр. с. Усугли. Оловянининский район: 50 – окр. с. Букука

[Fig. 1. Schematic map of collection plots for 11 species of horntails on the territory of the Baikal Siberia, straight conical equidistant projection for the Baikal region. List of collection plots: Irkutsk oblast. Bratsky district: 1 - suburbs of Bratsk; 3 - environs of the Chistyakovo village. Tayshetsky district: 2 - environs of the Serebrovo village. Ziminsky district: 4 - environs of the Batama village; 5 - environs of the Zima town. Cheremkhovsky district: 6 - environs of the Cheremkhovo town, environs of the Jargon

station. Slyudyansky district: 13 - Irkut riverside (Vzyemnaya river); 14 - environs of the Tibelti village, Malaya Bystraya riverside, Aran-Tologoi riverside; 17 - environs of the Solzan village; 18 - environs of the Murino station. Shelekhovsky district: 23 - environs of the Podkamennaya station; 24 - environs of the Olkha village. Irkutsky district: 25 - Irkutsk city; 26 - Uladovo bay, 28th km along the Baikal highway; 27 - environs of the Bolshaya Rechka village; 29 - environs of the Maloye Goloustnoye village. Ekhirit-Bulagatsky district: 28 - environs of the Kudareika village, environs of the Barda village; 30 - environs of the Moskovskoye village. Bayandayevsky district: 31 - environs of the Baysha ulus, environs of the Tukhum village; 32 - environs of the Turgenevka village. Olkhonsky district: 33 - environs of the Popova village; 34 - Birkhin honeydew, Dalniy urochishche; 35 - Lake Kholbo; 36 - environs of the Shara-Togot village, Mukhor Bay; 38 - environs of the Zama village; 39 - environs of the Kocherikova village. Kachugsky district: 40 - environs of the Atsiyak village; 42 - Bugay riverside. Zhigalovsky district: 41 - environs of the Tutura village. Kazachinsko-Lensky district: 43 - environs of the Tukolon village; 44 - Garyn riverside; 45 - environs of the Kunerma station. Republic of Buryatia. Okinskiy district: 7 - environs of the Orlik village; 8 - Shumak springs. Tunkinsky district: 9 - Badary urochishche; 10 - environs of the Zaktuy village; 11 - environs of the Zun-Murino village; 12 - environs of the Shuluta ulus; 15 - Ulan-Sardyk ridge. Zakamensky district: 16 - environs of the Dalakhai ulus. Kabansky district: 19 - environs of the Vydrino station, Bolshaya Mamay riverside; 20 - Pereemnnaya riverside; 22 - Mishikha riverside. Selenginsky district: 21 - Temnik riverside. Pribaykalsky district: 37 - environs of the Turuntaevo village. Severo-Baykalsky district: 46 - Malaya Kosa bay, the coast of Lake Baikal. Barguzinsky district: 47 - the coast of Lake Baikal, the mouth of the Bolshaya Cheremshana River. Zabaykalsky krai. Kalarsky district: 48 - Yakutsky Kamen urochishche (middle stream of the Vitim river). Tungokochensky district: 49 - environs of the Usugli village. Olovynninsky district: 50 - environs of the Bukuka village]

При составлении списка видов использованы последовательность и номенклатура, принятая в работе Ю.Н. Сундукова [7]. Ареалогическая характеристика видов приведена согласно принципам К.Б. Городкова [24]. Территории завоза выделены отдельно и не включаются в ареалогические группы.

Результаты исследования и обсуждение

На территории Байкальской Сибири в настоящее время зарегистрировано 18 видов рогохвостов, относящихся к 7 родам, 3 подсемействам и 2 семействам – настоящие рогохвосты (Siricidae) и остробрюхие рогохвосты, или ксифидрии (Xiphidriidae). Наиболее разнообразными родами по числу видов являются: *Urocerus* – 4 вида, *Sirex* – 4 вида, *Xiphydria* – 4 вида и *Tremex* – 3 вида. Остальные рода представлены одним видом: *Хоанон*, *Херис* и *Коновия*.

Для 11 видов из 18, представленных в коллекции, составлена карта-схема участков сбора (см. рис. 1). Участки сборов обозначены на карте-схеме и в аннотированном списке соответствующими номерами, в скобках в списке дано общее число экземпляров, найденных на конкретном участке. Аннотированный список выявленных видов приводится ниже.

SIRICIDAE

SIRICINAE

Sirex Linnaeus, 1760

Sirex ermak (Semenov, 1921)

Материал. 1 (4); 11 (2); 31 (55).

Ареалогическая группа. Субтранспалеарктическая.

Кормовые растения. Сосна, ель, пихта и лиственница [3, 7, 9].

Sirex juvencus juvencus (Linnaeus, 1758)

Материал. 1 (1); 5 (1); 11 (2); 19 (1); 20 (1); 23 (1); 24 (3); 37 (1); 40 (1).

Ареалогическая группа. Транспалеарктическая.

Кормовые растения. Сосна, ель, пихта и лиственница [3, 9].

Комментарии. Завезён в Северную Америку и Австралию [7].

Sirex mongolorum (Semenov et Gussakovskij, 1935)

Распространение в регионе. Республика Бурятия и Забайкальский край [7].

Ареалогическая группа. Центральнопалеарктическая.

Кормовые растения. Пихта, сосна и ель [7].

Sirex noctilio Fabricius, 1793

Материал. 1 (2); 6 (1); 11 (5); 24 (2); 36 (1); 37 (5).

Ареалогическая группа. Транспалеарктическая.

Кормовые растения. Сосна, ель, пихта и лиственница [7].

Комментарии. Завезён в Северную и Южную Америку (Бразилия, Чили, Уругвай и Аргентина), Австралию, Новую Зеландию и Южную Африку [7, 19, 21].

Urocerus Geoffroy, 1762

Urocerus antennatus (Marlatt, 1898)

Распространение в регионе. Забайкальский край [7].

Ареалогическая группа. Центально-восточнопалеарктическая.

Кормовые растения. Пихта, сосна, ель [7, 10].

Комментарии. В.К. Строганова [9] включала в ареал этого вида Северную Америку, но Б.Н. Вержуцкий [10] не подтвердил данное утверждение, поскольку в каталогах североамериканских перепончатокрылых того времени *U. antennatus* отсутствовал.

Urocerus fantoma (Fabricius, 1781)

Материал. 13 (1); 25 (1); 31 (2); 43 (1); 50 (2).

Ареалогическая группа. Транспалеарктическая.

Кормовые растения. Сосна, ель, пихта и лиственница [7].

Urocerus gigas (Linnaeus, 1758)

Материал. 3 (1); 4 (2); 6 (1); 7 (6); 8 (1); 9 (1); 11 (16); 12 (1); 14 (8); 15 (1); 16 (1); 17 (7); 18 (2); 19 (5); 21 (1); 22 (11); 24 (1); 25 (2); 26 (2); 27 (3); 28 (1); 29 (4); 30 (3); 31 (43); 32 (1); 34 (2); 35 (2); 36 (12); 38 (2); 39 (3); 40 (28); 41 (2); 42 (1); 44 (1); 45 (1); 46 (13); 47 (1); 49 (1); 50 (2).

Ареалогическая группа. Транспалеарктическая.

Комментарии. В регионе представлен двумя подвидами *Urocerus gigas gigas* (Linnaeus, 1758) и *U. gigas orientalis* Маа, 1949 [7]. *U. gigas gigas* завезён в Южную Америку (Бразилия, Аргентина, Чили и Колумбия) [7, 19, 20].

Кормовые растения. *U. gigas gigas* – ель, пихта, сосна и лиственница, иногда лиственные породы: тополь, ива, берёза и др., *U. gigas orientalis* – пихта, ель и другие хвойные [7].

Urocerus yasushii (Yano, 1917)

Распространение в регионе. Забайкальский край [7].

Ареалогическая группа. Центральнo-восточнопалеарктическая.

Кормовые растения. Ель [7].

Xoanon Semenov, 1921

Xoanon matsumurae (Rohwer, 1910)

Распространение в регионе. Республика Бурятия и Забайкальский край [7].

Ареалогическая группа. Центральнo-восточнопалеарктическая.

Кормовые растения. Сосна, ель, пихта и лиственница [3, 7].

TREMECINAE

Tremex Jurine, 1807

Tremex apicalis Matsumura, 1912

Распространение в регионе. Забайкальский край [7].

Ареалогическая группа. Центральнo-восточнопалеарктическая.

Кормовые растения. Клён, слива и дуб [7, 10].

Tremex fuscicornis (Fabricius, 1787)

Материал. 1 (1).

Ареалогическая группа. Транспалеарктическая.

Кормовые растения. Берёза, тополь, робиния, клён и вяз [7].

Комментарии. Завезён в Австралию и Южную Америку (Чили и Аргентина) [20, 21].

Tremex satanas Semenov, 1921

Материал. 10 (1); 33 (1).

Ареалогическая группа. Центральнo-восточнопалеарктическая.

Кормовые растения. Неизвестно.

Комментарии. В.К. Строганова [9] отмечала пихту сибирскую в качестве кормового растения, но Б.Н. Вержуцкий [10] посчитал данное утверждение ошибочным. Он нашел лишь двух самцов [3]. Так, один самец отловлен на листе лютика северного 27.VI.1967 г. у д. Попово в Приольхонье (точка 33 на карте-схеме, первая находка на территории Иркутской области), другой самец – у с. Зактуй (точка 10 на карте-схеме).

Xeris Costa, 1894

Xeris spectrum (Linnaeus, 1758)

Материал. 1 (4); 14 (1); 28 (2); 31 (5); 40 (1); 50 (2).

Ареалогическая группа. Транспалеарктическая.

Кормовые растения. Сосна, ель, пихта и лиственница, часто с другими ксилофагами [7, 10].

XIPHYDRIIDAE
XIPHYDRIINAE
Konowia Brauns, 1884

Konowia megapolitana Brauns, 1884

Распространение в регионе. Республика Бурятия [7].

Ареалогическая группа. Транспалеарктическая.

Кормовые растения. По-видимому, берёза [10, 17].

Комментарии. Поскольку японские энтомологи [17] добавили ряд диагностических признаков для определения видов в роде *Konowia*, необходимо проверить все экземпляры *K. megapolitana*, которые найдены на территории Байкальской Сибири. Вполне возможно, что часть этих экземпляров может относиться к *K. betulae* (Enslin, 1911).

Xiphydria Latreille, 1803

Xiphydria buyssoni Konow, 1903

Распространение в регионе. Забайкальский край [7].

Ареалогическая группа. Центрально-восточнопалеарктическая.

Кормовые растения. Ольха волосистая [7].

Xiphydria camelus (Linnaeus, 1758)

Материал. 1 (1); 2 (1); 4 (1); 5 (1); 10 (1); 11 (16); 12 (1); 14 (3); 27 (1); 29 (5); 40 (1); 48 (1).

Ареалогическая группа. Транспалеарктическая.

Кормовые растения. Берёза, ольха и осина [3].

Xiphydria palaeoarctica Semenov, 1921

Материал. 36 (1).

Ареалогическая группа. Центрально-восточнопалеарктическая.

Кормовые растения. Ольха, берёза, клён, вяз и др. [7], однако А. Шиоха [15] считает, что кормовое растение неизвестно.

Xiphydria popovi Semenov et Gussakovskij, 1935

Материал. 11 (1); 14 (3); 30 (2); 31 (2).

Ареалогическая группа. Центрально-восточнопалеарктическая.

Кормовые растения. Ольха и берёза [3, 7]

Хорологический анализ показывает незначительное преобладание рогахвостов с широкими ареалами – 9 видов (50%). Это транспалеарктические – 8 видов (44,4%) и субтранспалеарктические – 1 вид (5,6%). К центрально-восточнопалеарктической группе ареалов относится 8 видов (44,4%), центральнопалеарктической – 1 вид (5,6%). Интересно отметить полное отсутствие рогахвостов с западно-центральнопалеарктическим распространением.

Анализ трофических связей личинок рогахвостов с кормовыми растениями позволяет выделить четыре группы. Наиболее богатой видами является

группа, связанная с преобладающей в Байкальской Сибири хвойной древесной растительностью: 9 видов (50,0%). Группа, заселяющая только лиственную древесную растительность, является второй по числу видов: 7 видов (38,9%). Группа, связанная как с хвойными, так и с лиственными деревьями (полифаги), представлена одним видом (5,6%) – *U. gigas* (самый часто встречающийся рогохвост). Есть ещё рогохвост *T. satanas*, у которого нет ещё данных о развитии личинок, но по мере дальнейших исследований пробелы в знаниях его биологии будут обязательно заполнены.

Анализ собственных и литературных данных, касающихся всей обследованной территории, на которой преобладают светлохвойные леса (более 75% всей лесной площади, в основном это лиственница и сосна) [25], показал, что наиболее опасными вредителями в регионе являются три вида рогохвостов. Первый – *S. ertmak* (черно-синий рогохвост) – является одним из основных вредителей лиственницы сибирской, при этом в насаждениях, поврежденных сибирским шелкопрядом в Прибайкалье, оказывается массовым вторичным вредителем [13]. Второй – *S. juvencus juvencus* (синий рогохвост) – наносит большой технический вред, обесценивая древесину, предпочитает сосну [9, 20]. Третий – *U. gigas* (большой хвойный рогохвост) – является серьезным техническим вредителем древесины и разносит споры различных древоразрушающих грибов [9, 21].

Заключение

В результате исследования на территории Байкальской Сибири зарегистрировано 18 видов рогохвостов из 7 родов, 3 подсемейств и 2 семейств. Для 11 видов составлена карта-схема участков сбора. Основу фауны рогохвостов рассматриваемого региона составляют виды с широкими ареалами (транспалеарктические и субтранспалеарктические) (50%) и центрально-восточнопалеарктические виды (44,4%). Преобладают рогохвосты, заселяющие хвойные породы. К опасным лесным вредителям относятся три вида: черно-синий рогохвост, синий рогохвост и большой хвойный рогохвост.

Список источников

1. Ledebour C.F. Flora Rossica; sive, Enumeratio plantarum in totius Imperii Rossici provinciis Europaeis, Asiaticis et Americanis hucusque observatarum. Vol. 1. Stuttgartiae : E. Schweizerbart, 1842. 790 p.
2. Сундуков Ю.Н., Лелей А.С. Подотряд Symphyta – Сидячебрюхие // Аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России. Перепончатокрылые. Владивосток : Дальнаука, 2012. Т. I. С. 62–119.
3. Вержуцкий Б.Н. Растительноядные насекомые в экосистемах Восточной Сибири (пилильщики и рогохвосты). Новосибирск : Наука, 1981. 302 с.
4. Флоров Д.Н. Очерки истории изучения вредной энтомофауны тайги Восточной Сибири // История биологических исследований в Восточной Сибири. Вып. 30. Иркутск : Иркутское книжное издательство, 1961. С. 3–86.
5. Cajander A.K., Poppus R.B. Eine naturwissenschaftliche Reise im Lena-Thal // Fennia. 1903. Vol. 19, № 2. PP. 1–44.
6. Konow F.W. Hymenoptera. Fam. Siricidae // Genera Insectorum. 1905. Vol. 28. PP. 1–14.

7. Sundukov Yu.N. Suborder Symphyta – Sawflies and wood wasps // Annotated Catalogue of the Hymenoptera of Russia. Volume I. Symphyta and Apocrita: Aculeata. St. Petersburg : Russian collection SPb, 2017. PP. 20–117.
8. Гуссаковский В.В. Рогохвосты и пилильщики. Ч. 1 // Фауна СССР. Насекомые перепончатокрылые. 1935. Т. 2, вып. 1. 453 с.
9. Строганова В.К. Рогохвосты Сибири. Новосибирск : Наука, 1968. 148 с.
10. Вержущий Б.Н. Определитель личинок рогохвостов и пилильщиков Сибири и Дальнего Востока. М. : Наука, 1973. 140 с.
11. Флоров Д.Н. Насекомые-вредители хвойных насаждений Восточной Сибири. Иркутск : Иркутское областное издательство, 1938. 178 с.
12. Флоров Д.Н. Вредители сибирского кедра. Иркутск : Иркутское областное издательство, 1951. 123 с.
13. Бялая И.В. Семейство Siricidae – рогохвосты // Вредители лиственницы сибирской. М. : Наука, 1966. С. 158–163.
14. Желоховцев А.Н., Зиновьев А.Г. Список пилильщиков и рогохвостов (Hymenoptera, Symphyta) фауны России и сопредельных территорий. II // Энтомологическое обозрение. 1996. Т. 75, № 2. С. 357–379.
15. Shinohara A. The *Xiphydria palaeoarctica* group from Japan (Hymenoptera, Xiphydriidae) // Zootaxa. 2019. Vol. 4608, № 3. PP. 531–542. doi: 10.11646/zootaxa.4608.3.7
16. Shinohara A. *Konowia harai* n. sp. (Hymenoptera: Xiphydriidae) from Japan // Japanese Journal of Systematic Entomology. 2019. Vol. 25, № 1. PP. 3–7.
17. Shinohara A., Hara H. *Konowia* Brauns, 1884, and *Monoxiphia*, n. gen. (Hymenoptera, Xiphydriidae): Palearctic woodwasps with simple tarsal claws on all legs // Zootaxa. 2021. Vol. 4920, № 4. PP. 565–587. doi: 10.11646/zootaxa.4920.4.7
18. Taeger A., Blank S.M., Liston A.D. European Sawflies (Hymenoptera: Symphyta) – A Species Checklist for the Countries // Recent Sawfly Research: Synthesis and Prospects. Keltorn : Goecke & Evers Publ., 2006. PP. 399–504.
19. Schiff N.M., Goulet H., Smith D.R., Boudreault C., Wilson D.A., Sheffler B.E. Siricidae (Hymenoptera: Symphyta: Siricoidea) of the Western Hemisphere // Canadian Journal of Arthropod Identification. 2012. № 21. PP. 1–305. doi: 10.3752/cjai.2012.21
20. Malagon-Aldana L.A., Serna F., Smith D.R. Siricidae (Hymenoptera) in Colombia, the First Report of *Urocerus gigas* (Linnaeus) from Northern South America // Proceedings of the Entomological Society of Washington. 2014. Vol. 116, № 2. PP. 191–192. doi: 10.4289/0013-8797.116.2.191
21. Казенас В.Л., Темрешев И.И. Рогохвосты (Hymenoptera: Siricidae, Xiphydriidae) Алматинской области Казахстана // Евразийский энтомологический журнал. 2016. Т. 15, № 5. С. 403–411.
22. Jiří H. First record of *Urocerus xanthus* (Cameron, 1876) (Hymenoptera: Siricidae) from Yunnan Province, China, with identification keys to *Urocerus* from Mainland China and Taiwan // Taiwanese Journal of Entomological Studies. 2021. Vol. 6, № 4. PP. 55–63.
23. Антонов И.А., Башалханов И.А., Дергачёв Д.В., Силаев А.С. Применение ГИС «Ландшафты Приольхонья и Ольхона» в исследовании пространственного распределения муравьев (Insecta, Hymenoptera, Formicidae) // Вестник Иркутского государственного технического университета. 2015. Т. 100, № 5. С. 48–52.
24. Городков К.Б. Типы ареалов двукрылых (Diptera) Сибири // Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera). СПб. : Изд-во ЗИН РАН, 1992. С. 45–56.
25. Агафонова Т.А., Силаев А.С., Антонов И.А. Короеды (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) Байкальской Сибири // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология. 2021. Т. 37. С. 54–69. doi: 10.26516/2073-3372.2021.37.54

References

1. Ledebour CF. Flora Rossica; sive, Enumeratio plantarum in totius Imperii Rossici provinciis Europaeis, Asiaticis et Americanis hucusque observatarum. Vol. 1. Stuttgartiae: E. Schweizerbart; 1842. 790 p. In Latin
2. Sundukov YuN, Lelej AS. Suborder Symphyta - Sawflies. In: *Annotated catalogue of the insects of Russian Far East. Volume I. Hymenoptera*. Lelej AS, editor in chief. Vladivostok: Dalnauka; 2012. pp. 62-119. In Russian, English summary
3. Verzhutskii BN. Rastitel'noyadnye nasekomye v ekosistemakh Vostochnoy Sibiri (pilil'shchiki i rogozhvosty) [Herbivorous insects in ecosystems of East Siberia (sawflies and wood-wasps)]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1981. 303 p. In Russian
4. Florov DN. Ocherki istorii izucheniya vrednoy entomofauny taygi Vostochnoy Sibiri [Studies on the history of research of harmful entomofauna of the taiga of Eastern Siberia]. In: *Istoriya biologicheskikh issledovaniy v Vostochnoy Sibiri* [History of biological research in Eastern Siberia]. Rozhkov AS, editor. No. 30. Irkutsk: Irkutskoe knizhnoe izdatel'stvo; 1961. pp. 3-86. In Russian
5. Cajander AK, Poppius RB. Eine naturwissenschaftliche Reise im Lena-Thal. *Fennia*. 1903;19(2):1-44. In German
6. Konow FW. Hymenoptera. Fam. Siricidae. *Genera Insectorum*. 1905;28:1-14. In Latin
7. Sundukov YuN. Suborder Symphyta - Sawflies and wood wasps. In: *Annotated Catalogue of the Hymenoptera of Russia. Volume I. Symphyta and Apocrita: Aculeata*. Belokobylskiy SA, Lelej AS, editors. St. Petersburg: SPb Russian collection Publ.; 2017. pp. 20-117.
8. Gussakovskiy VV. Rogozhvosty i pilil'shchiki [Horntails and sawflies]. Ch. 1. In: *Fauna USSR. Hymenoptera*. 1935, Vol. 2. 453 p. In Russian
9. Stroganova VK. Horntails of Siberia. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1968. 148 p. In Russian
10. Verzhutskii BN. Opredelitel' lichinok rogozhvostov i pilil'shchikov Sibiri i Dal'nego Vostoka [Keys to the larvae of the wood-wasps and sawflies of Siberia and the Soviet Far East]. Moscow: Nauka Publ.; 1973. 140 p. In Russian
11. Florov DN. Nasekomye-vrediteli khvoynykh nasazhdeniy Vostochnoy Sibiri [Insect pests of coniferous stands of Eastern Siberia]. Irkutsk: Irkutskoe oblastnoe izdatel'stvo; 1938. 178 p. In Russian
12. Florov DN. Vrediteli sibirskogo kedra [Siberian pine pests]. Irkutsk: Irkutskoe oblastnoe izdatel'stvo; 1951. 123 p. In Russian
13. Byalaya IV. Semeystvo Siricidae - rogozhvosty [Family Siricidae - horntails]. In: *Vrediteli listvennitsy sibirskoy* [Pests of Siberian Larch]. Rozhkov AS, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1966. pp. 158-163. In Russian
14. Zhelochovtsev AN, Zinovjev AG. A list of the sawflies and horntails (Hymenoptera, Symphyta) of the fauna of Russia and Adjacent territories. II. *Entomologicheskoe Obozrenie*, 1996;75(2):357-379. In Russian, English summary
15. Shinohara A. The *Xiphydria palaeoarctica* group from Japan (Hymenoptera, Xiphydriidae). *Zootaxa*. 2019;4608(3):531-542. doi: 10.11646/zootaxa.4608.3.7
16. Shinohara A. *Konowia harai* n. sp. (Hymenoptera: Xiphydriidae) from Japan. *Japanese Journal of Systematic Entomology*. 2019;25(1):3-7.
17. Shinohara A, Hara H. *Konowia* Brauns, 1884, and *Monoxiphia*, n. gen. (Hymenoptera, Xiphydriidae): Palaearctic woodwasps with simple tarsal claws on all legs. *Zootaxa*. 2021;4920(4):565-587. doi: 10.11646/zootaxa.4920.4.7
18. Taeger A, Blank SM, Liston AD. European Sawflies (Hymenoptera: Symphyta) - A Species Checklist for the Countries. In: *Recent Sawfly Research: Synthesis and Prospects*. Blank SM, Schmidt S, Taeger A, editors. Keltern: Goecke & Evers Publ.; 2006. pp. 399-504.
19. Schiff NM, Goulet H, Smith DR, Boudreault C, Wilson DA, Sheffler BE. Siricidae (Hymenoptera: Symphyta: Siricoidea) of the Western Hemisphere. *Canadian Journal of Arthropod Identification*. 2012;21:1-305. doi: 10.3752/cjai.2012.21
20. Malagon-Aldana LA, Serna F, Smith DR. Siricidae (Hymenoptera) in Colombia, the First Report of *Urocerus gigas* (Linnaeus) from Northern South America. *Proceedings of the*

- Entomological Society of Washington*. 2014;116(2):191-192. doi: 10.4289/0013-8797.116.2.191
21. Kazenas VL, Temreshev II. Horntails (Hymenoptera: Siricidae, Xiphydriidae) of Almatinskaya Oblast of Kazakhstan. *Euroasian entomological journal*. 2016;15(5):403-411.
 22. Jiří H. First record of *Urocerus xanthus* (Cameron, 1876) (Hymenoptera: Siricidae) from Yunnan Province, China, with identification keys to *Urocerus* from Mainland China and Taiwan. *Taiwanese Journal of Entomological Studies*. 2021;6(4):55-63.
 23. Antonov IA, Bashalkhanov IA, Dergachev DV, Silaev AS. Use of GIS "Olkhon region and Olkhon island landscapes" in ant spatial distribution studies (Insecta, Hymenoptera, Formicidae). *Vestnik of Irkutsk State Technical University*. 2015;100(5):48-52. In Russian, English summary
 24. Gorodkov KB. The range types of Diptera of Siberia. In: *Sistematics, zoogeography and karyology of two-winged insects (Insects: Diptera)*. Nartshuk EP, editor. St. Petersburg: Zoological Institute RAS Publ.; 1992. pp. 45-55. In Russian
 25. Agafonova TA, Silaev AS, Antonov IA. Bark Beetles (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) of the Baikal Siberia. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series Biology. Ecology*. 2021;37:54-69. doi: 10.26516/2073-3372.2021.37.54 In Russian, English summary

Информация об авторе:

Антонов Игорь Алексеевич, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории природных и антропогенных экосистем Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (Иркутск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6483-4504>

E-mail: patologi@sifibr.irk.ru

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Information about the author:

Igor A. Antonov, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of natural and anthropogenic ecosystems, Department of Ecology, Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences (Irkutsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6483-4504>

E-mail: patologi@sifibr.irk.ru

The Author declares no conflict of interest.

Статья поступила в редакцию 07.08.2023;
одобрена после рецензирования 01.09.2023; принята к публикации 28.12.2024.

The article was submitted 07.08.2023;
approved after reviewing 01.09.2023; accepted for publication 28.12.2024.

Научная статья
УДК 598.244.1
doi: 10.17223/19988591/68/5

Биология серой цапли *Ardea cinerea* Linnaeus, 1758 и ее роль в биоценозах на юге таежной зоны Западной Сибири (Томская область, Россия)

Игорь Геннадьевич Коробицын¹, Олег Юрьевич Тютеньков²,
Иван Викторович Крицков³, Денис Даянара Мальдонадо Мальдонадо⁴,
Дарья Алексеевна Кожомина⁵

^{1, 2, 3, 4, 5} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

² Северский природный парк, Северск, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0001-7709-3004>, rozenpom@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-0878-3890>, tutenkov@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0001-8818-0496>, krickov_ivan@mail.ru

⁴ saury9855@gmail.com

⁵ <https://orcid.org/0009-0005-6976-8952>, kozhomina2001@yandex.ru

Аннотация. Серая цапля *Ardea cinerea* Linnaeus, 1758 на юге таежной зоны Западной Сибири на протяжении XX – начала XXI в. из категории залетных перешла в состав гнездящихся видов. В Томской области она является видом, занесенным в Красную книгу с недостаточно изученной биологией. Цель работы – изучить миграции, гнездование, биоценоотические отношения и роль цапли в трансформации экосистем – влияние ее гнездования на почву и растительность. Миграцию изучали весной с помощью ежедневных визуальных наблюдений в 1998–2023 гг. в течение 15 сезонов в окрестностях г. Томска, летне-осеннюю динамику – с помощью маршрутно-площадных учетов в течение 8 сезонов. Гнездовую биологию изучали в крупной колонии на острове р. Томи у с. Коларово. Оценку роли цапель на почвенный покров и растительность проводили путем анализа кислотности и химического состава почв в разных участках гнездовой колонии. Показано, что даты прилета по сравнению с началом XXI в. сдвинулись на более ранние примерно на 2 недели, отмечается увеличение численности цапли в регионе. Описана колония цапель – число гнезд, их расположение, высота над землей. Всего выявлено 81 гнездо на 54 деревьях. Размер кладки составил в среднем $3,91 \pm 0,13$ яйца ($n = 23$). Показано отрицательное влияние экскреторной деятельности на некоторые свойства почв и деревья – последние гибнут из-за высокой кислотности почв под гнездами.

Ключевые слова: цапли, колонии, миграции, гнездование, почвы, кислотность, биоценоотическая роль

Источник финансирования: исследование поддержано государственным заданием Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2020-0019).

Для цитирования: Коробицын И.Г., Тютеньков О.Ю., Крицков И.В., Мальдонадо М.Д.Д., Кожомина Д.А. Биология серой цапли *Ardea cinerea* Linnaeus, 1758 и ее роль в биоценозах на юге таежной зоны Западной Сибири (Томская область) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 68. С. 91–108. doi: 10.17223/19988591/68/5

Biology of the Grey heron *Ardea cinerea* Linnaeus, 1758 and its role in biocenoses in the south of the taiga zone of Western Siberia (Tomsk region, Russia)

Igor G. Korobitsyn¹, Oleg Yu. Tyutenkov², Ivan V. Krickov³,
Denis D.M. Maldonado⁴, Daria A. Kozhomina⁵

^{1, 2, 3, 4, 5} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

² Seversk natural park, Seversk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0001-7709-3004>, rozenpom@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-0878-3890>, tutenkov@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0001-8818-0496>, krickov_ivan@mail.ru

⁴ saury9855@gmail.com

⁵ <https://orcid.org/0009-0005-6976-8952>, kozhomina2001@yandex.ru

Summary. In recent years, the Grey heron *Ardea cinerea* has been expanding its range in the south of the taiga zone of Western Siberia. In the Tomsk region during the XX-XXI centuries, it went from being a rare vagrant to a nesting species. The Grey heron is included in the regional Red Book as a rare species with insufficiently studied biology. Interest in it is also associated with its biocenotic role - the impact on soils and vegetation. It can also be an indicator of climate change, since its expansion to the north coincides with the trend of climate warming in Western Siberia. The aim of this work was to study the biology of the Grey heron in the south of the taiga zone of Western Siberia - migration, seasonal dynamics, nesting biology, biocenotic role in ecosystems.

Observations of migration and seasonal dynamics were carried out from 1998 to 2023. In spring we used the method of daily 2-hour morning observations in April-May. In summer and autumn (from July to October) we carried out route-area counting of birds in the same place with a frequency of once every 5-7 days. A total we have 15 seasons in spring and 8 in summer-autumn. The main observation area was located in the vicinity of the village of Kolarovo (56°19'47.29" N, 84°56'49.61" E) on the Tom River (right tributary of the Ob River) 15 km south of Tomsk. Additionally, in 2002-2003, observations were conducted on the Ob River in the southern (Kozhevnikovo District), middle (Kolpashevo District) and northern (Aleksandrovo District) parts of Tomsk region. The southern points (Tomsk and Kozhevnikovo districts) corresponded to the sub-taiga zone, the middle and northern points corresponded to the southern and middle taiga of Western Siberia, respectively. Nesting biology was studied at a Heron colony discovered on an island near the village of Kolarovo. We counted nests, colony structure, and clutch size (based on the eggs shells under the nests). Since some of the trees in the colony were dried out and dead, which is associated with herons, we assessed and compared the pH and chemical composition of the soils (phosphorus content, exchangeable bases etc.) under different trees in the colony (See Fig. 1) - long-used (dead), still alive and outside the colony (control area).

The study showed that the arrival dates over the past 25 years have shifted by about 2 weeks towards an earlier appearance - from April 25 in the 2000s to April 5 in the 2020s (See Table 1). The trend is confirmed by the Kendall correlation (0.61; $p < 0.05$). One of the reasons for this is climate warming, another is the formation of a large colony, to which the birds tend to return as quickly as possible, whereas at the beginning of the observations the colony was just appearing. It was also shown that the density of birds on the lakes during feeding in spring increased by 3-10 times compared to the early 2000s (See Table 1).

The number of nests in the identified colony was 81. They were located on 54 trees, mainly on bird cherry trees. There was 1 nest on 38 trees, 2 on 9 trees, 3 trees had 3 nests, and 4 on 4 trees. The average distance between nests was 4.28 ± 0.48 meter (from 0.5 to 9.7 m). The height of the nests above the ground was 7.26 ± 0.2 m. Chicks hatched in late May - early June. Clutch size was 3.91 ± 0.13 ($n = 23$).

We found a badger *Meles leucurus* settlement under the colony on the island. The conditions here were favorable for it due to the possibility of eating fish that fell during feeding and probably chicks (we found heron bones). During the inspection of the colony, we found dace *Leuciscus baicalensis* and perch *Perca fluviatilis*. It was also shown that the excretory activity of herons negatively affects the properties of the soil, leading to its acidification and the death of the trees on which the nests are located. Compared to the control area (out of colony), the phosphorus content in the upper horizons of the soil under the nests is 3.5 times higher. The acidity indicators differed between the background and the control by 1.5 times. Under the nests 4.3 and in the control - 6.1 units, respectively (See Table 2). Despite the negative impact, the problem is local in nature and does not cause significant damage.

The article contains 2 Figures, 2 Tables and 35 References.

Keywords: herons, colonies, migration, nesting biology, soils, acidity, biocenotic role

Fundings: The research 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).

For citation: Korobitsyn IG, Tyutenkov OYu, Krickov IV, Maldonado MDD, Kozhomina DA. Biology of the Grey heron *Ardea cinerea* Linnaeus, 1758 and its role in biocenoses in the south of the taiga zone of Western Siberia (Tomsk region). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;68:91-108. doi: 10.17223/19988591/68/5

Введение

Серая цапля *Ardea cinerea* Linnaeus, 1758 – вид, активно осваивающий в последние десятилетия территорию юга таежной зоны Западной Сибири и постепенно расширяющий ареал к северу. В Томской области серая цапля занесена в региональную Красную книгу как редкий, эстетически ценный вид с недостаточно изученной биологией [1]. Интерес к этому виду, помимо редкости, связан с его биоценотической ролью в экосистемах, влияющей на растительность и почвы [2–5]. Кроме этого, вид подходит для использования в качестве индикатора климатических изменений, поскольку увеличение численности серой цапли в регионе, напоминающее по форме экспансию в северном направлении, четко прослеживается на протяжении XX и четверти XXI в., совпадая с тенденцией потепления климата в Сибири [6]. Так, если для первой половины прошлого века серая цапля отмечалась лишь редко залетной [7–8], то в фаунистической сводке второй половины XX века по нижнему течению р. Томи, на юге Томской области она приводится уже как пролетный, редко гнездящийся вид [9]. Несмотря на то, что гнездование ее предполагалось, на что указывали встречи молодых цапель в окрестности г. Томска и г. Северска, однако колонии и гнезда до начала XXI в. не находили, что подтверждает и сводка по птицам подзоны подтаежных лесов [10]. Первые подтверждения гнездования относятся к концу 1990-х – началу

2000-х гг. Так, в Красной книге Томской области [1] упомянуты скопления птиц на прудах-отстойниках в районе г. Северска, косвенно указывающие на гнездование. Одна из колоний в начале 2000-х гг. существовала на острове Симан Кожевниковского района. На ее наличие указывали характерные крики цапель, отмеченные в 2002 г. в районе д. Еловка, однако через несколько лет колония исчезла из-за вырубki деревьев. Примерно с этого же времени сформировалась колония на острове р. Томи напротив поселков Коларово и Синий Утес. Весной 2011 г. мы зарегистрировали летящую с веткой в направлении острова цаплю, а в 2015 г. нашли и саму колонию, насчитывающую десятки гнезд, которая является на сегодня наиболее обследованной. Колония на момент обнаружения являлась многолетней, поскольку, кроме жилых, выявили довольно много упавших гнезд, а также сухостойных и выпавших из древостоя деревьев, что подтолкнуло нас провести оценку влияния гнездовой деятельности серой цапли на растительность и некоторые свойства почв на территории колонии. Целью работы являлось изучение ряда аспектов биологии серой цапли на юге таежной зоны Западной Сибири: фенологии миграций и гнездования, гнездовой биологии, биоценотических отношений и роли в экосистемах.

Материалы и методика

Наблюдения за серой цаплей начаты в 1998 г. в рамках изучения миграций и сезонной динамики населения водно-околоводных птиц. Весной миграцию оценивали в апреле–мае с помощью ежедневных 2-часовых утренних наблюдений с момента начала миграции до ее окончания по методикам Э.И. Гаврилова [11] и Э.В. Кумари [12] с некоторыми изменениями (отсутствие вечерних часов наблюдений и сокращение утренних с 4 до 2). Пролетающих птиц регистрировали с наблюдательного пункта (НП). Интенсивность пролета рассчитывалась как число особей пролетевших за 1 час в 1 км полосе. В разные годы, в зависимости от погодных условий, сроки начала пролета могли сдвигаться на 2–3 недели. Связь дат прилета с температурой воздуха в отдельные годы оценивали с помощью коэффициента корреляции Спирмена. Проверку тенденции все более раннего прилета цапли за годы наблюдения проводили с использованием коэффициента ранговой корреляции Кендалла в программе Statistica 8.0. Летне-осеннюю миграцию оценивали с июля по середину – конец октября до окончания пролета с периодичностью раз в 5–7 дней на постоянных учетных площадках. В общей сложности за более чем 25-летний период накоплены данные по 15 весенним сезонам миграции (1998–2001; 2003–2005; 2009–2011; 2013; 2020–2023) и 8 летне-осенним рядам наблюдений (1998–2002; 2021–2022). Основным участком наблюдения за пролетом и сезонной динамикой являлся многолетний наблюдательный пункт в районе с. Коларово в 15 км южнее г. Томска (56°19'47.29" N, 84°56'49.61" E). Озера, на которых проводили наблюдения, в настоящее время имеют статус памятника природы регионального значения. «Коларовские водно-болотные угодья им. С.С. Москвитина» – уникальная для территории система озер, представляющая собой подпруженные автодорогой водоемы, где в период миграции и гнездования для птиц

созданы благоприятные условия для отдыха, кормления, защиты и выращивания потомства. По другую сторону автодороги в 50 м протекает р. Томь, которая здесь разделяется на несколько протоков, образуя ряд небольших и крупных островов, на одном из которых – о. Малый Бихтулин – в настоящее время сформировалась довольно крупная колония серой цапли (56°19'1.81" N 84°55'36.14" E). Дополнительно к учету летящих птиц на Коларовских озерах регистрировали отдыхающих и кормящихся на площадке 0,68 га, включающей часть озер и участок р. Томи. Иногда динамика миграции нагляднее прослеживалась по изменению численности сидящих птиц на озерах. На этой же площадке в летне-осенний период проводили учеты, регистрируя сезонные изменения численности в послегнездовой период и время отлета птиц на зимовку. Обилие сидящих птиц рассчитывали как показатель плотности на 1 км².

Дополнительно с работами на р. Томи в 2002–2003 гг. наблюдения за весенней миграцией проводили в трех точках на р. Оби – в Кожевниковском районе на протоке Симан у д. Еловка (55°56'31.71" N, 83°44'8.01" E), в Колпашевском районе у д. Петропавловка (58°20'8.43" N, 82°28'39.90" E) и в Александровском районе на территории бывшего заказника «Панинский» на протоке Кривоуцкий Пасол (59°49'21.17" N, 78°43'0.81" E). Томский и Кожевниковский участки соответствуют подзоне подтаежных лесов, Колпашевский и Александровский – южной и средней тайге соответственно.

Оценку числа гнезд в выявленной в районе Синего Утеса колонии серой цапли проводили в 2015, 2020, 2023 и 2024 гг. как в зимнее, так и в летнее время. Для всех найденных гнезд были взяты координаты с помощью GPS навигатора Garmin (точность позиционирования ± 3,65 м). Фиксировались высота гнезда над землей, вид дерева, на котором располагалось гнездо, их число на дереве (если их было несколько). Также подсчитывались нежилые и упавшие гнезда. Расстояние между гнездами в последующем рассчитывали в программе Google Earth Pro. Фенологию размножения (время вылупления) оценивали по появлению скорлупок под гнездами. Путем обратного отсчета времени насиживания (23–27 дней) [13] рассчитали примерное время начала откладки, что удалось выявить для 2023 г. Плодовитость также оценивали по числу найденных скорлупок яиц. Такой подход ранее был описан в одной из работ В.Н. Рыжановским [14]. Растянutosть размножения оценивали по поздним выводам находящихся в гнездах птенцов, когда основная масса молодых и взрослых птиц уже покинула колонию. В ходе осмотра колонии на земле под гнездами были найдены целые и частично переваренные и разложившиеся рыбы, по которым можно было судить о составе пищи.

Поскольку в колонии отмечалась гибель деревьев – сухостойные и упавшие, что, вероятно, связано с экскреторной деятельностью цапель, мы решили оценить и сравнить уровень кислотности почв в колонии под сухостойными, под живыми покрытыми листьями деревьями (рис. 1) и под деревьями вне колонии. Для исследования влияния гнездования цапли на свойства почв были отобраны образцы гумусово-аккумулятивных горизонтов аллювиальных серогумусовых почв в трех точках обследования, как

описано выше. Образцы объемом около 1 дм³ по 5 образцов в каждой группе отбирались методом конвертов непосредственно под гнездами, находящимися на сухих деревьях, где полностью отсутствовал напочвенный растительный покров (тестовый участок), под гнездами, расположенными на деревьях, сохранивших листву, а напочвенный покров представлен фрагментарными участками угнетенной растительности (промежуточный участок). Наконец, фоновый (контрольный) участок с типичным для данной территории напочвенным покровом был взят под деревьями, не занятыми цаплями.

Для выявления влияния гнездования цапель на свойства поверхностных горизонтов почв были определены следующие показатели: актуальная кислотность почв, гидролитическая кислотность, содержание гумуса, валового фосфора, сумма обменных оснований и степень насыщенности почв основаниями. Перечисленные физико-химические свойства почв исследовали общепринятыми методами [15].

Актуальная кислотность определена посредством потенциометрического метода, в водной и солевой вытяжке. Сумма обменных оснований определена методом Каппена–Гильковица. Содержание гумуса определено методом мокрого сжигания по Тюрину.



Рис. 1. Гнезда на сухостойном (слева) и живом (справа) деревьях
(фото О.Ю. Тютенькова)

[Fig. 1. Nests on dead (left) and living (right) trees. Photo by O.Y. Tutenkov]

Результаты исследования и обсуждение

Целый ряд данных и фактов указывает на то, что численность серой цапли в регионе увеличилась за последние десятилетия, хотя и неравномерно, гораздо больше ее на юге области. Пока не вызывает сомнения ее гнездование в окрестности Томска – в Томском районе, а также в южных районах – Кожевниковском и Шегарском. Встречи молодых цапель в более северных районах могут оказаться фактами послегнездовых перемещений, а не доказательствами гнездования. Тем не менее гнездовой ареал, вероятно, постепенно продвинется дальше к северу. Хотя еще в прошлом веке цапля

встречалась практически по всей области по Оби и ее притокам, однако эти встречи были нерегулярны и редки [16]. Подтверждение этому – отсутствие упоминания серой цапли в обобщающих работах по птицам Приобской южной тайги во второй половине прошлого века [17, 18]. По сравнению с этими данными и особенно данными прошлого века для подтаежных лесов численность серой цапли в подтайге в 2000-е гг. увеличилась примерно в 9 раз [19].

Подтверждением заметного увеличения распространения серой цапли в регионе являются и наши данные о ее пролете и плотности в весенний и летний период. Прилет серой цапли весной у с. Коларово регистрировали в разные годы в значительном по времени интервале (табл. 1): от раннего – 29 марта до позднего – 5 мая, что в целом типично для рано прилетных видов. Средняя дата появления за все годы наших наблюдений – 16 апреля. Однако отмечена четкая тенденция прилета серой цапли все в более ранние сроки. Так, если в 2000-х она прилетала в среднем 24 апреля, то в 2010-е – 12 апреля, а в 2020-е – уже 5 апреля. Достоверность тренда смещения дат прилета по годам подтверждает и показатель корреляции Кендалла ($\tau = 0,61$; $p < 0,05$). При этом четкой и достоверной корреляции прилета с местной температурой воздуха не выявлено (мы попытались выявить связь со среднесуточной температурой последней декады марта, первой половины апреля и всего апреля). Однако если сравнивать средние температуры апреля начиная с 2011 г., то они действительно заметно выше, чем в конце прошлого – начале XXI в. (табл. 1), поэтому связь раннего прилета с температурными параметрами в последние годы все же прослеживается. Еще одной причиной появления цапель в более ранние сроки является их возвращение в место гнездования, к крупной колонии, которой в начале наших наблюдений, возможно, еще не было. Стоит заметить, что после раннего прилета цапель в 2023 г. (в конце марта), вызванного мартовским потеплением, в начале апреля последовало резкое похолодание, и в последующие дни (с 7 по 20 апреля) цапель мы не наблюдали. Возможно, с резким похолоданием и ухудшением погоды (температура понижалась до -20°C , наблюдались сильный ветер и метели) последовала абмиграция птиц в более южные районы.

Что касается интенсивности пролета, то за период с 1998 по 2023 г. как средние показатели, так и максимальные практически не изменились – миграция проходит с низкой интенсивностью, чаще всего пролетают одиночные птицы, реже – группы по 2–5 особей. Суммарно за весну максимально насчитывали пролетающими до нескольких десятков птиц. Это значительно ниже по сравнению с миграцией цапель в некоторых других регионах, например, в Приморье [20], где отмечается массовый пролет и регистрируются сотни и даже тысячи птиц. Очевидно, что это связано с тем, что в районе наших исследований цапля имеет северную границу ареала, поэтому дальнейшее движение на север носит ограниченный характер. Тем не менее миграция регистрировалась и на севере области. Так, прилет серой цапли в Александровском районе в 2003 г. отмечен 13 мая, т.е. на 2 недели позже ее появления на юге региона, однако за всю весну это была единственная

встреча одиночной птицы. Годом ранее в Колпашевском районе и в Парабельском в 2003 г. серую цаплю весной и вовсе не регистрировали. Таким образом, пролет более выражен на юге области. Хотя интенсивность пролета оставалась низкой, показатели плотности серой цапли на водоемах в окр. с. Коларово, где проводились наблюдения, увеличились в настоящее время по сравнению с началом XXI в. в 3–10 раз: средние значения – с 0,2–0,85 до 6,6–9,5 особи/км², а максимальные – с 1,5–11,7 до 23,5–29,6 особи/км². Это также указывает на стабилизацию и увеличение численности цапли на гнездовании на юге региона. В летнее время скопления цапель в районе с. Коларово отмечали с конца июля по сентябрь, когда одновременно на участке концентрировалось несколько десятков птиц. В других районах области летом и осенью по Оби и ее притокам, практически до самого севера, цапли также регистрируются в небольшом числе – одиночно и небольшими группами, в том числе и молодые птицы. Однако это могут быть как летующие, так и совершающие послегнездовые кочевки цапли, но размножавшиеся, вероятно, на юге региона. Никаких доказательств их гнездования севернее широты Томска и Северска нет. Отлет серых цапель на юге области (в районе с. Коларово) регистрируется с конца сентября до первой декады октября (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

**Фенология миграции и сезонной динамики и показатели численности
серой цапли у г. Томска**
[Phenology of migration and seasonal dynamics and abundance indicators
of the Gray heron in Tomsk vicinity]

Год [Year]	При- лет [Date of arrival]	Весенняя миграция [Spring migration]					Летне-осенний период [Summer-autumn period]		
		Сред- няя Т°С апреля [Average April T°C]	Средняя интен- сив- ность, ос./ч [Average intensity of migration, birds/hour]	Макси- мальная интен- сив- ность, ос./ч [Maximum intensity of migration, birds/hour]	Средняя плот- ность, ос./км ² [Average density of bird per 1 km ²]	Макси- мальная плот- ность, ос./км ² [Maximum density of bird per 1 km ²]	Средняя плот- ность, ос./км ² [Average density of bird per 1 km ²]	Макси- мальная плот- ность, ос./км ² [Maximum density of bird per 1 km ²]	Отлет [Departure date]
1998	1.V	–0,8	0,07	1,7	0,4	11,7	3,4	13,5	28.IX
1999	23.IV	0,5	0,12	2,5	0,8	10,3	1,6	3,8	13.IX
2000	24.IV	3,2	0,03	0,7	0,2	1,5	3,7	7,7	3.X
2001	21.IV	1,7	0,09	1,5	0,3	5,9	7,1	17,3	1.X
2002	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	18,7	38,2	22.IX
2003	29.IV	0,3	0,04	0,7	н.д.	н.д.	12,6	30,2	29.IX
2004	24.IV	2,5	0,06	0,7	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
2005	24.IV	2,1	0,20	1,0	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
2009	18.IV	3,8	0,16	1,0	0,8	6,1	н.д.	н.д.	н.д.
2010	5.V	1,4	0,36	1,0	2,0	4,6	н.д.	н.д.	н.д.
2011	16.IV	6,5	0,14	1,0	3,8	19,4	н.д.	н.д.	н.д.
2013	17.IV	3,3	1,16	2,5	8,8	27,2	н.д.	н.д.	н.д.

Год [Year]	При- лет [Date of arri- val]	Весенняя миграция [Spring migration]					Летне-осенний период [Summer-autumn period]		
		Сред- няя T°C апреля [Average April T°C]	Средняя inten- сив- ность, ос./ч [Average intensity of migration, birds/hour]	Макси- мальная inten- сив- ность, ос./ч [Maximum in- tensity of migration, birds/hour]	Средняя плот- ность, ос./км² [Average density of bird per 1 km²]	Макси- мальная плот- ность, ос./км² [Maximum density of bird per 1 km²]	Средняя плот- ность, ос./км² [Average density of bird per 1 km²]	Макси- мальная плот- ность, ос./км² [Maximum density of bird per 1 km²]	Отлет [Depart- ure date]
2020	9.IV	8,5	0,03	0,5	8,5	23,5	н.д.	н.д.	н.д.
2021	3.IV	3,0	н.д.	н.д.	9,5	29,6	13,3	50,0	7.X
2022	12.IV	4,4	0,11	1,7	9,0	29,6	9,3	17,0	20.IX
2023	29.III	-0,3	0,03	0,3	6,6	29,6	н.д.	н.д.	н.д.

Примечание. н.д. – нет данных.

[Note. н.д. - no data available].

О гнездовании серой цапли мы можем судить по единственной обследованной колонии в окрестности с. Коларово. Колония расположена на острове Малый Бихтулин в центральной его части, ближайшей к населенным пунктам Коларово и п. Синий Утес. Удаление колонии от берегов р. Томи составляет примерно 100–150 м. На острове произрастают папоротник, крапива, хмель, шиповник, черемуха, которые создают труднопроходимые заросли. В 2015, 2020 гг. при подсчете гнезд их выявлено около 60. В 2023 и 2024 гг. мы предпринимали попытки более полного подсчета и картирования гнезд с помощью GPS. Всего обнаружено 81 гнездо. Отдельные гнезда располагались как одиночно на отдельно стоящих деревьях, так и совместно от 2 до 4 на одном дереве. Всего гнезда были найдены на 54 деревьях – 51 крупной черемухе и 3 ивах. По одному гнезду было найдено на 38 деревьях, в 9 случаях на дереве было 2 гнезда, в трех случаях – 3 и в четырех – 4 гнезда, в среднем – $1,49 \pm 0,12$ гнезда на дереве. Расстояние между ближайшими гнездами составило минимально – 0,5 м, максимально – 9,7 м, среднее расстояние между гнездами – $4,28 \pm 0,48$ м. Высота расположения гнезд варьировала от 4 до 10 м, в среднем – $7,26 \pm 0,2$ м над землей. Колония существует довольно давно, так как было обнаружено 39 упавших старых гнезд.

В 2023 г. при обследовании колонии 3 июня под многими гнездами обнаружили скорлупки, некоторые из них были подсохшими, т.е. вылупление произошло несколько дней назад. Учитывая длительность насиживания, можно предположить, что откладка яиц начиналась в конце апреля – начале мая. По всей видимости, период размножения может быть довольно растянутым, так как в середине июля большая часть гнезд уже была покинута цаплями, но в части еще находились птенцы размером с половину взрослой птицы. В 2011 г. мы наблюдали у с. Коларово цаплю, летящую с веткой в клюве в сторону острова с колонией 27 мая, что также говорит о позднем начале гнездования у отдельных особей. Поскольку под частью гнезд скорлупы яиц не находили, это могло быть связано с продолжением насиживания у птиц с более поздним началом размножения. Также мы допускаем, что

какая-то часть гнезд являлась нежилой, что точно выявить не удалось. В ряде регионов оценка заселенности гнезд выявляла до 38% нежилых [21] и даже более 50% [3].

Плодовитость оценили по числу скорлупок под гнездами. Число яиц варьировало от 3 до 5 (рис. 2), в среднем $3,91 \pm 0,13$ ($n = 23$). Этот показатель в целом сопоставим с размерами кладки цапель на озере Ханка 3,59–4,07 [20], в Свердловской области – 3,6 [14], но ниже, чем в Рязанской области – 5,1 [22] и Республике Беларусь – 4,46 [23]. Можно добавить, что в других регионах отмечалась более высокая вариабельность размера кладки – от 1–2 до 6 яиц.

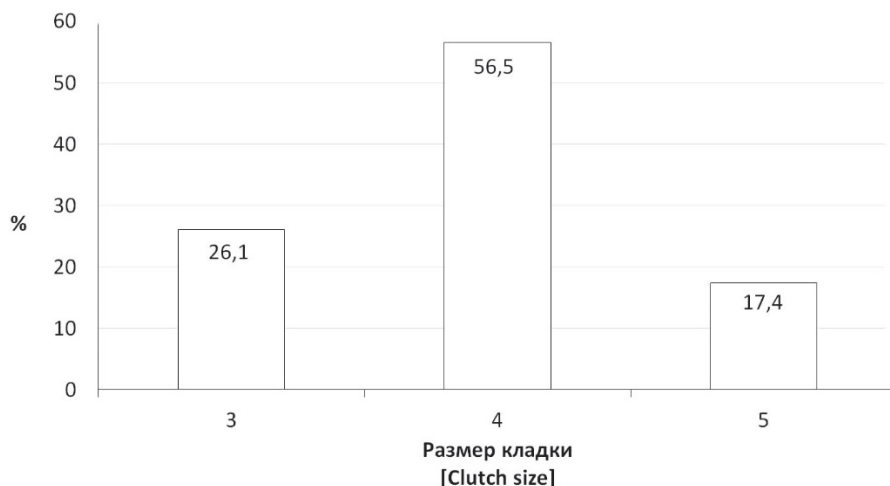


Рис. 2. Число яиц в кладках серой цапли в колонии на р. Томи (2023 г.)
[Fig. 2. Clutch size of Gray heron in the colony on the Tom river (2023)]

В ходе обследования колонии под гнездами кроме скорлупы были найдены перья и единичные скелетные останки цапель, в частности, скелет крыла и крестцовая кость, по-видимому, принадлежащие выпавшим из гнезд молодым птицам в прошлые годы. Случаи выпадения и гибели птенцов либо выкармливания выпавших птенцов довольно широко описаны [24–26]. Масштабы выпадения птенцов в нашей колонии, их причины и судьбу птенцов мы не знаем. Наиболее вероятно, что они становятся добычей барсуков *Meles leucurus* Hodgson, 1847, поселение которых было обнаружено в границах колонии. Когда и как появилось поселение барсука на острове, неизвестно, но высокие берега даже в годы высокого половодья позволяют оставаться острову незатопленным. Возможно, барсуки жили здесь еще до начала гнездования цапель. Их натоптанные тропы встречались повсеместно в районе колонии; очевидно, что кормовые условия, сложившиеся для них здесь, довольно благоприятны. Помимо птенцов, их добычей может становиться выпавшая при кормлении птенцов рыба. Мы находили под гнездами ельца *Leuciscus baicalensis* (Dybowski, 1874) и окуня *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758), один из них упал сверху прямо во время нашего

посещения колонии. Выход из спячки барсука зарегистрирован нами на острове в 20-х числах марта 2024 г. еще по снегу.

В районе колонии мы не наблюдали фактов нападения пернатых хищников на гнезда с яйцами и птенцов, хотя на острове, на некотором удалении от колонии, нами выявлено гнездо коршуна *Milvus migrans* (Boddaert, 1783), численность которого в целом заметно выросла в последние десятилетия на юге региона. О роли этого, а также других хищников в разорении гнезд и нападении на птенцов цапель упомянуто в ряде работ [20, 27, 28]. Вместе с тем нами была зарегистрирована активность крупных чаек, вероятно, барабинской *Larus barabensis* Н. Johansen, 1960 или халея *L. heuglini antelius* Iredale, 1913, которые в конце апреля – начале мая летали над колонией цапель, возможно, садились на их гнезда, однако с чем было связано такое поведение, осталось неясным.

Еще одним примером взаимоотношений между серой цаплей с другими видами птиц является ее вовлечение в миграцию и способствование все более частому появлению в регионе другого вида цапель – большой белой цапли *Casmerodius albus* (J.E. Grey, 1831). Последняя, оставаясь залетной [29], увеличивает частоту регистраций и встречается практически ежегодно на тех же озерах у с. Коларово, где и серая цапля, а также в других районах области. Учитывая, что серая цапля также была в свое время залетной, а теперь стала практически обычным видом, у белой цапли может быть похожая история. В Европейской России факты экспансии и находок белых цапель в колониях серых становятся все более типичны [28, 30, 31].

Целый ряд работ посвящен роли гнездовой деятельности цапли на древостой, напочвенную растительность и почвы [3, 5, 32, 33]. Как правило, спустя какое-то время из-за агрессивного воздействия экскреторной деятельности цапель происходит повышение кислотности почвы, угнетается и погибает растительный покров, в том числе деревья, на которых гнездятся цапли. В результате колония либо перестает существовать, либо меняет местоположение. В связи с тем, что на острове р. Томи в колонии цапель мы также наблюдали значительное число засохших деревьев, а также упавших гнезд, было решено проанализировать образцы почвы на предмет содержания гумуса, кислотности, степени насыщенности основаниями и содержания фосфора на разных участках колонии. Пробы почв взяты под погибшими деревьями, под живыми деревьями, используемыми для гнездования, и на фоновом участке за пределами колонии (табл. 2).

Исследования некоторых свойств поверхностных горизонтов почв позволили пронаблюдать значительное падение величины pH на участках колонии как под уже погибшими деревьями, так и под еще покрытыми листвою. Показано, что на фоновом участке величина pH водной вытяжки находится в диапазоне нейтральной реакции среды, а по мере приближения к местам многолетнего гнездования, максимально измененным экскреторной деятельностью, снижается до кислой реакции, что составляет 4,3 единицы. Подкисление среды обусловлено наличием в помете солей мочевого и минеральных кислот, а также органических соединений, которые в процессе переработки создают условия для формирования кислой среды [34, 35]. Также среди негативных факторов влияния гнездования цапли можно выделить

значительное снижение степени насыщенности почв основаниями. На фоновом участке степень насыщенности почв основаниями является слабонасыщенной, при переходе к месту гнездования и переходному участку этот показатель снижается к уровню ненасыщенных соответственно, что влияет на определение таксономического положения почв на уровне вида.

Таблица 2 [Table 2]

Характеристика почв в колонии серой цапли на р. Томи (Томская область)
[Characteristics of soils in the Grey heron colony on the Tom River (Tomsk Region)]

Участок колонии (взятия образца) [Colony sampling area]	pH(вод) [pH _(H2O)]	pH сол. [pH _(KCl)]	Гумус, % [humus, %]	Сумма обменных оснований мг.-экв. 100 г. почвы [Sum of exchangeable bases mg. - eq. / 100 g]	Степень насыщенности почв основаниями, % [Percentage Exch. Bases in Total Bases.]	Рвал, % [P _{total} , %]
Фон (контроль) [Control area]	6,1	6,0	2,6	21,4	62,8	0,34
Под погибшими деревьями [Under the dead trees]	4,3	4,2	3,6	14,9	46,2	1,24
Под живыми деревьями [Under the nests on the living trees]	4,8	4,6	3,7	13,6	26,7	1,24

Содержание валового фосфора в поверхностных горизонтах исследованных почв имеет весьма завышенные показатели относительно фоновых значений, превышая их в 3,5 раза, что свидетельствует об орнитологическом накоплении фосфора в поверхностных горизонтах как под местом длительного гнездования, так и на некотором удалении от него (промежуточный вариант). Содержание фосфора на фоновом участке соответствует содержанию фосфора в аллювиальных отложениях рек Западной Сибири, что свидетельствует об отсутствии орнитогенного влияния в точке контроля.

Несмотря на негативное влияние гнездования со стороны кислотности, содержание гумуса проявляет обратную динамику, демонстрируя увеличение этого показателя в почвах под гнездованием, составляя порядка 3,6 и 3,7%, что является довольно высоким для почв этих территорий; несмотря на это, произрастание растительности в точках опробования сильно угнетенное, что, по-видимому, в большей мере связано с влиянием кислой среды, а также негативного воздействия со стороны физических свойств почв. Таким образом, хотя и выявлено негативное воздействие жизнедеятельности цапель на почву и растительность, влияние это локальное и в масштабах всего острова, где расположена колония, незначительное. Ввиду

того, что численность серой цапли увеличивается, можно ожидать, что это воздействие может оказаться более значительным в будущем.

Заключение

Проведенный анализ распространения, фенологии, многолетней динамики, гнездовой биологии серой цапли показал, что она достаточно прочно вошла в состав авифауны Томской области и продолжает увеличивать численность и постепенно продвигается в северном направлении, хотя достоверно гнездится лишь на юге области в подзоне подтаежных лесов. Показано, что за последние 25 лет прилет серой цапли у г. Томска сместился на более ранние сроки (примерно на 2 недели) – с третьей декады апреля на первую. Описана довольно крупная колония (порядка 80 пар) в окрестности с. Коларово на острове р. Томи, к которой птицы возвращаются, тогда как на начало XX в. гнездование здесь только начиналось. Гнезда в основном расположены на черемухе, гораздо меньше их на древовидных ивах. Размеры кладки (3,91 яйца) сопоставимы с таковыми на территории Урала и Дальнего Востока, однако меньше по сравнению с размером кладок в Европейской России и Беларуси. Показано, что на острове под колонией цапель существует поселение барсука; пользуясь ситуацией, барсуки кормятся рыбой, которая выпадает из гнезда при кормлении, а также, возможно, птенцами, упавшими из гнезд. Также подтверждено, что экскреторная деятельность цапель отрицательно влияет на свойства почвы, приводя к ее закислению, уменьшению степени насыщенности основаниями и гибели деревьев, на которых расположены гнезда. По сравнению с фоном содержание фосфора в верхних горизонтах почвы под гнездами в 3,5 раза выше. Показатели pH под погибшими деревьями сдвинуты в сторону закисления и примерно в 1,5 раза ниже по сравнению с контролем – 4,3 и 6,1 единиц соответственно. Несмотря на отрицательное воздействие на растительность, это влияние носит локальный характер и пока не приносит значимого ущерба древесной растительности на острове, где расположена колония.

Список источников

1. Красная книга Томской области. Элиста : Процвет, 2023. 580 с.
2. Ардамацкая Т.Б. Серая цапля *Ardea cinerea* Linnaeus, 1758. // Птицы России и сопредельных регионов: Пеликанообразные, Аистообразные, Фламингообразные. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 334–355.
3. Аринина А.В., Антонова О.А. Биоекологическая роль серой цапли (*Ardea cinerea* L., 1758) // Экология и управление природопользованием. Сборник научных трудов Первой всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Томск : Литературное бюро, 2017. Вып. 1. С. 101–103.
4. Макасева Е.И. Крупногнезники (серая цапля *Ardea cinerea*) как фактор изменения экосистемы нагорной дубравы «Лес на ворскле» // Дивногорский сборник: Материалы межрегиональных научных чтений. Пенза : Пензенский государственный университет, 2018. С. 78–83.
5. Богатырев Л.Г., Телеснина В.М., Бенедиктова А.И., Карпунин М.М., Земсков Ф.И., Рыжиков И.С., Розанова М.С., Еремкин Г.С., Давыдов Д.В., Демин В.В. О влиянии гнездовой серых цапель на особенности подстилок и почв в сосновых экосистемах

- Московской области // Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение. 2022. № 3. С. 48–56.
6. Rosbakh S., Hartig F., Sandanov D.V., Bukharova E.V., Miller T.K., Primack, R.B. Siberian plants shift their phenology in response to climate change. *Global Change Biology*. 2021. № 27 (18), PP. 4435–4448.
7. Залесский П.М. Предварительный перечень птиц нижнего течения р. Томи // Вестник Томского орнитологического общества. Кн. 1. Томск, 1921. С. 149–189.
8. Бельшев Б.Ф. Птицы Томской области // *Acta ornithologica*. 1960. Т. 5, № 13. С. 347–365.
9. Миловидов С.П., Миловидов Ю.П. Птицы нижнего течения р. Томи и возможные пути их охраны // Проблемы охраны природы Сибири. Томск : Изд-во ТГУ, 1978. С. 125–143.
10. Юдкин В.А. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 2002. 487 с.
11. Гаврилов Э.И. О количественной характеристике видимых миграций птиц // Материалы Всесоюзной конференции по миграциям птиц. М., 1975. Ч. 1. С. 51–55.
12. Кумари Э.В. Инструкция для изучения миграций птиц. Тарту : АН ЭССР, 1955.
13. Рябцев В.К. Птицы Сибири: справочник-определитель: в 2 т. Москва ; Екатеринбург : Кабинетный ученый, 2014. Т. 1. 438 с.
14. Рыжановский В.Н. К динамике Нейво-рудянской колонии серой цапли // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2013. № 18. С. 94–96.
15. Теория и практика химического анализа почв / под ред. Л.А. Воробьевой. М. : ГЕОС, 2006. 400 с.
16. Гынгазов А.М., Миловидов С.П. Орнитофауна Западно-Сибирской равнины. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1977. 352 с.
17. Адам А.М., Торопов К.В. Птицы южнотаёжной поймы Оби. Томск : Лит. бюро, 2016. 336 с.
18. Ананин А.А. Торопов К.В. Орнитокомплексы южно-таёжной поймы Оби. Новосибирск, 2021. 172 с.
19. Торопов К.В., Бочкарева Е.Н. Птицы подтаёжных лесов Западной Сибири: 30–40 лет спустя. Новосибирск, 2014. 394 с.
20. Шохрин В.П., Глущенко Ю.Н., Тиунов И.М., Коробов Д.В., Маслова И.В. Гнездящиеся птицы Приморского края: серая цапля *Ardea cinerea* // Русский орнитологический журнал. 2021. Т. 30. № 2145. С. 5663–5688.
21. Щелбыкина Л.С., Борисов В.В., Урядова Л.П. Гнездование серой цапли *Ardea cinerea* в Псковской области // Экологические, экономические и социально-культурные предпосылки трансграничного сотрудничества в Балтийском регионе. 2012. С. 178–183.
22. Котюков Ю.В. Колония серой цапли *Ardea cinerea* на озере Шагара (Рязанская междоустье) // Русский орнитологический журнал. 2014. Т. 23, № 1010. С. 1810–1811.
23. Дорофеев А.М. Серая цапля *Ardea cinerea* в Белорусском поозерье // Русский орнитологический журнал. 2020. Т. 29, № 2012. С. 5959–5961.
24. Сапетин Я.В., Галушин В.М. Крупная колония серой цапли // Труды Окского государственного заповедника. М., 1958. С. 168–169.
25. Рыжановский В.Н. Динамика Нейво-рудянской колонии серой цапли *Ardea cinerea* в 2005–2011 годах // Русский орнитологический журнал. 2011. Т. 20, № 698. С. 2095–2099.
26. Дугинцов В.А. Гнездовая колония серой цапли *Ardea cinerea* в агроландшафте юга Зейско-Буреинской равнины // Русский орнитологический журнал. 2019. Т. 28, № 1851. С. 5405–5417.
27. Тарасенко К.В. Новая находка колонии серой цапли *Ardea cinerea* на юге острова Сахалин // Русский орнитологический журнал. 2019. Т. 28, № 1779. С. 2600–2602.
28. Ерёмкин Г.С., Демидова А.Н. Об особенностях распределения и гнездовых биотопах серой цапли в центре европейской части России // Актуальные проблемы охраны птиц России. Махачкала, 2023. С. 101–107.

29. Гашков С.И., Коробицын И.Г., Баздырев А.В., Тютеньков О.Ю., Москвитин С.С. О залётах птиц в Томскую область в XXI веке // Русский орнитологический журнал. 2022. Т. 31, № 2232. С. 4302–4305.
30. Иванчев В.П., Павлов Д.Д., Кугузова О.Р. Динамика колониальных поселений серой (*Ardea cinerea* L.) и большой белой (*Ardea alba* L.) цапель и этапы экспансии большой белой цапли на территории Рязанской и Ярославской областей // Трансформация экосистем. 2019. Т. 2, № 1 (3). С. 103–109.
31. Косенков Г.Л., Фетисов С.А. О гнездовании большой белой *Casmerodius albus* и серой *Ardea cinerea* цапель на озере Вербенка (Островский район Псковской области) // Русский орнитологический журнал. 2019. Т. 28, № 1794. С. 3152–3158.
32. Григорьева Л.Н., Яковлев А.А. Пространственная структура Шомиковской колонии серой цапли // Естественнонаучные исследования в Чувашии. 2016. № 3. С. 58–62.
33. Романов В.В., Шмелева А.С. Территориальное распределение и пространственная организация колоний серой цапли (*Ardea cinerea*) в бассейне реки Клязьмы // Экология речных бассейнов: Труды IX Международной научно-практической конференции. Владимир, 2018. С. 261–267.
34. Иванов А.Н. Скопления морских колониальных птиц как ландшафтообразующий фактор // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2013. № 4. С. 70–78.
35. Кулаков Д.В., Крылов А.В. Влияние птиц на среду обитания // Природа. 2018. № 5. С. 22–31.

References

1. Krasnaya kniga Tomskoj oblasti [Red List of Tomsk region]. Elista: «Procvet»; 2023. 580 p. In Russian.
2. Ardamačkaya T.B. Seraya caplya *Ardea cinerea* Linnaeus, 1758 [Grey heron *Ardea cinerea* Linnaeus, 1758] Pticy Rossii i soprodel'nyh regionov: Pelikanoobraznye, Aistoobraznye, Flamingoobraznye [Birds of Russia and adjacent territories. Pelicaniformes, Ciconiiformes, Phoenicopteriformes] M.: KMK; 2011. pp. 334-355. In Russian
3. Arinina AV, Antonova OA. Biogeocenoticheskaya rol' seroj capli (*Ardea cinerea* L., 1758) [Biocenological role of the Grey heron (*Ardea cinerea* L., 1758)]. In: *Ekologiya i upravlenie prirodnopol'zovaniem* [Ecology and environmental management]. *Proceedings of the First All-Russian scientific and practical conference with international participation*. Tomsk; 2017. pp. 101-103. In Russian.
4. Makaseeva E.I. Krupnognezdniki (seraya caplya *Ardea cinerea*) kak faktor izmeneniya ekosistemy nagornoj dubravy «Les na vorsklye» [Large-nesting birds (Grey Heron *Ardea cinerea*) as a factor in changing the ecosystem of the upland oak grove «Les na Vorkle»] *Divnogorskij sbornik. Trudy muzeya-zapovednika «Divnogor'e»*. *Proceedings of the interregional scientific readings*. 2018. pp. 78-83. In Russian.
5. Bogatyrev LG, Telesnina VM, Benediktova AI, Karpuhin MM, Zemskov FI, Ryzhikov IS, Rozanova MS, Eremkin GS, Davydov DV, Demin VV. O vliyani gnezdovij seryh capel' na osobennosti podstilk i pochv v sosnovyh ekosistemah Moskovskoj oblasti [On the influence of grey heron nesting sites on the characteristics of litter and soils in pine ecosystems of the Moscow region]. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 17: Pochvovedenie*. 2022;3:48-56. In Russian.
6. Rosbakh S, Hartig F, Sandanov DV, Bukharova EV, Miller TK, Primack RB. Siberian plants shift their phenology in response to climate change. *Global Change Biology*. 2021;27(18):4435-4448.
7. Zaleskij P.M. Predvaritel'nyj perechen' ptic nizhnego techeniya r. Tomi [Preliminary list of birds of the lower reaches of the Tom River]. *Vestnik Tomskogo ornitologicheskogo obshchestva*. Book. 1. Tomsk; 1921. pp. 149-189. In Russian.
8. Belyshev B.F. Pticy Tomskoj oblasti [Birds of Tomsk region]. *Acta ornithologica*. 1960;5,13:347-365. In Russian.

9. Milovidov SP., Milovidov YuP. Pticy nizhnego techeniya r. Tomi i vozmozhnye puti ih ohrany [Birds of the lower reaches of the Tom River and possible ways of their protection]. *Problemy ohrany prirody Sibiri*. Tomsk; 1978. pp. 125-143. In Russian.
10. Yudkin VA. Pticy podtaezhnyh lesov Zapadnoj Sibiri [Birds of the subtaiga forests of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka; 2002. 487 p. In Russian.
11. Gavrilov EI. O kolichestvennoj harakteristike vidimyh migracij ptic [On the quantitative characteristics of visible bird migrations]. *Proceedings of the All-Union Conference on Bird Migration*. M.; 1975. Part. 1. pp. 51-55. In Russian.
12. Kumari EV. Instrukciya dlya izucheniya migracij ptic [Bird Migration Study Guide]. Tartu: AS ESSR; 1955. In Russian.
13. Ryabitsev VK. Pticy Sibiri: spravochnik-opredelitel' [Birds of Siberia identification guide] Moskva, Ekaterinburg: Kabinetnyj uchenyj; 2014. V. 1. 438 p. In Russian.
14. Ryzhanovskij VN. K dinamike Nejvo-rudyanskoj kolonii seroj capli [On the dynamics of the Neivo-Rudyans colony of Gray heron]. *Materialy k rasprostraneniyu ptic na Urale, v Priural'e i Zapadnoj Sibiri* [Materials on the distribution of birds in the Urals, the Urals and Western Siberia]. 2013;18:94-96. In Russian.
15. Teoriya i praktika himicheskogo analiza pochv [Theory and practice of chemical analysis of soils]. Vorob'eva LA, editor. M.: GEOS; 2006. 400 p. In Russian.
16. Gyngazov AM, Milovidov SP. Ornitofauna Zapadno-Sibirskoj ravniny [Avifauna of the West Siberian Plain]. Tomsk: Tomsk University Publ.; 1977. 352 p. In Russian.
17. Adam AM, Toropov KV. Pticy yuzhnataezhnoj pojmy Obi [Birds of the southern Taiga floodplain of Ob river]. Tomsk: Lit. byuro; 2016. 336 p. In Russian.
18. Ananin AA, Toropov KV. Ornitokompleksy yuzhno-tayozhnoj pojmy Obi [Bird complexes of the southern taiga floodplain of the Ob]. Novosibirsk; 2021. 172 p. In Russian.
19. Toropov KV, Bochkareva EN. Pticy podtayozhnyh lesov Zapadnoj Sibiri: 30-40 let spustya [Birds of the subtaiga forests of Western Siberia: 30-40 years later]. Novosibirsk; 2014. 394 p. In Russian.
20. Shohrin VP, Glushchenko YuN, Tiunov IM, Korobov DV., Maslova IV. Gnezdyashchiesya pticy Primorskogo kraja: ceraya caplya Ardea cinerea [Breeding birds of Primorsky Krai: Grey Heron *Ardea cinerea*] *The Russian Journal of Ornithology*. 2021;30(2145):5663-5688. In Russian.
21. Shcheblykina LS, Borisov VV, Uryadova LP. Gnezdovanie seroj capli Ardea cinerea v Pskovskoj oblasti [Nesting of Grey heron in Pskov region] *Ekologicheskie, ekonomicheskie i social'no-kul'turnye predposylki transgranichnogo sotrudnichestva v Baltijskom regione*. [Ecological, economic and socio-cultural prerequisites for cross-border cooperation in the Baltic region]. 2012. pp. 178-183. In Russian.
22. Kotyukov YuV. Koloniya seroj capli Ardea cinerea na ozere Shagara (Ryazanskaya meshchya) [Colony of grey heron *Ardea cinerea* on Lake Shagara (Ryazan Meshchera)]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2014;23(1010):1810-1811. In Russian.
23. Dorofeev AM. Seraya caplya Ardea cinerea v Belorusskom poozer'e [Grey Heron *Ardea cinerea* in the Belarusian Lake District]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2020;29(2012):5959-5961. In Russian.
24. Sapetin YaV, Galushin VM. Krupnaya koloniya seroj capli [A large colony of grey herons]. In: *Trudy Okskogo gosudarstvennogo zapovednika*. [Proceedings of Oka State Reserve]. Moskva; 1958. pp. 168-169. In Russian.
25. Ryzhanovskij VN. Dinamika Nejvo-rudyanskoj kolonii seroj capli Ardea cinerea v 2005-2011 godah [Dynamics of the Neivo-Rudyans colony of the grey heron *Ardea cinerea* in 2005-2011] *The Russian Journal of Ornithology*. 2011;20(698):2095-2099. In Russian.
26. Duginov VA. Gnezdovaya koloniya seroj capli Ardea cinerea v agrolandshafte yuga Zejsko-bureinskoj ravniny [Nesting colony of the grey heron *Ardea cinerea* in the agricultural landscape of the southern Zeya-Bureya plain]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2019;28(1851):5405-5417. In Russian.

27. Tarasenko KV. Novaya nahodka kolonii seroj capli *Ardea cinerea* na yuge ostrova Sahalin [New discovery of a colony of grey heron *Ardea cinerea* in the south of Sakhalin Island]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2019;28(1779):2600-2602. In Russian.
28. Eryomkin GS, Demidova AN. Ob osobennostyah raspredeleniya i gnezdovykh biotopakh seroj capli v centre evropejskoj chasti Rossii [On the distribution features and nesting biotopes of the grey heron in the central European part of Russia] *Aktual'nye problemy ohrany ptic Rossii*. [Actual problems of bird conservation in Russia]. Mahachkala, 2023. pp. 101-107. In Russian.
29. Gashkov SI, Korobitsyn IG, Bazdyrev AV, Tyuten'kov OY, Moskvitin SS. O zalyotah ptic v Tomskuyu oblast' v XXI veke [On the visitations of birds in Tomsk region in XXI century]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2022;31(2232):4302-4305. In Russian.
30. Ivanchev VP, Pavlov DD, Kutuzova OR. Dinamika kolonial'nykh poselenij seroj (*Ardea cinerea* L.) i bol'shoj beloju (*Ardea alba* L.) capel' i etapy ekspansii bol'shoj beloju capli na territorii Ryazanskoj i Yaroslavskoj oblastej [Dynamics of colonial settlements of grey (*Ardea cinerea* L.) and great white (*Ardea alba* L.) herons and stages of expansion of the great white heron in the Ryazan and Yaroslavl regions] *Ecosystem transformation*. 2019;2(1):103-109. In Russian.
31. Kosenkov GL, Fetisov SA. O gnezdovanii bol'shoj beloju Casmerodius albus i seroj *Ardea cinerea* capel' na ozere Verbenka (Ostrovskij rajon Pskovskoj oblasti). [About nesting of great white herons *Casmerodius albus* and grey herons *Ardea cinerea* on Lake Verbenka (Ostrovsky district of Pskov region)]. *The Russian Journal of Ornithology* 2019;28(1794):3152-3158. In Russian.
32. Grigor'eva LN, Yakovlev AA. Prostranstvennaya struktura SHomikovskoj kolonii seroj capli [Spatial structure of the Shomikovsky colony of Gray heron]. In: *Estestvennonauchnye issledovaniya v Chuvashii*. 2016;3:58-62. In Russian.
33. Romanov VV, Shmeleva AS. Territorial'noe raspredelenie i prostranstvennaya organizaciya kolonij seroj capli (*Ardea cinerea*) v bassejne reki Klyaz'my [Territorial distribution and spatial organization of colonies of the Gray heron (*Ardea cinerea*) in the Klyazma River basin] In: *Ekologiya rechnykh bassejnov. Trudy IX Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoj konferencii*. [Ecology of river basins. Proceedings of the IX International scientific and practical conference]. Vladimir, 2018. pp. 261-267. In Russian.
34. Ivanov AN. Skopleniya morskikh kolonial'nykh ptic kak landshaftoobrazuyushchij factor [Congregations of colonial seabirds as a landscape-forming factor]. *Izvestiya Rossijskoj akademii nauk. Seriya geograficheskaya*. 2013;4:70-78. In Russian.
35. Kulakov DV, Krylov AV. Vliyanie ptic na sredu obitaniya [The influence of birds on the habitat]. *Priroda*. 2018;5:22-31. In Russian.

Информация об авторах:

Коробицын Игорь Геннадьевич, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биологии и почвоведения, доцент кафедры зоологии позвоночных и экологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7709-3004>

E-mail: rozenpom@mail.ru

Тютеньков Олег Юрьевич, ученый секретарь Северского природного парка (Северск, Россия), инженер научно-производственной лаборатории инженерных изысканий и технологий природопользования Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0878-3890>

E-mail: tutenkov@mail.ru

Крицков Иван Викторович, м.н.с. лаборатории биогеохимических и дистанционных методов мониторинга окружающей среды, ассистент кафедры почвоведения и экологии почв Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8818-0496>

E-mail: krickov_ivan@mail.ru

Мальдонадо Мальдонадо Денис Даянара, студентка кафедры зоологии позвоночных и экологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: saury9855@gmail.com

Кожомина Дарья Алексеевна, студентка кафедры почвоведения и экологии почв Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: kozhomina2001@yandex.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Igor G. Korobitsyn, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Biology and soil science, associate professor of Department of Vertebrate zoology and ecology. National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7709-3004>

E-mail: rozenpom@mail.ru

Oleg Y. Tutenkov, scientific secretary of Seversk nature park (Seversk, Russian Federation), engineer of Research and Production Laboratory of Engineering Surveys and Environmental Technologies. National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0878-3890>

E-mail: tutenkov@mail.ru

Ivan V. Krickov, junior researcher, Laboratory of Biogeochemical and Remote Sensing Methods of Environmental Monitoring (BIO-GEO-CLIM Laboratory), assistant professor of Department of Soil Science and Soil Ecology. National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8818-0496>

E-mail: krickov_ivan@mail.ru

Denis D.M. Maldonado, student of Department of Vertebrate zoology and Ecology. National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: saury9855@gmail.com

Daria A. Kozhomina, student of Department of Soil Science and Soil Ecology. National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0005-6976-8952>

E-mail: kozhomina2001@yandex.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 25.07.2024;
одобрена после рецензирования 21.11.2024; принята к публикации 28.12.2024.*

*The article was submitted 25.07.2024;
approved after reviewing 21.11.2024; accepted for publication 28.12.2024.*

Научная статья
УДК 599.742.21: 591.58
doi: 10.17223/19988591/68/6

Маркировочное поведение и сезонность его проявления у бурых медведей на Дальнем Востоке России

Иван Владимирович Серёдкин¹, Юрий Константинович Петруненко²,
Светлана Викторовна Сутырина³

^{1, 2} Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток, Россия

³ Сихотэ-Алинский государственный заповедник, Терней, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0003-4054-9236>, seryodkinivan@inbox.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-8784-9845>, yurbarius@gmail.com

³ sikhote-boss@mail.ru

Аннотация. Маркировочное поведение играет важную роль в коммуникации бурых медведей (*Ursus arctos* L.) и формировании пространственной структуры их популяций. С целью изучения региональных особенностей маркировочного поведения животных и сезонности сигнального мечения с помощью фотоловушек вели наблюдение у 32 маркировочных деревьев в течение 3 562 ловушко-суток в 2013–2020 гг. на Среднем Сихотэ-Алине и у трех меченых деревьев в течение 539 ловушко-суток в 2011–2012 гг. на Восточном Сахалине. Проанализировано 362 подхода к деревьям бурых медведей. Обнюхивание меток продолжалось до 51 с и встречалось в поведении медведей чаще, чем их нанесение. Из актов маркировочного поведения чесание о дерево являлось наиболее распространенным и продолжительным (в среднем 15,7 с на Сихотэ-Алине и 10,9 с на Сахалине). Поведение животных при маркировании деревьев носило индивидуальный характер. Наиболее разнообразный репертуар маркировочного поведения проявляли взрослые самцы летом во время гона, когда пространственная регуляция особей в популяции наиболее актуальна. На Сихотэ-Алине и Сахалине наблюдались сходные тенденции в маркировочном поведении и сезонности его проявления у бурых медведей.

Ключевые слова: маркировочная деятельность, маркировочное дерево, сигнальная метка, внутривидовые отношения, поведение животных, *Ursus arctos*

Для цитирования: Серёдкин И.В., Петруненко Ю.К., Сутырина С.В. Маркировочное поведение и сезонность его проявления у бурых медведей на Дальнем Востоке России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 68. С. 109–125. doi: 10.17223/19988591/68/6

Original article
doi: 10.17223/19988591/68/6

Brown bears marking behavior and its seasonality in the Russian Far East

Ivan V. Seryodkin¹, Yuriy K. Petrunenko², Svetlana V. Soutyrina³

^{1, 2} Pacific Geographical Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Science,
Vladivostok, Russian Federation

³ Sikhote-Alin State Reserve, Terney, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0003-4054-9236>, seryodkinivan@inbox.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-8784-9845>, yurbarius@gmail.com

³ sikhote-science@mail.ru

Summary. Marking behavior is playing an important role in indirect communication of animals, which performs a number of functions at the population level, including distribution of individuals in space, interaction of sexual partners, establishment of a group hierarchy, decreasing the likelihood of direct encounters between competing individuals, and affects animals movement and home ranges use. Brown bears (*Ursus arctos* L.) through the marking activity leave marks on trees (rubbing, debarking and bites), pedal marks on the ground (holes made by rotational movements of the limbs) and urinate. Knowledge of animals social behavior and understanding of their communication systems is useful to specialists in the brown bear populations management.

Studies were carried out in two regions of the Russian Far East: in the Middle Sikhote-Alin (44°50'-45°55'N, 136°01'-137°37'E.) and in Eastern Sakhalin (50°36'-50°37'N, 143°41'-143°42'E). We used photo and video recording with camera traps next to 32 marking trees in Sikhote-Alin in 2013-2020 and three trees on Sakhalin in 2011-2012 to study brown bears marking behavior (Bushnell Trophy Cam HD, Reconyx PC900, and Seelock Spromise S308) during the non-denning period for animals (March-November). For each bears pass we collected information about date, age and sex of individuals (when it was possible to determine), the number of individuals in the group and its composition; we also described the behavior with the chronology and duration of individual acts of marking activity. We distinguished following acts of bears behavior: passing by a tree without sniffing and marking it, sniffing the trunk or soil under the tree, rubbing on the trunk, biting and debarking, pedal marking, and urinating. In the Middle Sikhote-Alin we collected information during 3562 trap-days and registered 117 brown bears passes. In Eastern Sakhalin we recorded 245 passes of brown bears over 539 trap-days (See Table 1).

Bears receive information from marking objects through sniffing. We observed sniffing of marking objects by bears 167 times. Animals sniffed the trunk more often (in 92.0 and 82.5% of cases in Sikhote-Alin and Sakhalin, respectively), and not so often - the soil under the tree. An average duration of trunk sniffing for bears in two regions was 2.8-8.0 sec, with a maximum of 51 sec (See Table 2, 3). Bears sniffed the trunk, mostly standing on four legs, less often while standing on their hind legs, leaning with their front legs against a tree. Animals sniffed both the trunk and the soil below, since the smell is located on the tree itself (remains after rubbing) and under it (the result of urination and pedal-marking).

Marking behavior of bears was registered 79 times. In all cases animals were rubbing against the trunk. In addition, in Sikhote-Alin, in 5.9% of cases, the bears were biting the bark, in 3.9% they the debarking a tree with their claws, in at least 9.8% they performed urination, and in at least 5.9% they left pedal marks. At least twice on Sakhalin bears urinated and at least twice they left pedal marks. In average bears were staying near a tree during marking for 39.0 sec (max = 151 sec) in Sikhote-Alin and for 15.4 sec (max = 37 sec) in Sakhalin. The longest bear rubbing on a tree lasted 54 seconds (See Table 2). Most often animals rubbed their backs, necks, and heads against the trunk, standing on their hind legs with their backs to the tree (See Fig. 1). Less often, bears rubbed their sides and necks on the trunk, standing on four legs. The rubbing contains information about the individual smell of the bear. The characteristic posture during rubbing is explained by the presence of glands on the back of the brown bears body, the secrets of which are applied to the tree. Debarking, bites, pedal marks and urine marking are less common but significant signal signs left by bears and acting on the visual, olfactory and tactile analyzers of their relatives.

Marking activity is typical for all sex and age groups of bears, including cubs of the first year of life. However, most of the marking behavior observed in adult males, which

is similar to the observations of bears in other regions. Females and juveniles most often rub on trees after sniffing. Urination was observed for animals of both sexes, in contrast to the trunk biting, debarking, and pedal marking, which were recorded only for adult males. Bears are characterized by individual features of the marking repertoire.

The marking behavior of brown bears in the study area observed during the entire non-denning period, but more often from May to August. Thus, the exacerbation of social activity through signal marking in bears occurs during the mating season in the Russian Far East, as well as in other regions. Communications through marking during the rutting period can influence the process of reproduction, allow animals to meet a sexual partner, and contribute to the participation of the healthiest and strongest males in mating. This explains the similar seasonal trends for bears in marking behavior in both study regions (See Fig. 2). An exacerbation of bears marking activity was also observed during hyperphagia by salmon in spawning grounds, which is associated with the indirect interaction of animals in places of their concentration and the establishment of a hierarchy in temporary groups.

The paper contains 2 Figures, 3 Tables, 33 References.

Keywords: marking activity, marking tree, signal marking, intraspecific relations, animal behavior, *Ursus arctos*

For citation: Seryodkin IV, Petrunenko YK, Soutyrina SV. Brown bears marking behavior and its seasonality in the Russian Far East. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;68:109-125. doi: 10.17223/19988591/68/6

Введение

Во внутривидовых взаимоотношениях и формировании пространственной структуры популяций большое значение имеет опосредованная коммуникация животных, осуществляемая посредством маркировочного поведения [1, 2]. Знания социального поведения животных и понимание их коммуникативных систем полезны специалистам в управлении популяциями.

У бурых медведей (*Ursus arctos* L.) маркировочное поведение проявляется на всем ареале и выражается в маркировочной деятельности – мечении деревьев и других объектов [3–5]. Опосредованная коммуникация с помощью ольфакторных, визуальных и тактильных сигналов несет функции увеличения вероятности встречи половых партнеров, установления иерархии в группировке особей, понижает вероятность прямых столкновений животных, влияет на перемещения медведей и формирование их участков обитания [3, 4, 6]. Информационная связь между особями состоит из действий донора – деятельность, связанная с оставлением информации (маркировочная), и действий реципиента – деятельность, связанная с восприятием информации [7].

Деятельность бурых медведей при маркировании (действия донора) чаще всего включает мечение деревьев (чесание, закусывание и задирание когтями ствола), оставление следовых меток (продавливание вращательными движениями конечностей лунок в грунте) и уринацию [3, 8–11]. Действие реципиента представлено обследованием и обнюхиванием сигнальных меток.

Традиционно изучение проявлений маркировочного поведения бурых медведей ограничивалось в основном описанием сигнальных меток и объектов, на которых они оставлены [4, 9, 12–14]. Реже исследователям удавалось

проводить визуальные наблюдения за действиями медведей при маркировании [10, 15]. Использование фотоловушек в последнее десятилетие предоставило возможность более полноценно отслеживать маркировочное поведение медведей разных половозрастных групп в разные сезоны [5, 6, 16, 17].

Целью данного исследования являлось изучение региональных особенностей маркировочного поведения бурых медведей на Дальнем Востоке России с помощью фотоловушек, включая выявление продолжительности разных актов маркировочной деятельности и их соотношения, описание поведения и последовательности действий медведей при маркировании, оценка половозрастных отличий в поведении животных, выявление тенденций в сезонности маркировочной деятельности медведей.

Материалы и методики исследования

Наблюдения за проявлениями маркировочного поведения бурых медведей проводились на Среднем Сихотэ-Алине (44°50'–45°55' с.ш., 136°01'–137°37' в.д.) и на Восточном Сахалине (50°36'–50°37' с.ш., 143°41'–143°42' в.д.). Во внеберложный для животных период (март – ноябрь) устанавливали фотоловушки, направленные на маркировочные деревья. Выбор маркировочных деревьев для наблюдения обусловлен двумя факторами: наличием неединичных следов маркировки медведей текущего года и прошлых лет, а также удобством для периодического посещения мест установки фотоловушек наблюдателями. Вопросы выбора бурыми медведями на Сихотэ-Алине и Сахалине деревьев для мечения обсуждались в предыдущих публикациях [13, 18].

На Сихотэ-Алине в бассейнах рек Серебрянка, Джигитовка, Амгу и Колумбе наблюдения с помощью фотоловушек проводили в 2013–2020 гг. у 32 маркировочных деревьев, которые представлены 11 лиственницами Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr), шестью пихтами почкочешуйными (*Abies nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) Maxim.), пятью соснами корейскими (*Pinus koraiensis* Siebold & Zucc.), тремя елями аянскими (*Picea ajanensis* (Siebold & Zucc.) Carrière), двумя березами ребристыми (*Betula costata* Trautv.) и по одному экземпляру березой плосколистной (*Betula platyphylla* Sukaczew), тополем дрожащим (*Populus tremula* L.), дубом монгольским (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.), кленом мелколистным (*Acer mono* Maxim.) и ильмом японским (*Ulmus japonica* (Rehder), Sarg.). Все маркировочные деревья располагались в поймах и на террасах на звериных тропах, пролегающих вдоль рек. Каждое из деревьев интенсивно маркировалось животными, поскольку имело одновременно обтертости, сидры и закусы медведей [13]. Использовали фотоловушки моделей Bushnell Trophy Cam HD, Reconyx PC900 и Seelock Spromise S308.

На Сахалине использовали две фотоловушки Bushnell Trophy Cam HD. Первую установили на тропе у пихты сахалинской (*Abies sachalinensis* (F. Schmidt) Mast.) на террасе р. Венгери. Она функционировала с июля по октябрь 2011 г. и с мая по ноябрь 2012 г. Вторая фотоловушка, направленная на две расположенные в 3 м друг от друга на тропе пихты сахалинские, маркируемые медведями, находилась на приморской террасе в 1 км севернее

устья р. Венгери; она функционировала с июля по октябрь 2011 г. и с мая по октябрь 2012 г.

Фотоловушки срабатывали на движение и настраивались на серию из трех фотографий или на видео, продолжительностью 10–60 с с интервалами между сериями срабатываний от 1 до 10 с. Проходом считали фото- или видеорегистрацию одной особи или группы бурых медведей в течение их непрерывного пребывания вблизи маркировочного дерева. Для каждого прохода отмечали дату, оценочный возраст (медвежата – до 2 лет, молодые – 2–4 года, взрослые – более 4 лет) и пол особей (когда можно определить), количество особей при наличии группы и ее характер (самка с медвежатами, временная группа); описывали поведение с хронологией и продолжительностью отдельных актов маркировочной деятельности (когда это возможно). Выделяли следующие акты поведения медведей: прохождение мимо дерева без его обнюхивания и маркирования, обнюхивание ствола или грунта под деревом, чесание о ствол, закусывание и задиранье ствола, нанесение следовых меток и уринацию.

На Среднем Сихотэ-Алине эффективная регистрация животных, когда фотоловушки исправно работали, осуществлялась в течение 3 562 ловушко-суток. За это время отметили 117 проходов бурых медведей. На Восточном Сахалине за 539 ловушко-суток зарегистрировали 245 проходов бурых медведей (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

Показатели посещения бурыми медведями маркировочных деревьев, полученные с помощью фотоловушек на Среднем Сихотэ-Алине и Восточном Сахалине
[Rate of brown bear marking trees visits from camera traps data in Middle Sikhote-Alin and Eastern Sakhalin]

Месяц [Month]	Ловушко- сутки [Trap-days]		Количество проходов [Number of passes]		Суток на проход* [Days per pass*]		Мечение**, раз [Marking, times]		Обнюхива- ние**, раз [Sniffing, times]	
	ССА	ВС	ССА	ВС	ССА	ВС	ССА	ВС	ССА	ВС
Март [March]	308	0	6	–	51,3	–	0	–	3	–
Апрель [April]	335	0	11	–	30,5	–	6	–	8	–
Май [May]	338	6	11	1	30,7	6,0	7	0	9	0
Июнь [June]	257	47	8	30	32,1	1,6	6	5	8	11
Июль [July]	257	134	10	138	25,7	1,0	6	14	9	44
Август [August]	424	112	11	36	38,5	3,1	7	3	10	13
Сентябрь [September]	709	147	29	29	24,4	5,1	13	4	20	10
Октябрь [October]	472	77	28	11	16,9	7,0	6	2	18	2
Ноябрь [November]	462	16	3	0	154,0	–	0	0	2	0

Примечание. ССА – Средний Сихотэ-Алинь, ВС – Восточный Сахалин; данные по месяцам объединены за весь период исследования (2011–2020 гг.); * суток на проход – отношение количества ловушко-суток к количеству проходов медведей; ** все акты мечения или обнюхивания в течение одного прохода медведя учитываются только один раз.

[Note. CCA - Middle Sikhote-Alin, BC - Eastern Sakhalin; data by month are combined for the entire study period (2011-2020); *days per pass is the ratio of the number of trap-days to the number of bear passages; **all acts of marking or sniffing during one bear pass are counted only once].

Так как данные, полученные с помощью фотоловушек, согласно тесту Шапиро–Уилка оказались нормально распределены ($W = 0,71232-0,95406$; $p > 0,05$), для оценки взаимосвязи переменных использовали коэффициент корреляции Пирсона [19] с 95%-ным доверительным интервалом (95% CI). Для попарного сравнения данных использовали точный тест Фишера [20], так как он является более предпочтительным, чем критерий согласия Пирсона, когда хотя бы одно из значений выборки не превышает 5 [21, 22].

Статистический анализ данных проводили в программе R (ver. 3.5.2).

Результаты исследования

Средний Сихотэ-Алинь. Процесс обнюхивания медведями маркировочных объектов с помощью фотоловушек установили в 87 случаях (из 117 проходов). Чаще животные обнюхивали ствол (в 92,0% случаев обнюхивания), реже – грунт под деревом (25,3%). Средняя продолжительность обнюхивания ствола составила 8,0 с (1–51 с, $SD = 11,3$ с, $n = 44$) (табл. 2). Медведи обнюхивали ствол в основном стоя на четырех лапах (в 91,3% случаев обнюхивания ствола, $n = 80$), реже – стоя на задних лапах, опираясь передними о дерево (15,0%) и в одном случае сидя (1,3%).

Таблица 2 [Table 2]

Продолжительность актов обнюхивания объекта и чесания о дерево в процессе маркировочной деятельности бурых медведей на Среднем Сихотэ-Алине
[Duration of acts of sniffing an object and rubbing against a tree in the process of marking activity of brown bears in the Middle Sikhote-Alin]

Возраст и пол медведя [Age and sex of the bear]	Продолжительность поведенческого акта, с [Duration of behavioral act, sec] Среднее значение (минимум–максимум); n – количество замеров [Average value (minimum-maximum); n - number of measurements]		
	Обнюхивание дерева [Sniffing a tree]	Обнюхивание грунта под деревом [Sniffing the soil under a tree]	Чесание о дерево [Rubbing against a tree]
Взрослые самцы [Adult males]	7,1 (1–32); $n = 37$	19,3 (2–100); $n = 10$	16,4 (3–54); $n = 29$
Взрослые самки [Adult females]	5,0; $n = 1$	–	12,7 (5–23); $n = 3$
Молодые самцы [Young males]	–	–	21,0 (13–29); $n = 2$
Возраст и пол не известен [Age and sex unknown]	14,2 (2–51); $n = 6$	24,7 (4–42); $n = 3$	9,8 (2–16); $n = 4$
Все медведи без учета возраста и пола [All bears regardless of age and sex]	8,0 (1–51); $n = 44$	20,5 (2–100); $n = 13$	15,7 (2–54); $n = 38$

Маркировочное поведение медведей проявлялось в 51 случае подходов к деревьям. Из них в 100% случаев животные чесались о ствол, в трех случаях (5,9%) делали закусы, в двух – задирали кору когтями (3,9%), как минимум в пяти (9,8%) – оставляли мочевые метки и как минимум в трех (5,9%) – наносили следовые метки. Средняя продолжительность пребывания медведей у дерева при мечении составила 39,0 с (6–151 с, $SD = 31,9$ с, $n = 42$).

Акт чесания длился в среднем 15,7 с (2–54 с, $SD = 12,8$ с, $n = 38$) (см. табл. 2). При самом распространенном способе чесания (в 96,1% случаев чесания) животные терлись о ствол спиной, шеей и головой, стоя на задних лапах спиной к дереву (рис. 1). При этом они совершали вертикальные движения с приседанием, горизонтальные или волнообразные движения. В отдельных случаях медведи чесались о ствол боком, шеей или головой, стоя на четырех лапах (4 раза из 51); спиной, сидя на земле (2 раза из 51) и шеей, стоя на задних лапах брюхом к стволу (1 раз из 51).



Рис. 1. Чесание взрослого самца бурого медведя о ствол маркировочного дерева (*Populus tremula*) на Среднем Сихотэ-Алине (бассейн р. Колумбе). Фото сделано при помощи фотоловушки Reconyx PC900 ранним утром 22 апреля 2016 г.

[Fig. 1. An adult male brown bear rubbing on the trunk of a marking tree (*Populus tremula*) in the Middle Sikhote-Alin (Kolumbe river basin). Photo from Reconyx PC900 camera trap (early morning of April 22, 2016)]

При закусывании и задирании коры деревьев медведи во всех случаях стояли на задних лапах. Два раза животные сделали единичные закусы, стоя спиной к стволу и развернув голову. В одном случае медведь в течение 24 с закусывал ствол, стоя брюхом к стволу. Задирая кору, в обоих случаях медведи также стояли спиной к дереву и заносили лапу вверх и назад.

Мочевые метки у маркировочных деревьев 4 раза медведи оставляли во время чесания о ствол спиной, стоя на задних лапах. Одна самка выделяла мочу во время обнюхивания дерева, стоя на четырех лапах. Во всех трех случаях следовые метки животные оставляли, когда уходили от маркировочных деревьев.

Набор и последовательность поведенческих актов во время пребывания медведей у маркировочных деревьев различались. Наиболее полный репертуар взрослого самца (1 апреля, продолжительность 58 с) состоял из следующих последовательных актов: обнюхивание ствола, чесание боком на четырех лапах, чесание спиной на задних лапах, закусывание ствола и задирание коры когтями на задних лапах, обнюхивание субстрата под деревом. Другой взрослый самец после обнюхивания ствола чесался шеей, стоя на задних лапах брюхом к дереву, затем чесался боком на четырех лапах, спиной на задних лапах, шеей на четырех лапах и удалился от дерева, оставляя следовые метки. Происходило это 15 сентября в течение 151 с.

Из животных, для которых отмечено маркировочное поведение, 39 особей (76,5%) являлись взрослыми самцами, три (5,9%) – молодыми самцами, три (5,9%) – взрослыми самками, и для шести особей (11,8%) пол не определен, но при этом они не являются медвежатами. Все три взрослые самки при маркировании чесались о ствол спиной, стоя на задних лапах. Одна из самок также пометила субстрат под деревом мочой. Одна самка имела медвежонка первого года жизни, который непродолжительное время терся о ствол, стоя на четырех лапах. Все случаи закусывания и задирания коры, а также нанесения следовых меток отмечены только для взрослых самцов.

Частота появления бурых медведей у маркировочных деревьев по месяцам значительно варьировала (см. табл. 1). Реже всего медведи посещали эти объекты в ноябре и чаще всего – в октябре (154,0 и 16,9 суток на один проход соответственно).

В течение всего внеберложного периода имелась связь между обнюхиванием маркировочных деревьев и их мечением медведями. На Сихотэ-Алине наблюдались сходные тенденции изменения показателей проявления актов обнюхивания и мечения маркировочных деревьев по месяцам (рис. 2). Максимальный процент проходов медведей как с обнюхиванием деревьев, так и их мечением приходился на июнь. Весной (март–апрель) и осенью (сентябрь–ноябрь) оба показателя оказались меньше относительно летнего периода. Сезонная связь между использованием медведями актов обнюхивания и мечения подтверждается достоверной положительной корреляцией между процентами проходов животных с обнюхиванием и мечением по месяцам ($r = 0,92$; 95% CI 0,64–0,98; $t = 6,02$; $df = 7$; $p < 0,001$).

Фотоловушки, установленные у маркировочных деревьев, зарегистрировали их мечение млекопитающими других видов: гималайскими медведями (*Ursus thibetanus* G. [Baron] Cuvier), тиграми (*Panthera tigris* (L.)), евразийскими рысями (*Lynx lynx* (L.)), лисицами (*Vulpes vulpes* (L.)), енотовидными собаками (*Nyctereutes procyonoides* (J. E. Gray)), харзами (*Martes flavigula* (Boddaert)), соболями (*M. zibellina* (L.)) и кабаном (*Sus scrofa* L.).

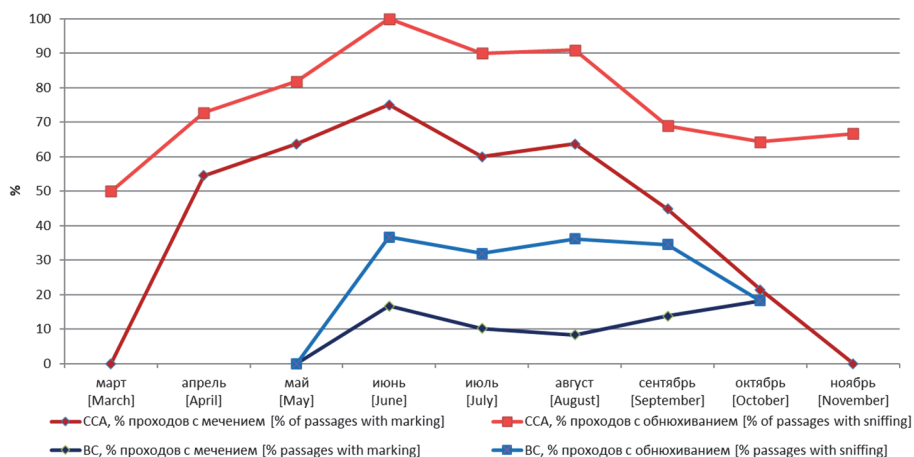


Рис. 2. Сезонные показатели проявления актов обнюхивания и мечения маркировочных деревьев бурыми медведями на Среднем Сихотэ-Алине (ССА) и Восточном Сахалине (ВС). Процент проходов с мечением или обнюхиванием рассчитывали от общего числа проходов медведей, зарегистрированных в конкретный месяц наблюдения [Fig. 2. Seasonal rates of marking trees sniffing and marking by brown bears in the Middle Sikhote-Alin (CCA) and Eastern Sakhalin (BC). The percentage of passes with marking or sniffing was calculated from the total number of bear passes recorded in a particular month of observation]

Восточный Сахалин. В 80 случаях (из 245 проходов) фотоловушки зафиксировали процесс обнюхивания медведями маркировочных объектов. В 82,5% случаев животные обнюхивали ствол дерева, в 23,8% – грунт под деревом. Среднее время обнюхивания ствола составило 2,8 с (1–14 с, $SD = 3,0$ с, $n = 35$), грунт у дерева животные обнюхивали до 7 с (табл. 3). Медведи обнюхивали ствол, в основном стоя на четырех лапах (в 98,5% случаев обнюхивания ствола, $n = 66$), реже – стоя на задних лапах, опираясь передними о дерево (4,5%).

С помощью фотоловушек в 28 случаях отмечено маркировочное поведение медведей. Каждый раз животные чесались о ствол. Кроме того, как минимум в двух случаях медведи оставляли мочевые метки и еще как минимум в двух – наносили следовые метки. Средняя продолжительность пребывания медведей у дерева при мечении составила 15,4 с (3–37 с, $SD = 9,6$ с, $n = 20$).

Чесание продолжалось в среднем 10,9 с (1–37 с, $SD = 8,8$ с, $n = 24$) (см. табл. 3). Чаще всего (в 78,6% случаев чесания) животные терлись о ствол спиной, шеей и головой, стоя на задних лапах спиной к дереву. Реже (в 25% случаев чесания) медведи чесались о ствол боком и шеей, стоя на четырех лапах. В двух случаях животные терлись шеей и головой, стоя на задних лапах брюхом к стволу.

Мочевые метки у маркировочных деревьев в обоих случаях оставляли самцы (молодой и взрослый) во время чесания о ствол спиной, стоя на задних лапах. Следовые метки животные наносили при отходе от маркировочных деревьев.

Репертуар действий медведей при маркировании дерева состоял в основном из обнюхивания и чесания о ствол дерева в одной или двух позах.

Например, молодой самец 20 сентября, подойдя к маркировочному дереву, сначала обнюхал ствол, затем потерся о него боком, стоя на четырех лапах, а затем, поднявшись на задние лапы, чесался спиной, выделяя при этом мочу.

Таблица 3 [Table 3]

Продолжительность актов обнюхивания объекта и чесания о дерево в процессе маркировочной деятельности бурых медведей на Восточном Сахалине
[Duration of acts of sniffing an object and rubbing against a tree in the process of marking activity of brown bears in the Eastern Sakhalin]

Возраст и пол медведя [Age and sex of the bear]	Продолжительность поведенческого акта, с [Duration of behavioral act, sec] Среднее значение (минимум–максимум); n – количество замеров [Average value (minimum-maximum); n - number of measurements]		
	Обнюхивание дерева [Sniffing a tree]	Обнюхивание грунта под деревом [Sniffing the soil under a tree]	Чесание о дерево [Rubbing against a tree]
Взрослые самцы [Adult males]	3,3 (1–7); $n = 3$	–	10,3 (5–16); $n = 6$
Взрослые самки [Adult females]	2,3 (1–6); $n = 6$	2,0; $n = 1$	9,0 (8–10); $n = 2$
Молодые самцы [Young males]	1,5 (1–2); $n = 2$	–	12,5 (5–20); $n = 2$
Взрослые, пол не известен [Adults of unknown sex]	1,8 (1–4); $n = 4$	7,0; $n = 1$	12,8 (3–26); $n = 4$
Возраст и пол не известен [Age and sex unknown]	2,5 (1–10); $n = 16$	3,0 (1–7); $n = 4$	11,4 (1–37); $n = 5$
Медвежата [Bear cubs]	5,8 (3–14); $n = 4$	–	9,8 (3–25); $n = 5$
Все медведи без учета возраста и пола [All bears regardless of age and sex]	2,8 (1–14); $n = 35$	3,5 (1–7); $n = 6$	10,9 (1–37); $n = 24$

Из медведей, маркировавших деревья, девять особей (29,0%) являлись взрослыми самцами, две (6,5%) – молодыми самцами, три (9,7%) – взрослыми самками, четыре (12,9%) – сеголетками, три (9,7%) – медвежатами второго года жизни, и для 10 особей (32,3%) пол не определен, но при этом они не являлись медвежатами. Все семь медвежат чесались о ствол, стоя на задних лапах, из них шесть – спиной к дереву, а один – брюхом. Самки, которые имели медвежат, метивших деревья, проявляли маркировочное поведение в двух случаях из семи.

Частота проходов бурых медведей у маркировочных деревьев варьировала от одного раза в сутки в июле до одного раза в 7 дней в октябре (см. табл. 1).

Для Восточного Сахалина так же, как и для Среднего Сихотэ-Алиня, выявлена положительная корреляция между процентами проходов животных с обнюхиванием и мечением по месяцам ($r = 0,97$; 95% CI = 0,82–0,99; $t = 9,40$; $df = 5$; $p < 0,001$), что указывает на сходные сезонные тенденции в использовании медведями актов обнюхивания и мечения (см. рис. 2). Кроме

того, сезонная тенденция, связанная с посещением медведями маркировочных деревьев, на Сахалине имела общие черты с таковой на Сихотэ-Алине. В частности, показан относительно высокий уровень корреляции при сравнении частоты обнюхивания между двумя регионами ($r = 0,73$; 95% CI = 0,06–0,96; $t = 2,36$; $df = 5$; $p = 0,06$). В отличие от Сихотэ-Алиня на Сахалине процент проходов медведей с мечением не уменьшается в осенние месяцы по сравнению с летними (см. рис. 2).

На Сахалине медведи, подходя к маркировочным деревьям, метили их реже, чем на Сихотэ-Алине (см. рис. 2), достоверная разница ($p < 0,05$) в данном показателе обнаружена между регионами для июня, июля и августа.

Обсуждение результатов исследования

Актом восприятия информации от маркировочных объектов у медведей является обнюхивание. В случае с маркировочными деревьями звери обнюхивают как ствол, так и грунт под ним, поскольку запах имеется как на самом дереве (остается после почесывания животных), так и под ним (результат урикации и следового мечения). Медведи обнюхивают чаще само дерево, так как чесание – наиболее распространенный элемент маркировки. После обнюхивания не всегда следует маркирование, тем не менее эти два акта связаны, на что указывает положительная корреляция между процентами проходов медведей с обнюхиванием и мечением по месяцам как для Сихотэ-Алиня, так и для Сахалина. Посредством обнюхивания медведь получает информацию о других особях как своего, так и других видов, использующих с ним общее пространство [3, 23]. Кроме того, медведь может оценивать наличие собственного ранее оставленного запаха [15]. Особенно заинтересованы в получении ольфакторной информации взрослые самки. Сигналы о присутствии на участке обитания самки самцов с известными социальными статусами важны для нее при выборе партнера, поскольку спаривание с более доминирующим резидентным самцом сведет к минимуму риск детоубийства для ее потомства [6].

Наиболее частым актом оставления информации при мечении является чесание о дерево. Обтертости несут информацию об индивидуальном запахе чesавшегося медведя. Как и в других частях ареала, на Дальнем Востоке медведи чаще всего оставляют обтертости, стоя на задних лапах спиной к стволу дерева [3, 5, 9, 14, 24, 25]. При этом одновременно они чешутся головой, шеей и спиной. Характерная при чесании поза объясняется наличием у бурых медведей на спиной части тела сальных и, возможно, также апокринных желез, секреты которых наносятся на дерево [26]. Сдиры, закусывания, следовые метки и мечение мочой – менее распространенные, но значимые сигнальные знаки, оставляемые медведями и действующие на визуальные, ольфакторные и тактильные анализаторы их сородичей [3].

Нанесение обтертостей, сдиры и закусывания медведями, поднявшимися на задние лапы, увеличивает видимость и распространение запаха за счет увеличения высоты нанесения метки на дерево [27, 28]. Высота расположения

метки на дереве может нести информацию о размере и, следовательно, статусе животного [28].

Маркировочная активность отмечена для всех половозрастных групп медведей, включая медвежат первого года жизни. Тем не менее более всего на Дальнем Востоке маркировочное поведение присуще взрослым самцам, что согласуется с наблюдениями за медведями в других регионах [6, 16, 17]. Самки и молодые особи после обнюхивания меток чаще всего чешутся о деревья. Уринация отмечена для животных обоих полов в отличие от актов закусывания ствола, задирания коры и оставления следовых меток, которые зафиксированы только для взрослых самцов. Поведение медвежат при маркировании деревьев является элементом социального обучения [16]. Для медведей характерны индивидуальные особенности маркировочного репертуара [6, 10, 16]. В.А. Николаенко [15] сообщает об индивидуальном изменении элементов маркировочного поведения бурого медведя в процессе онтогенеза. Наблюдаемый им в течение многих лет медведь в зрелости, встав на дыбы, маркировал дерево спиной, грудью и шеей. Постарев, предпочитал делать это сидя, прислонившись к стволу спиной либо наваливаясь на него грудью.

Обращает на себя внимание значительно большая продолжительность обнюхивания меток и пребывания у деревьев медведей при маркировании на Среднем Сихотэ-Алине по сравнению с Восточным Сахалином. По-видимому, это связано с тем, что на Сихотэ-Алине чаще деревья маркировали взрослые самцы (76,5% от всех медведей) по сравнению с Сахалином (29,0% от всех медведей). Поскольку для взрослых самцов маркировочная деятельность наиболее характерна и разнообразна, то и продолжительность маркирования у них более продолжительна относительно самок и молодых особей. Относительно редкое появление взрослых самцов у маркировочных деревьев на Сахалине обусловлено особенностями территориального распределения особей разных половозрастных групп. Визуальные наблюдения и применение фотоловушек подтвердили преобладание на этой приморской территории самок и молодых особей.

Маркировочное поведение бурых медведей на территории исследования проявляется в течение всего внеберложного периода, но более всего – с мая по август. Таким образом, обострение социальной активности посредством сигнального мечения у медведей происходит в брачный период как на Дальнем Востоке России [10, 12, 29–31], так и в других регионах [6]. Коммуникации, осуществляющиеся посредством мечения в период гона, могут влиять на процесс воспроизводства, позволяют животным встретить полового партнера, способствуют участию в спаривании наиболее здоровых и сильных самцов. Этим объясняются сходные сезонные тенденции в проявлении маркировочного поведения у медведей из разных регионов.

Относительно большие показатели частоты появления медведей у маркировочных деревьев на Сихотэ-Алине в октябре, возможно, объясняются повышенной двигательной активностью животных в предберложный период.

Обострение маркировочной активности наблюдается также во время нажировки медведей лососями на нерестилищах, поскольку на территории исследования на Сахалине в рационе медведей рыбная диета преобладает осенью [32]. Таким образом, маркировочное поведение в осенние месяцы связано с опосредованным взаимодействием животных в местах их концентраций у источников пищи и установлением иерархии во временных группировках. Подобный всплеск маркировочной активности бурых медведей в местах кормления лососями наблюдал А.П. Берзан [33] на о-ве Кунашир.

Заключение

На Дальнем Востоке России коммуникация медведей посредством маркировочной деятельности осуществляется во все активные для них сезоны с обострениями в период, связанный с гоном, а также во время нажировки лососями на нерестилищах. Деятельность медведей при маркировании варьирует в зависимости от пола, возраста и индивидуальных навыков. Самцы демонстрировали наиболее разнообразный (до шести актов) и продолжительный (до 151 с) репертуар маркировочного поведения. Чесание о дерево является наиболее распространенным актом маркировочного поведения медведей как на Сихотэ-Алине, так и на Сахалине. Поведение медведей при маркировании и сезонность в двух регионах Дальнего Востока имели сходные черты, а также соответствовали таковым в других частях ареала хищника.

Список источников

1. Seton E.T. Lives of game animals. Vol. 2. New York : The literary guild of America. Ync, 1937. 746 p.
2. Наумов Н.П. Популяционная экология. Проблемы и задачи // Современные проблемы экологии. М. : Издательство Московского университета, 1973. С. 76–87.
3. Пажетнов В.С. Сигнальные метки в поведении бурых медведей (*Ursus arctos*) // Зоологический журнал. 1979. Т. 58, вып. 10. С. 1536–1542.
4. Пучковский С.В. К развитию методики изучения коммуникативной деятельности бурого медведя *Ursus arctos* (Carnivora, Ursidae) // Зоологический журнал. 1991. Т. 70, № 1. С. 155–157.
5. Clapham M., Nevin O.T., Ramsey A.D., Rosell F. The function of strategic tree selectivity in the chemical signalling of brown bears // Animal Behaviour. 2013. Vol. 85, № 6. PP. 1351–1357. doi: 10.1016/j.anbehav.2013.03.026
6. Revilla E., Ramos Fernández D., Fernández-Gil A., Sergiel A., Selva N., Naves J. Brown bear communication hubs: patterns and correlates of tree rubbing and pedal marking at a long-term marking site // PeerJ. 2021. 9:e10447. doi: 10.7717/peerj.10447
7. Рожнов В.В. Место концепции опосредованной хемокоммуникации в теории биологического сигнального поля Н.П. Наумова // Биологическое сигнальное поле млекопитающих. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2013. С. 16–23.
8. Пучковский С.В. Дендроактивность бурого медведя *Ursus arctos*: экологические и эволюционные аспекты // Вестник Удмуртского университета. 2000. № 3. С. 69–82.
9. Green G.I., Mattson D.J. Tree rubbing by Yellowstone grizzly bears *Ursus arctos* // Wildlife Biology. 2003. Vol. 9. PP. 1–9. doi: 10.2981/wlb.2003.002

10. Seryodkin I.V. Marking activity of the Kamchatka brown bear (*Ursus arctos piscator*) // Achievements in the Life Sciences. 2014. Vol. 8. № 2. PP. 153–161. doi: 10.1016/j.als.2015.04.006
11. González-Bernardo E., Bagnasco C., Bombieri G., Zarzo-Arias A., Ruiz-Villar H., Morales-González A., Lamamy C., Ordiz A., Cañedo D., Díaz J., Chamberlain D.E., Penteriani V. Rubbing behavior of European brown bears: factors affecting rub tree selectivity and density // Journal of Mammalogy. 2021. Vol. 102, № 2. PP. 468–480. doi: 10.1093/jmammal/gyaa170
12. Берзан А.П. Маркировочное поведение бурого медведя на южных Курильских островах // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. 1996. Т. 101, Вып. 5. С. 30–38.
13. Серёдкин И.В., Костыря А.В., Гудрич Д.М. Маркировочная деятельность бурого медведя (*Ursus arctos*) на Сихотэ-Алине // Зоологический журнал. 2014. Т. 93, № 5. С. 694–702. doi: 10.7868/S0044513414050079
14. Spassov N., Spiridonov G., Ivanov V., Assenov L. Signs of the bear life activities and their utilization for the monitoring of the brown bear (*Ursus arctos* L.) in Bulgaria // Historia Naturalis Bulgarica. 2015. Vol. 22. PP. 73–83.
15. Николаенко В.А. Камчатский медведь. М. : Логата, 2003. 120 с.
16. Clapham M., Nevin O.T., Ramsey A.D., Rosell F. Scent-marking investment and motor patterns are affected by the age and sex of wild brown bears // Animal Behavior. 2014. Vol. 94. PP. 107–116. doi: 10.1016/j.anbehav.2014.05.017
17. Tattoni C., Bragalanti N., Ciolli M., Groff C., Rovero F. Behavior of the European brown bear at rub trees // Ursus. 2021. 32e9. PP. 1–11. doi: 10.2192/URSUS-D-20-00022.3
18. Серёдкин И.В. Объекты маркировки бурого медведя на Восточном Сахалине // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 65. С. 166–180. doi: 10.17223/19988591/65/9
19. Pearson K. Notes on regression and inheritance in the case of two parents // Proceedings of the Royal Society of London. 1895. Vol. 58. PP. 240–242.
20. Fisher R.A. On the interpretation of χ^2 from contingency tables, and the calculation of p // Journal of the Royal Statistical Society. 1922. Vol. 85, № 1. PP. 87–94.
21. Bower K.M. When to use Fisher's exact test // American Society for Quality, Six Sigma Forum Magazine. 2003. Vol. 2. PP. 35–37.
22. McCrum-Gardner E. Which is the correct statistical test to use? // British Journal of Oral and Maxillofacial Surgery. 2008. Vol. 46, № 1. PP. 38–41. doi: 10.1016/j.bjoms.2007.09.002
23. Наумов Н.П. Сигнальные (биологические) поля и их значения для животных // Журнал общей биологии. 1973. Т. 34, № 6. С. 808–817.
24. Sato Y., Kamiishi C., Tokaji T., Mori M., Koizumi S., Kobayashi K., Itoh T., Sonohara W., Takada M.B., Urata T. Selection of rub trees by brown bears (*Ursus arctos*) in Hokkaido, Japan // Acta Theriologica. 2014. Vol. 59. PP. 129–137. doi: 10.1007/s13364-013-0143-z
25. Tattoni C., Bragalanti N., Groff C., Rovero F. Patterns in the use of rub trees by the Eurasian brown bear // Hystrix. 2015. Vol. 26. PP. 118–124. doi: 10.4404/hystrix-26.2-11414
26. Tomiyasu J., Yanagawa Y., Sato Y., Shimozuru M., Nagano M., Sasaki M., Sakamoto H., Matsumoto N., Kobayashi K., Kayano M., Haneda S. Testosterone-related and seasonal changes in sebaceous glands in the back skin of adult male brown bears (*Ursus arctos*) // Canadian Journal of Zoology. 2018. Vol. 96. PP. 205–211.
27. Gorman M.L., Mills M.G.L. Scent marking strategies in hyaenas (Mammalia) // Journal of Zoology. 1984. Vol. 202. PP. 535–547. doi: 10.1111/j.1469-7998.1984.tb05050.x
28. Alberts A.C. Constraints on the design of chemical communication systems in terrestrial vertebrates // American Naturalist. 1992. Vol. 139. PP. 62–89.
29. Бромлей Г.Ф. Медведи юга Дальнего Востока СССР. М. ; Л. : Наука, 1965. 119 с.
30. Павлов А.М. Маркировочная деятельность бурого медведя в охотничьих угодьях Сковородинского района Амурской области // Дальневосточный аграрный вестник. 2019. № 3 (51). С. 69–76.

31. Ревенко И.А. Бурый медведь. Камчатка // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. М. : Наука, 1993. С. 380–403.
32. Серёдкин И.В., Лисицын Д.В., Борисов М.Ю. Изучение бурого медведя на Сахалине // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 14, № 1 (8). С. 1925–1928.
33. Берзан А.П. Особенности маркировочной деятельности бурого медведя на острове Кунашир // Вестник Сахалинского музея. Ежегодник Сахалинского областного краеведческого музея. 1998. № 5. С. 318–326.

References

1. Seton ET. Lives of game animals. V. 2. New York: The literary guild of America. Ync; 1937. 746 p.
2. Naumov NP. Populyatsionnaya ekologiya. Problemy i zadachi [Population ecology. Problems and challenges]. In: *Sovremennyye problemy ekologii* [Modern problems of ecology]. Moscow: Moscow University Press; 1973. pp. 76-87. In Russian
3. Pazhetnov VS. Signal'nye metki v povedenii burych medvedey (*Ursus arctos*) [Signal marks in the behavior of brown bears (*Ursus arctos*)]. *Zoologicheskii Zhurnal*. 1979;58(10):1536-1542. In Russian
4. Puchkovskiy SV. On the techniques to study the communication of *Ursus arctos* (Carnivora, Ursidae) // *Zoologicheskii Zhurnal*. 1991;70(1):155-157. In Russian, English summary
5. Clapham M, Nevin OT, Ramsey AD, Rosell F. The function of strategic tree selectivity in the chemical signalling of brown bears. *Animal Behaviour*. 2013;85(6):1351-1357. doi: 10.1016/j.anbehav.2013.03.026
6. Revilla E, Ramos Fernández D, Fernández-Gil A, Sergiel A, Selva N, Naves J. Brown bear communication hubs: patterns and correlates of tree rubbing and pedal marking at a long-term marking site. *PeerJ*. 2021;9:e10447. doi: 10.7717/peerj.10447
7. Rozhnov VV. Mesto kontseptsii oposredovannoy khemokommunikatsii v teorii biologicheskogo signal'nogo polya N.P. Naumova [The place of the concept of mediated chemocommunication in the theory of the biological signal field N.P. Naumova]. In: *Biologicheskoye signal'noye pole mlekopitayushchikh* [Biological signaling field in mammals]. Moscow: KMK Scientific Press; 2013. pp. 16-23. In Russian
8. Puchkovskiy SV. Dendroaktivnost' burogo medvedya *Ursus arctos*: ekologicheskiye i etologicheskiye aspekty [Dendroactivity of the brown bear *Ursus arctos*: ecological and ethological aspects]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta*. 2000;3:69-82. In Russian
9. Green GI, Mattson DJ. Tree rubbing by Yellowstone grizzly bears *Ursus arctos*. *Wildlife Biology*. 2003;9:1-9. doi: 10.2981/wlb.2003.002
10. Seryodkin IV. Marking activity of the Kamchatka brown bear (*Ursus arctos piscator*). *Achievements in the Life Sciences*. 2014;8(2):153-161. doi: 10.1016/j.als.2015.04.006
11. González-Bernardo E, Bagnasco C, Bombieri G, Zarzo-Arias A, Ruiz-Villar H, Morales-González A, Lamamy C, Ordiz A, Cañedo D, Díaz J, Chamberlain DE, Penteriani V. Rubbing behavior of European brown bears: factors affecting rub tree selectivity and density. *Journal of Mammalogy*. 2021;102(2):468-480. doi: 10.1093/jmammal/gyaa170
12. Berzan AP. Markirovochnoe povedenie burogo medvedya na yuzhnykh Kuril'skikh ostrovakh [Marking behavior of a brown bear on the southern Kuril Islands]. *Bulleten' Moskovskogo obschestva ispytateley prirody. Otdeleniya biologii*. 1996;101(5): 30-38. In Russian
13. Seryodkin IV, Kostyria AV, Goodrich JM. Marking activity of brown bear (*Ursus arctos*) in the Sikhote-Alin Mountains. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2014;93(5):694-702. doi: 10.7868/S0044513414050079. In Russian, English summary
14. Spassov N, Spiridonov G, Ivanov V, Assenov L. Signs of the bear life activities and their utilization for the monitoring of the brown bear (*Ursus arctos* L.) in Bulgaria. *Historia Naturalis Bulgarica*. 2015;22:73-83.

15. Nikolaenko VA. Kamchatskii medved' [Kamchatka bear]. Moscow: Logata; 2003. 120 p. In Russian
16. Clapham M, Nevin OT, Ramsey AD, Rosell F. Scent-marking investment and motor patterns are affected by the age and sex of wild brown bears. *Animal Behavior*. 2014;94:107-116. doi: 10.1016/j.anbehav.2014.05.017
17. Tattoni C, Bragalanti N, Ciolli M, Groff C, Rovero F. Behavior of the European brown bear at rub trees. *Ursus*. 2021;32e9:1-11. doi: 10.2192/URSUS-D-20-00022.3
18. Seryodkin IV. Brown bear marking objects on the Eastern Sakhalin. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024; 65:166-180. doi: 10.17223/19988591/65/9. In Russian, English summary
19. Pearson K. Notes on regression and inheritance in the case of two parents. In: *Proceedings of the Royal Society of London*. 1895; 58:240-242.
20. Fisher RA. On the interpretation of χ^2 from contingency tables, and the calculation of p. *Journal of the Royal Statistical Society*. 1922;85(1):87-94.
21. Bower KM. When to use Fisher's exact test. *American Society for Quality, Six Sigma Forum Magazine*. 2003;2:35-37.
22. McCrum-Gardner E. Which is the correct statistical test to use? *British Journal of Oral and Maxillofacial Surgery*. 2008;46(1):38-41. doi: 10.1016/j.bjoms.2007.09.002
23. Naumov NP. Signal'nyye (biologicheskiye) polya i ikh znacheniya dlya zhivotnykh [Signal (biological) fields and their meanings for animals]. *Zhurnal Obshchei Biologii*. 1973;34(6):808-817. In Russian
24. Sato Y, Kamiishi C, Tokaji T, Mori M, Koizumi S, Kobayashi K, Itoh T, Sonohara W, Takada MB, Urata T. Selection of rub trees by brown bears (*Ursus arctos*) in Hokkaido, Japan. *Acta Theriologica*. 2014;59:129-137. doi: 10.1007/s13364-013-0143-z
25. Tattoni C, Bragalanti N, Groff C, Rovero F. Patterns in the use of rub trees by the Eurasian brown bear. *Hystrix*. 2015;26:118-124. doi: 10.4404/hystrix-26.2-11414
26. Tomiyasu J, Yanagawa Y, Sato Y, Shimozuru M, Nagano M, Sasaki M, Sakamoto H, Matsumoto N, Kobayashi K, Kayano M, Haneda S. Testosterone-related and seasonal changes in sebaceous glands in the back skin of adult male brown bears (*Ursus arctos*). *Canadian Journal of Zoology*. 2018;96:205-211.
27. Gorman ML, Mills MGL. Scent marking strategies in hyaenas (Mammalia). *Journal of Zoology*. 1984;202:535-547. doi: 10.1111/j.1469-7998.1984.tb05050.x
28. Alberts AC. Constraints on the design of chemical communication systems in terrestrial vertebrates. *American Naturalist*. 1992;139:62-89.
29. Bromley GF. Medvedi yuga Dal'nego Vostoka SSSR [Bears of the south of Far East of the USSR]. Moscow - Leningrad: Nauka; 1965. 119 p. In Russian
30. Pavlov AM. Brown bears' territory marking activity in the hunting areas of Skovorodinsky district in the Amur region. *Far Eastern Agrarian Herald*. 2019;3(51):69-76. In Russian, English summary
31. Revenko IA. The brown bear. Kamchatka. In: *Bears: brown bear, polar bear, Asian black bear*. Moscow: Nauka Publ.; 1993. pp. 380-403. In Russian, English summary
32. Seryodkin IV, Lisitsyn DV, Borisov MY. Study of brown bear at Sakhalin. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2012;14,1(8):1925-1928. In Russian, English summary
33. Berzan AP. Osobennosti markirovochnoy deyatel'nosti burogo medvedya na ostrove Kunashir [Peculiarities of marking activities of brown bears on Kunashir Island]. *Vestnik Sakhalinskogo muzeya. Yezhegodnik Sakhalinskogo oblastnogo krayevedcheskogo muzeya*. 1998;5:318-326. In Russian

Информация об авторах:

Серёдкин Иван Владимирович, канд. биол. наук, в.н.с. лаборатории экологии и охраны животных Тихоокеанского института географии ДВО РАН (Владивосток, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4054-9236>

E-mail: seryodkinivan@inbox.ru

Петруненко Юрий Константинович, канд. биол. наук, н.с. лаборатории экологии и охраны животных Тихоокеанского института географии ДВО РАН (Владивосток, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8784-9845>

E-mail: yurbarius@gmail.com

Сутырина Светлана Викторовна, директор Сихотэ-Алинского государственного заповедника (Терней, Россия).

E-mail: sikhote-science@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Ivan V. Seryodkin, Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher of the Laboratory of Ecology and Animal Conservation, Pacific Geographical Institute FEB RAS (Vladivostok, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4054-9236>

E-mail: seryodkinivan@inbox.ru

Yuri K. Petrunenko, Cand. Sci. (Biol.), Researcher of the Laboratory of Ecology and Animal Conservation, Pacific Geographical Institute FEB RAS (Vladivostok, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8784-9845>

E-mail: yurbarius@gmail.com

Svetlana V. Soutyrina, Director of the Sikhote-Alin State Reserve (Terney, Russian Federation).

E-mail: sikhote-science@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 09.12.2022;
одобрена после рецензирования 04.04.2024; принята к публикации 28.12.2024.*

*The article was submitted 09.12.2022;
Approved after reviewing 04.04.2024; accepted for publication 28.12.2024.*

КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

Original article

УДК 575.224.22

doi: 10.17223/19988591/68/7

Полногеномный поиск генов-кандидатов, ассоциированных с показателем «глубина груди» у овец Северокавказской мясо-шерстной породы

Роман Владимирович Зуев¹, Александр Юрьевич Криворучко²,
Наталья Геннадьевна Лиховид³

^{1, 2, 3} Северо-Кавказский федеральный университет, медико-биологический факультет,
Ставрополь, Россия

² Всероссийский научно-исследовательский институт овцеводства и козоводства,
филиал Северо-Кавказского федерального научного аграрного центра,
Ставрополь, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0001-9909-6812>, romus00@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-0130-3639>, rcvm@yandex.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-1902-6660>, likhovid@rambler.ru

Аннотация. Одним из современных и наиболее эффективных методов поиска полиморфизмов и генов, связанных с хозяйственно значимыми признаками, является полногеномный поиск ассоциаций (GWAS Genome-Wide Association Study). GWAS помогает определить те гены, на которые следует обратить внимание в дальнейших исследованиях и, в результате, подтвердить или опровергнуть их влияние на продуктивные качества с использованием других методов. В работе представлены данные, полученные при проведении GWAS для показателя «глубина груди» у овец Северокавказской мясо-шерстной породы. Генотипирование животных проведено с использованием ДНК-биочипов Ovine Infinium HD BeadChip 600K. Контроль качества генотипирования и GWAS проведены с помощью программного обеспечения PLINK V.1.07. Визуализация и построение графиков выполнены с использованием пакета «Qqmap» на языке программирования «R». В результате проделанной работы выявлено 14 однонуклеотидных полиморфизмов (SNP Single Nucleotide Polymorphism), преодолевших порог достоверности $-\log_{10}(p) = 5$. Один из полиморфизмов локализован в экзоне, четыре – в интронах, ещё один в upstream-области генов, остальные семь – в межгенных областях. В результате проведённых исследований мы можем предложить 9 новых генов-кандидатов, ассоциированных с глубиной груди овец. Среди них 4 lincRNA гена с пока ещё не известными функциями. Остальные 5 генов кодируют белки: *SSBP3*, *SATB1*, *SLC44A3*, *ADGRV1* и *MS4A14*. При этом ген *SLC44A3* в ранее проведенных исследованиях указывался как ассоциированный с продуктивными признаками у овец. Предлагаемые гены-кандидаты выполняют важные функции, однако нужны дальнейшие исследования, которые могли бы установить их влияние на мясную продуктивность овец. Обнаруженные нами SNP могут быть использованы как молекулярные маркеры при генотипировании секвенированием.

Ключевые слова: овцеводство, Северокавказская мясо-шерстная порода, полногеномный поиск ассоциаций, однонуклеотидные замены, GWAS, SNP, гены-кандидаты

Для цитирования: Зуев Р.В., Криворучко А.Ю., Лиховид Н.Г. Полногеномный поиск генов-кандидатов, ассоциированных с показателем «глубина груди» у овец Северокавказской мясо-шерстной породы // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 68. С. 126–142. doi: 10.17223/19988591/68/7

Original article

doi: 10.17223/19988591/68/7

Genome-wide search of candidate genes associated with «depth of chest» parameter in Severocavcazskaya sheep breed

Roman V. Zuev¹, Alexander Yu. Krivoruchko², Natalia G. Likhovid³

*^{1, 2, 3} North Caucasus Federal University, Faculty of Medicine and Biology,
Stavropol, Russian Federation*

*² All-Russian Research Institute for Sheep and Goat Breeding - branch of the North Caucasus
Federal Agricultural Research Center, Stavropol, Russian Federation*

¹ <https://orcid.org/0000-0001-9909-6812>, romus00@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-0130-3639>, rcvm@yandex.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-1902-6660>, likhovid@rambler.ru

Summary. Increasing the meat productivity of existing sheep breeds is one of the most important tasks of sheep breeding. One of the modern and most effective methods for searching for polymorphisms and genes associated with economically significant traits is the Genome-Wide Association Study (GWAS). Sheep are characterized by extremely high ecological plasticity. As a result, genetic markers of productivity may differ between breeds, which is associated with the characteristics of the environmental conditions where they were bred. In this regard, it is relevant to search for new candidate genes in sheep breeds adapted to local conditions. One of these breeds is the Severocavcazskaya sheep breed, bred in the arid steppes of Southern Russia. For her character, the meat productivity is quite high for her class. Thus, breeding rams have an average weight of more than 100 kg, and bright ones - 60 kg. The dispersion of the phenotype of meat forms among representatives of the breed indicates genetic diversity and the possibility of further selection in the direction of increasing meat productivity. One of the important parameters of meat productivity is depth of chest, which reflects the degree of development of the chest. Thus, the purpose of this study was to search for Single Nucleotide Polymorphism (SNP) and candidate genes associated with depth of chest in Severocavcazskaya sheep breed.

The object of the study were rams ($n = 50$) of the Severocavcazskaya sheep breed at the age of 12 months. The animals were clinically healthy, kept in optimal conditions that met zootechnical standards and zoohygienic requirements, and were not shorn. Genomic DNA was obtained from blood samples collected aseptically from the jugular vein using the Pure Link Genomic DNA MiniKit (Invitrogen Life Technologies, USA) according to the manufacturer's protocol. Animal genotyping was carried out using Ovine Infinium HD BeadChip 600K DNA biochips (Illumina Inc., California, USA) in accordance with the manufacturer's protocol. Initial processing of genotyping results was carried out using the Genome Studio 2.0 program (Illumina Inc., California, USA). Quality control of genotyping was performed using the PLINK V.1.07 program. Samples with the number of detected SNPs (Call Rate) more than 0.95 were included in data processing. Of the 606.006 SNPs, 562.549 polymorphisms were used for further analysis. Genome-wide association study were performed using PLINK V.1.07 software, function - assoc. Differences were considered significant when $-\log_{10}(p) > 5$. Visualization and plotting were carried out using the “QQman” package in the R programming language. The search for the nearest candidate genes was performed in an area of

250,000 bp. around SNPs that showed significant differences in occurrence among animals of the studied groups. Mapping of single nucleotide substitutions was carried out using the Oar_v3.1 genome assembly. Gene annotations were performed using the Ensembl Genome Browser (www.ensembl.org) and Genome Data Viewer (www.ncbi.nlm.nih.gov).

As a result of a genome-wide association study, it was possible to identify polymorphisms associated with the “depth of chest” parameter. As a result, 14 SNPs were found that passed the significance threshold of $-\log_{10}(p) = 5$ (See Fig. 1). These polymorphisms are found on chromosomes 1, 5, 9 and 15. SNPs with significant associations were selected for candidate gene searches. One of the polymorphisms is localized in an exon, four in introns, another in the upstream region of genes, and the remaining seven in intergenic regions (See Table 1). On chromosomes 1 and 9, we identified 7 substitutions in intergenic regions (5 on chromosome 1, two on chromosome 9); the genes closest to them belong to the lincRNA group (long non-coding intergenic RNA). At the same time, the distance from genes to SNP varied from 13025 nucleotide pairs in rs416093141 to 222747 in rs426975931. There are 4 such genes in total: ENSOARG00000025606, ENSOARG00000025607, ENSOARG00000025510 and ENSOARG00000026528. LincRNAs are involved in the regulation of gene expression, epigenetic mechanisms, and cell differentiation, although they themselves do not encode any proteins. In sheep, the influence of this group of genes on lipid metabolism and, most importantly, on muscle growth during embryonic development and in the postembryonic period has been revealed. In addition to five substitutions in intergenic regions on chromosome 1, 4 more SNPs were identified that were reliably associated with the trait under study. Polymorphism rs401698065, which is located in the intron of the *SSBP3* gene. The *SSBP3* expression product is capable of binding to DNA, participating in the regulation of transcription. The closest gene to SNP rs408075804 is *SATB1*. It is a homeobox gene involved in chromatin organization and transcription. Two polymorphisms on chromosome 1 are associated with the *SLC44A3* gene: rs421246568 is located in the upstream region of this gene, and rs414249944 is in the intron. The protein encoded by *SLC44A3* is presumably localized in the plasma membrane of cells and is a transport protein. In previous studies, it was indicated as associated with important productive traits in sheep, such as slaughter weight, birth weight, muscle eye width and some others. On chromosome 5, the rs414906974 substitution was identified, located in the intron of the *ADGRV1* gene. The product of this gene is a membrane receptor and, according to some researchers, is associated with the regulation of autophagy. Two SNPs were identified on chromosome 15: rs409835265 and rs421657104. Both polymorphisms are located in the *MS4A14* gene in the intron and exon, respectively. The *MS4A* gene group encodes membrane hydrophobic proteins. *MS4A14* in humans is expressed mainly in the testes and spleen. The exact function of this gene has not yet been identified. As a result of our research, we can propose 9 new candidate genes associated with sheep depth of chest. Among them are 4 lincRNA genes with as yet unknown functions. The remaining 5 genes encode proteins: *SSBP3*, *SATB1*, *SLC44A3*, *ADGRV1* and *MS4A14*. The 14 SNPs we discovered can be used as molecular markers in the selection of sheep of the Severocavkazskaya sheep breed.

The article contains 3 Figures, 2 Table, 35 References.

Keywords: sheep breeding, Severocavkazskaya sheep breed, genome wide association study, single nucleotide polymorphism, GWAS, SNP, candidate genes

For citation: Zuev RV, Krivoruchko AY, Likhovid NG. Genome-wide search of candidate genes associated with «depth of chest» parameter in Severocavkazskaya sheep breed. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;68:126-142. doi: 10.17223/19988591/68/7

Введение

В настоящее время из-за возросшего спроса на баранину активно развивается мясное овцеводство. Поэтому повышение мясной продуктивности имеющихся пород – это одна из важнейших задач животноводства. Перспективным подходом для её решения в короткое время является использование методов маркер-ассоциированной селекции по аллелям генов, влияющих на мясную продуктивность. Ранее проведенные исследования выявили ряд генов, связанных с количественными и качественными признаками мясной продуктивности овец. Это *MSTN* (myostatin) [1, 2], *MYOD1* (myogenic differentiation 1) [3], *FST* (follistatin) [4] и др. Однако известно, что в развитии мышечной ткани принимает участие множество белков и ферментов, многие из которых на данный момент не выявлены. Связано это с тем, что влияние отдельных генов на количественные признаки может быть невелико. Дополнительную сложность вносит большая роль факторов внешней среды на показатели мясной продуктивности [5].

Одним из современных и наиболее эффективных методов поиска данных генов является полногеномный поиск ассоциаций (GWAS Genome-Wide Association Study). Он основывается на обработке результатов генотипирования животных, проведённого с использованием ДНК-биочипов [6, 7]. Результатом таких исследований является выявление генов-кандидатов, которые предположительно могут влиять на мясную продуктивность животных. При этом одни из предложенных генов могут быть хорошо изучены и выполнять функции, теоретически влияющие на продуктивность, функции других могут быть ещё не известны [8]. Эти работы помогают определить те гены, на которые следует обратить внимание в дальнейших исследованиях, в результате чего подтвердить или опровергнуть их влияние на продуктивные качества с использованием других методов. В последние годы исследования с применением GWAS у овец набирают популярность. Так, у исландских овец выявлено 13 генов-кандидатов, ассоциированных с формированием мышц [8]. У французских популяций овец удалось обнаружить 7 генов-кандидатов, ассоциированных с ростом и телосложением [9]. У ханьских пород овец (Китай) нашли 4 гена-кандидата, которые связаны с особенностями отложения жира в хвосте [10]. Активно применяется GWAS в различных странах Латинской Америки для исследования местных крольчих пород [5]. Уже определены многие геномные регионы и гены-кандидаты, ассоциированные с экономически важными признаками [11].

Стоит отметить, что метод генотипирования с использованием биочипов позволяет исследовать лишь небольшую часть генома (около 0,022% для генома овец). Естественно, что в этом случае вероятность выявить замены, влияющие на формирование исследуемого признака, невелика. Однако некоторые из обнаруженных таким методом полиморфизмов могут быть сцеплены со значимыми мутациями в ближайших генах или регуляторных областях.

Овцы отличаются чрезвычайно высокой экологической пластичностью. В результате генетические маркеры продуктивности могут отличаться у разных пород, что связано с особенностями условий внешней среды, где они были выведены. В связи с этим актуальным является поиск новых генов-кандидатов у пород овец, адаптированных к местным условиям [12].

Одной из таких пород является Северокавказская мясо-шерстная, выведенная в условиях засушливых степей юга России. Для неё характерна достаточно высокая мясная продуктивность для своего класса. Так, бараны-производители имеют среднюю массу более 100 кг, а ярки – 60 кг. Дисперсия фенотипа мясных форм у представителей породы указывает на генетическое разнообразие и возможность дальнейшей селекции в направлении повышения мясной продуктивности [13].

Для прижизненной оценки мясной продуктивности овец используются промеры, характеризующие экстерьерно-конституциональные особенности животных. Одним из таких промеров является глубина груди, отражающая степень развития грудной клетки и связанная с показателями выхода баранины [14]. В связи с этим целью настоящего исследования являлся поиск однонуклеотидных полиморфизмов (SNP Single Nucleotide Polymorphism) и генов-кандидатов, ассоциированных с глубиной груди у овец Северокавказской мясо-шерстной породы. Это позволит определить гены, на которые следует обратить внимание в дальнейших исследованиях и, в результате, подтвердить или опровергнуть их влияние на продуктивные качества с использованием других методов.

Материалы и методики исследования

Исследования выполнены на базе лабораторий Всероссийского научно-исследовательского института овцеводства и козоводства – филиала ФГБНУ «Северо-Кавказский федеральный научный аграрный центр» и ФГБОУ ВО «Ставропольский государственный аграрный университет».

Объектом исследования послужили бараны Северокавказской мясо-шерстной породы ($n = 50$) в возрасте 12 месяцев, разводимые в СПК «Племенной завод Восток» Степновского района Ставропольского края. Все животные на момент исследования были клинически здоровы и содержались в оптимальных условиях, отвечающих зоотехническим нормам и зоогигиеническим требованиям, не стрижены [15].

У баранов проводился забор крови из ярёмной вены в асептических условиях при помощи набора Pure Link Genomic DNA MiniKit (Invitrogen Life Technologies, США) согласно протоколу производителя. Образцы крови использовались для выделения геномной ДНК. Животных генотипировали при помощи ДНК-биочипов Ovine Infinium HD BeadChip 600K (IlluminaInc., Калифорния, США) в соответствии с протоколом производителя. Первичная обработка результатов проводилась с помощью программы Genome Studio 2.0 (IlluminaInc., Калифорния, США).

При помощи программы PLINK V.1.07 проводился контроль качества генотипирования. В обработку данных включались образцы с показателем количества обнаруженных SNP (Call Rate) более 0,95. Из 606 006 SNP для дальнейшего анализа использовались 562 549 полиморфизмов.

Полногеномный поиск ассоциаций выполняли с помощью программного обеспечения PLINK V.1.07, функция – assoc [16]. Достоверными считали различия при $-\log_{10}(p) > 5$. Построение графиков и визуализацию производили с применением пакета «Qqman» на языке программирования R.

Картирование однонуклеотидных полиморфизмов проводилось на сборке генома Oar_v3.1 с помощью геномного браузера Ensemble (www.ensembl.org). Гены-кандидаты искали в области 250 000 п.н. вокруг SNP, показавших достоверные различия по встречаемости среди животных исследуемых групп. В пределах этой области нуклеотиды наследуются вместе с вероятностью не менее 99,5%. Аннотации генов выполнялись с помощью геномных браузеров Ensemble (www.ensembl.org) и Genome Data Viewer (www.ncbi.nlm.nih.gov).

Результаты исследования и их обсуждение

Параметр «глубина груди» у исследованных животных находился в пределах от 32 до 39 см (рис. 1) с медианным значением 36 см.

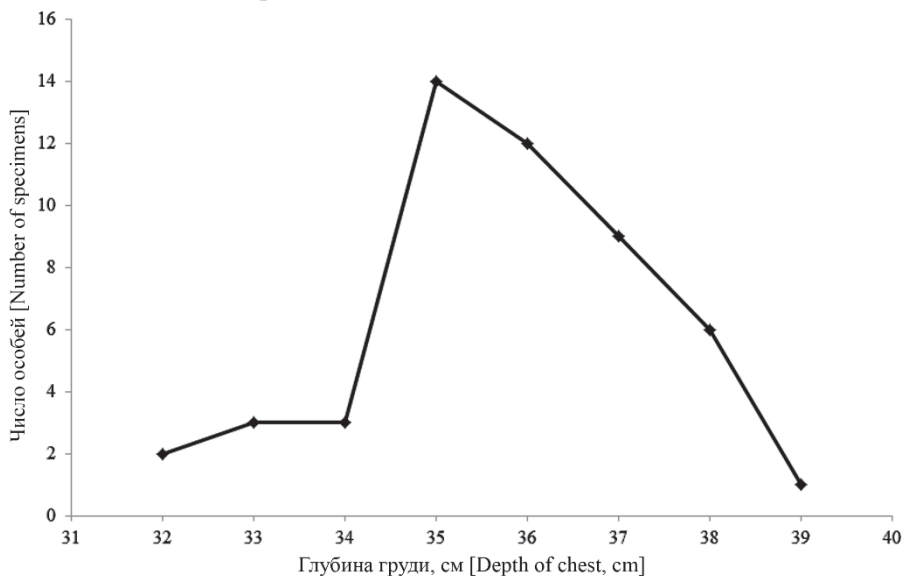


Рис. 1. Глубина груди у исследованных особей
Северокавказской мясо-шерстной породы

[Fig. 1. Depth of chest of studied specimens of the Severocavkazskaya sheep breed]

Проведённое полногеномное ассоциативное исследование позволило выявить полиморфизмы, ассоциированные с параметром «глубина груди». В результате обнаружилось 14 SNP, преодолевших порог достоверности $-\log_{10}(p) = 5$ (рис. 2). Эти полиморфизмы находятся на 1, 5, 9 и 15-й хромосомах.

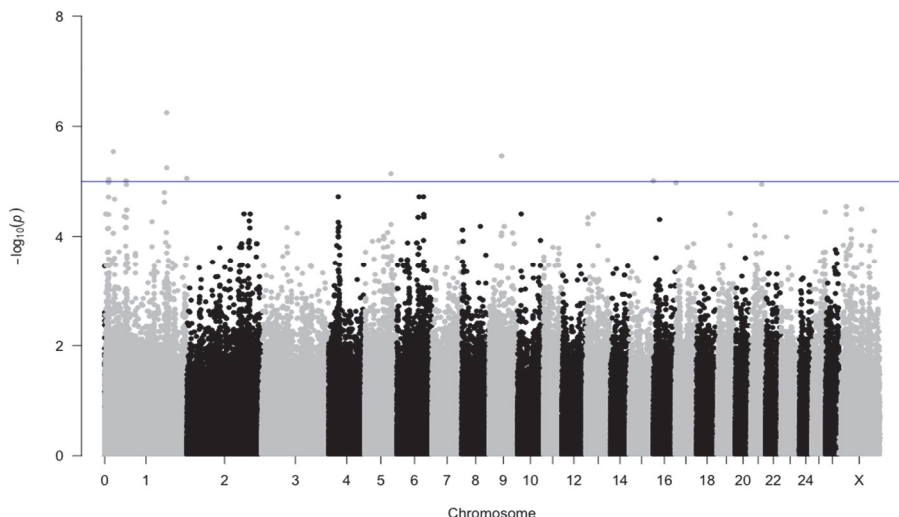


Рис. 2. Манхэттенский график результатов GWAS с набором значений $-\log_{10}(p)$ для исследуемых SNP. Горизонтальная линия обозначает порог достоверности различий при значении $-\log_{10}(p) = 5$

[Fig. 2. Manhattan plot of GWAS results with a set of $-\log_{10}(p)$ values for the SNPs of interest. The horizontal line indicates the threshold for significance of differences at $-\log_{10}(p) = 5$]

Результаты оценки распределения достоверностей различий отмечены на показанном ниже квантиль-квантиль графике. Отклонение от теоретически ожидаемого распределения в случае подтверждения нулевой гипотезы наблюдается, начиная с $-\log_{10}(p) > 5$ (рис. 3).

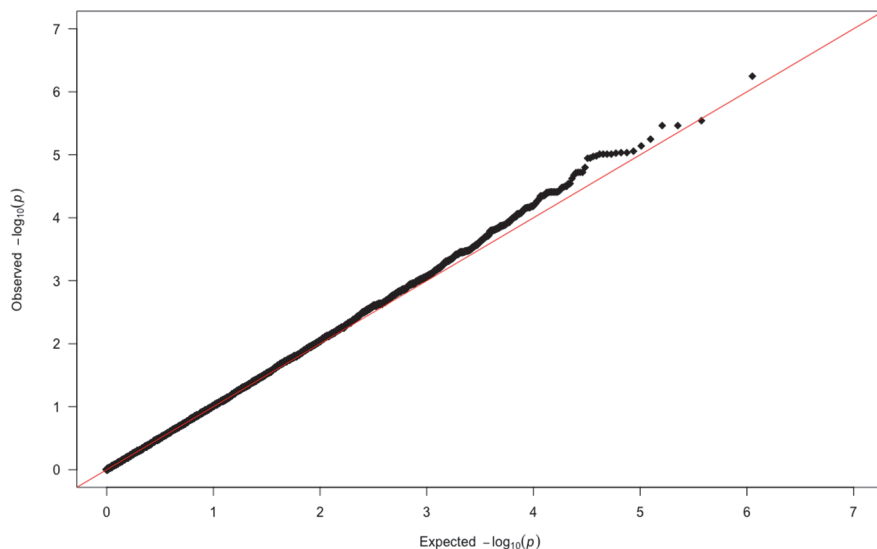


Рис. 3. Q-Q график для вероятностей распределения достоверности оценок однонуклеотидных полиморфизмов

[Fig. 3. Q-Q plot for the probability distribution of confidence in single nucleotide polymorphism estimates]

SNP, имеющие достоверные ассоциации, были выбраны для поисков генов-кандидатов. Один из полиморфизмов локализован в экзоне, четыре – в интронах, ещё один в upstream-области генов, остальные – в межгенных областях (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

Характеристики однонуклеотидных замен, ассоциированных с глубиной груди у овец Северокавказской мясо-шерстной породы
[Characteristics of single nucleotide substitutions associated with chest depth in sheep of the Severocavkazskaya sheep breed]

№	SNP	Хромосома/ позиция [Chromosome/ position]	Аллели [Alleles]	Частота аллеля [Allele frequency]	P	Ген/расстояние до гена в п.н. [Gene/distance to gene in bp]
1	rs416093141	1/206830255	T/C	0,59	5.652e-07	ENSOARG00000025606/25 833 ENSOARG00000025607/13 025
2	rs401698065	1/28488420	G/A	0,52	2.877e-06	SSBP3/intron
3	rs417611882	9/41678970	T/C	0,43	3.438e-06	ENSOARG00000026528/222 665
4	rs426975931	9/41679052	G/A	0,38	3.438e-06	ENSOARG00000026528/222 747
5	rs411888227	1/206821266	T/C	0,81	5.655e-06	ENSOARG00000025606/16 844 ENSOARG00000025607/22 014
6	rs414906974	5/87740412	C/T	0,75	7.235e-06	ADGRV1/intron
7	rs408075804	1/273751395	T/C	0,66	8.773e-06	SATB1/151 283
8	rs403781069	1/13079581	C/T	0,40	9.251e-06	ENSOARG00000025510/182 455
9	rs426474854	1/13081385	C/T	0,50	9.251e-06	ENSOARG00000025510/184 259
10	rs403233133	1/13100830	C/T	0,57	9.417e-06	ENSOARG00000025510/203 704
11	rs421246568	1/71108553	G/A	0,52	9.759e-06	SLC44A3/upstream
12	rs414249944	1/71191982	C/T	0,39	9.759e-06	SLC44A3/intron
13	rs409835265	15/80188720	A/G	0,37	9.759e-06	MS4A14/intron
14	rs421657104	15/80190148	T/C	0,34	9.759e-06	MS4A14/exon

Примечание. п.н. – пары нуклеотидов.

[Note. bp - base pair].

На хромосомах 1 и 9 нами было выявлено 8 замен в межгенных областях. Для 7 из них (5 на хромосоме 1, две на хромосоме 9) ближайшими генами являются гены из группы lincRNA (длинные некодирующие межгенные РНК). При этом расстояние от генов до SNP варьировалось от 13 025 пар нуклеотидов у rs416093141 до 22 2747 у rs426975931. Всего таких генов 4: ENSOARG00000025606, ENSOARG00000025607, ENSOARG00000025510 и ENSOARG00000026528. Функции lincRNA на данный момент до конца неизвестны, но участие в физиологических процессах не вызывает сомнения. Интересно, что рядом с каждым из этих генов находится по 2–3 выявленных SNP, что косвенно указывает на связь с влиянием на исследуемый параметр.

LincRNA широко распространены в геноме, продукты их экспрессии встречаются в клеточном ядре и цитоплазме. Они участвуют в регуляции экспрессии генов, в эпигенетических механизмах и клеточной дифференцировке, при этом сами они никаких белков не кодируют [17]. Данные РНК играют важную роль в регуляции развития растений посредством метилирования генов [18]. На мышах показано, что некоторые lincRNA отвечают

за модулирование иммунного ответа во время сперматогенеза [19]. У овец выявлено влияние данной группы генов на липидный обмен [20] и, что особенно важно, на рост мышц во время эмбрионального развития и в постэмбриональный период [21]. Учитывая вышесказанное, а также то, что SNP rs416093141 имеет наиболее достоверную связь с параметром «глубина груди», мы можем предложить данные 4 гена как гены-кандидаты, ассоциированные с исследуемым признаком. Кроме того, актуальным будет выяснение функций транскрибируемых lincRNA.

Ближайшим геном для SNP rs408075804 является *SATB1* (special AT-rich DNA-binding protein-1). Это гомеобоксный ген, участвующий в организации хроматина и транскрипции. У овец экспрессируется во всех типах тканей [22]. Известно, что у человека *SATB1* участвует в формировании Т-лимфоцитов [23] и развитии онкологических заболеваний [24, 25]. Учитывая важную роль данного гена, мы можем считать его геном-кандидатом, ассоциированным с глубиной груди у овец.

Помимо шести замен в межгенных областях на хромосоме 1 выявлено ещё 4 SNP, достоверно ассоциированных с исследуемым признаком. Один из них – полиморфизм rs401698065, который расположен в интроне гена *SSBP3* (Single-stranded DNA-binding protein 3). Продукт экспрессии *SSBP3* способен связываться с ДНК, участвуя в регуляции транскрипции. Его функции в организме овец не исследовались, но на мышах показана важная роль этого гена в метаболизме глюкозы и дифференциации бета-клеток поджелудочной железы [26]. Несмотря на то, что SNP rs401698065 находится в интроне гена *SSBP3*, она может влиять на его экспрессию или структуру кодируемого белка. В настоящее время известно, что мутации в интронах могут приводить к серьёзным заболеваниям у человека. Ранее считавшиеся «мусорными» интронные последовательности, как показывают современные исследования, выполняют важные функции: в них могут находиться некодирующие РНК-гены; они могут взаимодействовать с энхансерами генов; влиять на сплайсинг, причём мутации в них могут приводить к включению в мРНК псевдоэкзонов и т.д. [27]. Исходя из этого, мы можем предложить *SSBP3* как ген-кандидат, ассоциированный с глубиной груди у овец, и считаем, что SNP rs401698065 может стать одним из маркеров для геномной селекции.

Два полиморфизма на хромосоме 1 ассоциированы с геном *SLC44A3* (solute carrier family 44 member 3): rs421246568 находится в upstream-области данного гена, а rs414249944 – в интроне. Белок, кодируемый *SLC44A3*, предположительно, локализуется в плазматической мембране клеток и является транспортным белком. У человека данный ген ассоциирован с онкологическими заболеваниями [28, 29] и инфарктом миокарда [30]. У овец *SLC44A3* ранее указывался как ген-кандидат, связанный с такими признаками, как масса при рождении, убойная масса, ширина мышечного глазка и др. [5]. В связи с этим мы можем отнести его к генам-кандидатам, ассоциированным с исследуемым признаком.

На хромосоме 5 выявлена замена rs414906974, находящаяся в интроне гена *ADGRV1* (adhesion G protein-coupled receptor V1). Продукт данного гена

является мембранным рецептором и, по мнению некоторых исследователей, связан с регуляцией аутофагии [31]. Влияние данного гена на продуктивные качества овец ранее не изучалось. У человека и мышей мутации в *ADGRV1* связаны с потерей слуха и аномалиями мозга [32, 33], у коз он указывался как ген-кандидат, ассоциированный с качеством шерсти [34]. Учитывая вышесказанное, мы можем считать *ADGRV1* геном-кандидатом, ассоциированным с глубиной груди у овец.

На хромосоме 15 выявлено 2 SNP: rs409835265 и rs421657104. Оба полиморфизма расположены в гене *MS4A14* (membrane-spanning four-domains, sub-family A 14) в интроне и экзоне соответственно. rs421657104 является миссенс-мутацией и приводит к замене серина на пролин в 296-й позиции в белке. Группа генов *MS4A* кодирует мембранные гидрофобные белки. *MS4A14* у человека экспрессируется, в основном, в семенниках и селезёнке [35]. Точная функция данного гена пока ещё не известна. Мы считаем его геном-кандидатом, ассоциированным с глубиной груди у овец. Кроме того, актуальным будет выявление функции данного гена в дальнейших исследованиях.

Стоит отметить, что глубина груди связана со многими другими фенотипическими признаками, характеризующими мясную продуктивность. Мы провели расчёт ковариации и корреляции этого параметра с другими, связанными с мясной продуктивностью у исследованных нами животных (табл. 2). Как можно заметить, глубина груди положительно коррелирует со всеми признаками, кроме обхватов плеча и предплечья. Это наиболее сильно выражено у промеров корпуса: шириной груди и шириной спины, а также живой массой. Следовательно, мы можем предположить, что предложенные гены-кандидаты, возможно, также влияют и на эти признаки.

Таблица 2 [Table 2]

Ковариация и корреляция глубины груди с другими фенотипическими параметрами, связанными с мясной продуктивностью
[Covariance and correlation of breast depth with other phenotypic parameters associated with meat production]

	LWB	LW	HW	HS	BW	CW	SG	FG	HG	MET	MEW	TAT
Ковариация [Covariance]	0,253	4,209	1,633	1,557	1,356	1,695	-0,185	-0,103	1,434	0,197	0,009	0,128
Корреляция [Correlation]	0,36	0,526	0,436	0,447	0,545	0,636	-0,108	-0,041	0,42	0,042	0,002	0,108

Примечание. LWB – живая масса при рождении, LW – живая масса в 12 месяцев, HW – высота в холке, HS – высота в крестце, BW – ширина спины, CW – ширина груди, SG – обхват плеча, FG – обхват предплечья, HG – обхват бедра, MET – толщина мышечного глазка, MEW – ширина мышечного глазка, TAT – толщина жировой ткани.

[Note. LWB - live weight at birth, LW - live weight at 12 months of age, HW - height at withers, HS - height at the sacrum, BW - back width, CW - chest width, SG - shoulder girth, FG - forearm girth, HG - hip girth, MET - muscle eye thickness, MEW - width of the muscle eye, TAT - adipose tissue thickness].

Предлагаемые нами гены-кандидаты связаны с регуляцией транскрипции и клеточной дифференцировки, однако нужны дальнейшие исследования, которые могли бы установить их влияние на мясную продуктивность овец. Обнаруженные нами SNP могут быть использованы как молекулярные маркеры.

Заключение

В результате нашего исследования удалось выявить 14 однонуклеотидных замен, достоверно ассоциированных с глубиной груди у овец Северокавказской мясо-шерстной породы. Эти полиморфизмы локализованы на 1, 5, 9 и 15-й хромосомах. Наиболее высокие показатели достоверности ассоциации у замены rs416093141, находящейся на хромосоме 1. Ближайшими к ней генами оказались *ENSOARG000000025606* и *ENSOARG000000025607*, кодирующие lincRNA. Также было выявлено ещё 7 новых генов-кандидатов. Среди них есть ещё два гена lincRNA: *ENSOARG000000026528* и *ENSOARG000000025510*. Остальные 5 генов белок-кодирующие: *SSBP3*, *ADGRV1*, *SATB1*, *SLC44A3* и *MS4A14*. Обнаруженные нами SNP могут быть использованы в качестве молекулярных маркеров при селекции овец Северокавказской мясо-шерстной породы. Также следует отметить, что частоты выявленных аллелей позволяют проводить по ним дальнейший отбор.

Список источников

1. Aiello D., Patel K., Lasagna E. The myostatin gene: An overview of mechanisms of action and its relevance to livestock animals // *Animal Genet.* 2018. Vol. 49, № 6. PP. 505–519. doi: 10.1111/age.12696
2. Osman N.M., Shafey H.I., Abdelhafez M.A. et al. Genetic variations in the Myostatin gene affecting growth traits in sheep // *Veterinary World.* 2021. Vol. 14, № 2. P. 475.
3. Sousa-Junior L.P.B., Meira A.N., Azevedo H.C., Muniz E.N., Coutinho L.L., Mourão G.B., Leão A.G., Pedrosa V.B., Pinto L.F.B. Variants in myostatin and MyoD family genes are associated with meat quality traits in Santa Inês sheep // *Animal Biotechnol.* 2022. Vol. 33, № 2. PP. 201–213. doi: 10.1080/10495398.2020.1781651
4. Nissinen T.A., Hentilä J., Fachada V., Lautaoja J.H., Pasternack A., Ritvos O., Kivelä R., Hulmi J.J. Muscle follistatin gene delivery increases muscle protein synthesis independent of periodical physical inactivity and fasting // *The FASEB J.* 2021. Vol. 35, № 3. e21387. doi: 10.1096/fj.202002008R
5. Tobar K.M.C., Álvarez D.C.L., Franco L.Á.Á. Genome-wide association studies in sheep from Latin America. Review // *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias.* 2020. Vol. 11 (3). PP. 859–883. doi: 10.22319/rmcp.v11i3.5372
6. Benavides M.V., Souza C.J.H., Moraes J.C.F. How efficiently Genome-Wide Association Studies (GWAS) identify prolificacy-determining genes in sheep // *Genetics and Molecular Research.* 2018. Vol. 17 (2). PP. 9–14. doi: 10.4238/gmr16039909
7. Саприкина Т.Ю. Применение полногеномного поиска ассоциаций (GWAS) в животноводстве (обзор) // Перспективные разработки молодых ученых в области производства и переработки сельскохозяйственной продукции: материалы Всероссийской (национальной) научно-практической конференции для студентов, аспирантов и молодых ученых (Ставрополь, 3 декабря 2020 г.). Ставрополь : Изд-во Ставропольского ГАУ, 2020. С. 320–325.
8. Guðmundsdóttir ÓÓ. Genome-wide association study of muscle traits in Icelandic sheep. Hvanneyri : Agricultural University of Island, 2015. 76 p.
9. Rochus C.M., Tortereau F., Plisson-Petit F., Restoux G., Moreno-Romieux C., Tosser-Klopp G., Servin B. Revealing the selection history of adaptive loci using genome-wide scans for selection: An example from domestic sheep // *BMC Genomics.* 2018. Vol. 19, № 1. PP. 1–17. doi: 10.1186/s12864-018-4447-x
10. Xu S.S., Ren X., Yang G.L., Xie X.L., Zhao Y.X., Zhang M., Shen Z.Q., Ren Y.L., Gao L., Shen M., Kantanen J., Li M.H. Genome-wide association analysis identifies the genetic

- basis of fat deposition in the tails of sheep (*Ovis aries*) // *Animal genetics*. 2017. Vol. 48 (5). PP. 560–569. doi: 10.1111/age.12572
11. Gebreselassie G., Berihulay H., Jiang L., Ma Y. Review on Genomic Regions and Candidate Genes Associated with Economically Important Production and Reproduction Traits in Sheep (*Ovis aries*) // *Animals*. 2019. Vol. 10, № 1. PP. 33. doi: 10.3390/ani10010033
 12. Яцык О.А. Сравнительная оценка показателей мясной продуктивности мериносовых овец российских пород // *Вестник Курганской ГСХА*. 2017. № 3 (23). С. 58–60.
 13. Омаров А.А. Продуктивные показатели овец Северокавказской мясо-шерстной породы и их взаимосвязь с основными селекционируемыми признаками // *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*. 2021. № 2 (196). С. 66–72.
 14. Shirzeyli F.H., Lavvaf A., Asadi A. Estimation of body weight from body measurements in four breeds of Iranian sheep // *Songklanakarin J. Sci. Technol*. 2013. Vol. 35, № 5. PP. 507–511.
 15. Абонеев В.В., Квитко Ю.Д., Селькин И.И. Методика оценки мясной продуктивности овец. Ставрополь : СНИИЖК, 2009. 34 с.
 16. Purcell S., Neale B., Todd-Brown K. PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses // *American Journal of Human Genetics*. 2007. Vol. 81. PP. 559–575. doi: 10.1086/519795
 17. Deniz E., Erman B. Long noncoding RNA (lincRNA), a new paradigm in gene expression control // *Functional & integrative genomics*. 2017. Vol. 17. PP. 135–143. doi: 10.1007/s10142-016-0524-x
 18. Yan X., Ma L., Yang M. Identification and characterization of long non-coding RNA (lncRNA) in the developing seeds of *Jatropha curcas* // *Scientific reports*. 2020. Vol. 10. Art. no. 10395. doi: 10.1038/s41598-020-67410-x
 19. Kurihara M., Otsuka K., Matsubara S., Shiraishi A., Satake H., Kimura A.P. A Testis-Specific Long Non-Coding RNA, lncRNA-Tcam1, Regulates Immune-Related Genes in Mouse Male Germ Cells // *Frontiers in endocrinology*. 2017. Vol. 8. Art. no. 299. doi: 10.3389/fendo.2017.00299
 20. Bakhtiarizadeh M.R., Salami S.A. Identification and Expression Analysis of Long Noncoding RNAs in Fat-Tail of Sheep Breeds // *G3 (Bethesda, Md.)*. 2019. Vol. 9, № 4. PP. 1263–1276. doi: 10.1534/g3.118.201014
 21. Ren C., Deng M., Fan Y., Yang H., Zhang G., Feng X., Li F., Wang D., Wang F., Zhang Y. Genome-Wide Analysis Reveals Extensive Changes in lncRNAs during Skeletal Muscle Development in Hu Sheep // *Genes*. 2017. Vol. 8, № 8. 191. doi: 10.3390/genes8080191
 22. Jiang Y., Xie M., Chen W., Talbot R., Maddox J.F., Faraut T., Wu C., Muzny D.M., Li Y., Zhang W., Stanton J.A., Brauning R., Barris W.C., Hourlier T., Aken B.L., Searle S.M.J., Adelson D.L., Bian C., Cam G.R., Chen Y., Cheng S., DeSilva U., Dixen K., Dong Y., Fan G., Franklin I.R., Fu S., Guan R., Highland M.A., Holder M.E., Huang G., Ingham A.B., Jhangiani S.N., Kalra D., Kovar C.L., Lee S.L., Liu W., Liu X., Lu C., Lv T., Mathew T., McWilliam S., Menzies M., Pan S., Robelin D., Servin B., Townley D., Wang W., Wei B., White S.N., Yang X., Ye C., Yue Y., Zeng P., Zhou Q., Hansen J.B., Kristensen K., Gibbs R.A., Flicek P., Warkup C.C., Jones H.E., Oddy V.H., Nicholas F.W., McEwan J.C., Kijas J., Wang J., Worley K.C., Archibald A.L., Cockett N., Xu X., Wang W., Dalrymple B.P. The sheep genome illuminates biology of the rumen and lipid metabolism // *Science*. 2014. Vol. 344 (6188). PP. 1168–1173. doi: 10.1126/science.1252806
 23. Kakugawa K., Kojo S., Tanaka H., Seo W., Endo T.A., Kitagawa Y., Muroi S., Tenno M., Yasmin N., Kohwi Y., Sakaguchi S., Kowhi-Shigematsu T., Taniuchi I. Essential Roles of SATB1 in Specifying T Lymphocyte Subsets // *Cell reports*. 2017. Vol. 19, № 6. PP. 1176–1188. doi: 10.1016/j.celrep.2017.04.038
 24. Huang B., Xiong F., Wang S., Lang X., Wang X., Zhou H. Effect of SATB1 silencing on the proliferation, invasion and apoptosis of TE-1 esophageal cancer cells // *Oncology letters*. 2017. Vol. 13, № 5. PP. 2915–2920. doi: 10.3892/ol.2017.5854

25. Wu D., Zeng L., Liu F., Zhong Q., Zhang D., Cai C., Zhang W., Wu L., Chen H. Special AT-rich DNA-binding protein-1 expression is associated with liver cancer metastasis // *Oncology letters*. 2016. Vol. 12, № 6. PP. 4377–4384. doi: 10.3892/ol.2016.5281
26. Toren E., Kepple J.D., Coutinho K.V., Poole S.O., Deeba I.M., Pierre T.H., Liu Y., Bethea M.M., Hunter C.S. The SSBP3 co-regulator is required for glucose homeostasis, pancreatic islet architecture, and beta-cell identity // *Molecular Metabolism*. 2023. Vol. 76. 101785. doi: 10.1016/j.molmet.2023.101785
27. Vaz-Drago R., Custódio N., Carmo-Fonseca M. Deep intronic mutations and human disease // *Human genetics*. 2017. Vol. 136. PP. 1093–1111. doi: 10.1007/s00439-017-1809-4
28. Zhang S., Liu Y., Chen J., Shu H., Shen S., Li Y., Lu X., Cao X., Dong L., Shi J., Cao Y., Wang X., Zhou J., Liu Y., Chen L., Fan J., Ding G., Gao Q. Autoantibody signature in hepatocellular carcinoma using seromics // *Journal of hematology & oncology*. 2020. Vol. 13, № 1. P. 85. doi: 10.1186/s13045-020-00918-x
29. Luo H., Ma C., Shao J., Cao J. Prognostic Implications of Novel Ten-Gene Signature in Uveal Melanoma // *Frontiers in oncology*. 2020. Vol. 10. 567512. doi: 10.3389/fonc.2020.567512
30. Hartiala J.A., Han Y., Jia Q., Hilser J.R., Huang P., Gukasyan J., Schwartzman W.S., Cai Z., Biswas S., Trégouët D.A., Smith N.L., Seldin M., Pan C., Mehrabian M., Lusis A.J., Bazeley P., Sun Y.V., Liu C., Quyyumi A.A., Scholz M., Thiery J., Delgado G.E., Kleber M.E., März W., Howe L.J., Asselbergs F.W., van Vugt M., Vlachojannis G.J., Patel R.S., Lyytikäinen L.P., Kähönen M., Lehtimäki T., Nieminen T.V.M., Kuukasjärvi P., Laurikka J.O., Chang X., Heng C.K., Jiang R., Kraus W.E., Hauser E.R., Ferguson J.F., Reilly M.P., Ito K., Koyama S., Kamatani Y., Komuro I., Stolze L.K., Romanoski C.E., Khan M.D., Turner A.W., Miller C.L., Aherrahrou R., Civelek M., Ma L., Björkegren J.L.M., Kumar S.R., Tang W.H.W., Hazen S.L., Allayee H. Genome-wide analysis identifies novel susceptibility loci for myocardial infarction // *European heart journal*. 2021. Vol. 42, № 9. PP. 919–933. doi: 10.1093/eurheartj/ehaa1040
31. Linnert J., Güler B.E., Krzysko J., Wolfrum U. The adhesion G protein-coupled receptor VLGR1/ADGRV1 controls autophagy // *Basic & clinical pharmacology & toxicology*. 2023. Vol. 133, № 4. PP. 313–330. doi: 10.1111/bcpt.13869
32. Yan W., Long P., Chen T., Liu W., Yao L., Ren Z., Li X., Wang J., Xue J., Tao Y., Zhang L., Zhang Z. A Natural Occurring Mouse Model with Adgrv1 Mutation of Usher Syndrome 2C and Characterization of its Recombinant Inbred Strains // *Cellular physiology and biochemistry : international journal of experimental cellular physiology, biochemistry, and pharmacology*. 2018. Vol. 47, № 5. PP. 1883–1897. doi: 10.1159/000491068
33. Faletra F., Morgan A., Ghiselli S., Murru F.M., Girotto G. Hearing loss and brain abnormalities due to pathogenic mutations in ADGRV1 gene: a case report // *Hearing, Balance and Communication*. 2020. Vol. 18, № 3. PP. 196–198. doi: 10.1080/21695717.2020.1807255
34. Nazari-Ghadikolaei A., Mehrabani-Yeganeh H., Miarei-Aashtiani S.R., Staiger E.A., Rashidi A., Huson H.J. Genome-Wide Association Studies Identify Candidate Genes for Coat Color and Mohair Traits in the Iranian Markhoz Goat // *Frontiers in genetics*. 2018. Vol. 9. P. 105. doi: 10.3389/fgene.2018.00105
35. Silva-Gomes R., Mapelli S.N., Boutet M.A., Mattioli I., Sironi M., Grizzi F., Colombo F., Supino D., Carnevale S., Pasqualini F., Stravalaci M., Porte R., Gianatti A., Pitzalis C., Locati M., Oliveira M.J., Bottazzi B., Mantovani A. Differential expression and regulation of MS4A family members in myeloid cells in physiological and pathological conditions // *Journal of Leukocyte Biology*. 2022. Vol. 111. № 4. PP. 817–836. doi: 10.1002/JLB.2A0421-200R

References

1. Aiello D, Patel K, Lasagna E. The myostatin gene: An overview of mechanisms of action and its relevance to livestock animals. *Animal Genetic*. 2018;49(6):505-519. doi: 10.1111/age.12696
2. Osman NM, Shafey HI, Abdelhafez MA, Sallam AM, Mahrous KF. Genetic variations in the Myostatin gene affecting growth traits in sheep. *Veterinary World*. 2021;14(2):475. doi: 10.14202/vetworld.2021.475-482
3. Sousa-Junior LPB, Meira AN, Azevedo HC, Muniz EN, Coutinho LL, Mourão GB, Leão AG, Pedrosa VB, Pinto LFB. Variants in myostatin and MyoD family genes are associated with meat quality traits in Santa Inês sheep. *Animal Biotechnology*. 2022;33(2):201-213. doi: 10.1080/10495398.2020.1781651
4. Nissinen TA, Hentilä J, Fachada V, Lautaoja JH, Pasternack A, Ritvos O, Kivelä R, Hulmi JJ. Muscle follistatin gene delivery increases muscle protein synthesis independent of periodical physical inactivity and fasting. *The FASEB Journal*. 2021;35(3):e21387. doi: 10.1096/fj.202002008R
5. Tobar KMC, Álvarez DCL., Franco LÁÁ. Genome-wide association studies in sheep from Latin America. Review. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*. 2020;11(3):859-883. doi: 10.22319/rmcp.v11i3.5372
6. Benavides MV, Souza CJH, Moraes JCF. How efficiently Genome-Wide Association Studies (GWAS) identify prolificacy-determining genes in sheep. *Genetics and Molecular Research*. 2018;17(2):9-14. doi: 10.4238/gmr16039909
7. Saprikina TYu. Primenenie polnogenomnogo poiska assotsiatsiy (GWAS) v zhivotnovodstve (obzor). [Application of genome-wide association study (GWAS) in livestock (review)]. In: *Perspektivnye razrabotki molodykh uchenykh v oblasti proizvodstva i pererabotki sel'skokhozyaystvennoy produktsii: materialy vserossiyskoy (natsional'noy) nauchno-prakticheskoy konferentsii dlya studentov, aspirantov i molodykh uchenykh*. Epimakhova EE, Khodusov AA, Rastovarov EI, Sycheva OV, Guzenko VI, Antonenko TI, editors. Stavropol': Stavropol'skaya GAU Publ; 2020. pp. 320-325. In Russian.
8. Guðmundsdóttir ÓÓ. Genome-wide association study of muscle traits in Icelandic sheep. Hvanneyri: Agricultural University of Island; 2015. 76 p.
9. Rochus CM, Tortereau F, Plisson-Petit F, Restoux G, Moreno-Romieux C, Tossier-Klopp G, Servin B. Revealing the selection history of adaptive loci using genome-wide scans for selection: An example from domestic sheep. *BMC Genomics*. 2018;19(1):71. doi: 10.1186/s12864-018-4447-x
10. Xu SS, Ren X, Yang GL, Xie XL, Zhao YX, Zhang M, Shen ZQ, Ren YL, Gao L, Shen M, Kantanen J, Li MH. Genome-wide association analysis identifies the genetic basis of fat deposition in the tails of sheep (*Ovis aries*). *Animal genetics*. 2017;48(5):560-569. doi: 10.1111/age.12572
11. Gebreselassie G, Berihulay H, Jiang L, Ma Y. Review on Genomic Regions and Candidate Genes Associated with Economically Important Production and Reproduction Traits in Sheep (*Ovis aries*). *Animals*. 2019;10(1):33. doi: 10.3390/ani10010033
12. Yatsyk OA. The comparative estimation of meat productivity parameters of merino sheep of Russian breed. *Vestnik Kurganskoy GSKhA*. 2017;3(23):58-60. In Russian.
13. Omarov AA, Gaydashov SI. Productive indicators of sheep of the north caucasian meat and wool breed and their relationship with the main selected traits. *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2021;2(196):66-72. In Russian.
14. Shirzeyli FH, Lavvaf A, Asadi A. Estimation of body weight from body measurements in four breeds of Iranian sheep. *Songklanakarin Journal of Science & Technology*. 2013;35(5): 507-511.
15. Aboneev VV, Kvitko YuD, Sel'kin II. Metodika otsenki myasnoy produktivnosti ovets [Methodology for assessing meat productivity of sheep]. Stavropol': SNIIZhK; 2009. 34 p. In Russian.

16. Purcell S, Neale B, Todd-Brown K. PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *American Journal of Human Genetics*. 2007;81:559-575. doi: 10.1086%2F519795
17. Deniz E, Erman B. Long noncoding RNA (lincRNA), a new paradigm in gene expression control. *Functional & integrative genomics*. 2017;17:135-143. doi:10.1007/s10142-016-0524-x
18. Yan X, Ma L, Yang M. Identification and characterization of long non-coding RNA (lncRNA) in the developing seeds of *Jatropha curcas*. *Scientific reports*. 2020;10:10395. doi: 10.1038/s41598-020-67410-x
19. Kurihara M, Otsuka K, Matsubara S, Shiraishi A, Satake H, Kimura AP. A Testis-Specific Long Non-Coding RNA, lncRNA-Tcam1, Regulates Immune-Related Genes in Mouse Male Germ Cells. *Frontiers in endocrinology*. 2017;8:299. doi: 10.3389/fendo.2017.00299
20. Bakhtiarzadeh MR, Salami SA. Identification and Expression Analysis of Long Noncoding RNAs in Fat-Tail of Sheep Breeds. *G3 (Bethesda, Md.)*. 2019;9(4):1263-1276. doi: 10.1534/g3.118.201014
21. Ren C, Deng M, Fan Y, Yang H, Zhang G, Feng X, Li F, Wang D, Wang F, Zhang Y. Genome-Wide Analysis Reveals Extensive Changes in LncRNAs during Skeletal Muscle Development in Hu Sheep. *Genes*. 2017;8(8):191. doi: 10.3390/genes8080191
22. Jiang Y, Xie M, Chen W, Talbot R, Maddox JF, Faraut T, Wu C, Muzny DM, Li Y, Zhang W, Stanton JA, Brauning R, Barris WC, Hourlier T, Aken BL, Searle SMJ, Adelson DL, Bian C, Cam GR, Chen Y, Cheng S, DeSilva U, Dixen K, Dong Y, Fan G, Franklin IR, Fu S, Guan R, Highland MA, Holder ME, Huang G, Ingham AB, Jhangiani SN, Kalra D, Kovar CL, Lee SL, Liu W, Liu X, Lu C, Lv T, Mathew T, McWilliam S, Menzies M, Pan S, Robelin D, Servin B, Townley D, Wang W, Wei B, White SN, Yang X, Ye C, Yue Y, Zeng P, Zhou Q, Hansen JB, Kristensen K, Gibbs RA, Flicek P, Warkup CC, Jones HE, Oddy VH, Nicholas FW, McEwan JC, Kijas J, Wang J, Worley KC, Archibald AL, Cockett N, Xu X, Wang W, Dalrymple BP. The sheep genome illuminates biology of the rumen and lipid metabolism. *Science*. 2014;344(6188):1168-1173. doi: 10.1126/science.1252806
23. Kakugawa K, Kojo S, Tanaka H, Seo W, Endo TA, Kitagawa Y, Muroi S, Tenno M, Yasmin N, Kohwi Y, Sakaguchi S, Kowhi-Shigematsu T, Taniuchi I. Essential Roles of SATB1 in Specifying T Lymphocyte Subsets. *Cell reports*. 2017;19(6):1176-1188. doi: 10.1016/j.celrep.2017.04.038
24. Huang B, Xiong F, Wang S, Lang X, Wang X, Zhou H. Effect of SATB1 silencing on the proliferation, invasion and apoptosis of TE-1 esophageal cancer cells. *Oncology letters*. 2017;13(5):2915-2920. doi:10.3892/ol.2017.5854
25. Wu D, Zeng L, Liu F, Zhong Q, Zhang D, Cai C, Zhang W, Wu L, Chen H. Special AT-rich DNA-binding protein-1 expression is associated with liver cancer metastasis. *Oncology letters*. 2016;12(6):4377-4384. doi: 10.3892/ol.2016.5281
26. Toren E, Kepple JD, Coutinho KV, Poole SO, Deebe IM, Pierre TH, Liu Y, Bethea MM, Hunter CS. The SSBP3 co-regulator is required for glucose homeostasis, pancreatic islet architecture, and beta-cell identity. *Molecular Metabolism*. 2023;76:101785. doi:10.1016/j.molmet.2023.101785
27. Vaz-Drago R, Custódio N, Carmo-Fonseca M. Deep intronic mutations and human disease. *Human genetics*. 2017;136:1093-1111. doi: 10.1007/s00439-017-1809-4
28. Zhang S, Liu Y, Chen J, Shu H, Shen S, Li Y, Lu X, Cao X, Dong L, Shi J, Cao Y, Wang X, Zhou J, Liu Y, Chen L, Fan J, Ding G, Gao Q. Autoantibody signature in hepatocellular carcinoma using seromics. *Journal of hematology & oncology*. 2020;13(1):85. doi: 10.1186/s13045-020-00918-x
29. Luo H, Ma C, Shao J, Cao J. Prognostic Implications of Novel Ten-Gene Signature in Uveal Melanoma. *Frontiers in oncology*. 2020;10:567512. doi: 10.3389/fonc.2020.567512
30. Hartiala JA, Han Y, Jia Q, Hilser JR, Huang P, Gukasyan J, Schwartzman WS, Cai Z, Biswas S, Tréguët DA, Smith NL, Seldin M, Pan C, Mehrabian M, Lusi AJ, Bazeley P, Sun YV, Liu C, Quyyumi AA, Scholz M, Thiery J, Delgado GE, Kleber ME, März W, Howe LJ, Asselbergs FW, van Vugt M, Vlachojannis GJ, Patel RS, Lyytikäinen LP,

- Kähönen M, Lehtimäki T, Nieminen TVM, Kuukasjärvi P, Laurikka JO, Chang X, Heng CK, Jiang R, Kraus WE, Hauser ER, Ferguson JF, Reilly MP, Ito K, Koyama S, Kamatani Y, Komuro I, Stolze LK, Romanoski CE, Khan MD, Turner AW, Miller CL, Aherrahrou R, Civelek M, Ma L, Björkegren JLM, Kumar SR, Tang WHW, Hazen SL, Allayee H. Genome-wide analysis identifies novel susceptibility loci for myocardial infarction. *European heart journal*. 2021;42(9):919-933. doi: 10.1093/eurheartj/ehaa1040
31. Linnert J, Güler BE, Krzysko J, Wolfrum U. The adhesion G protein-coupled receptor VLGR1/ADGRV1 controls autophagy. *Basic & clinical pharmacology & toxicology*. 2023;133(4):313-330. doi: 10.1111/bcpt.13869
32. Yan W, Long P, Chen T, Liu W, Yao L, Ren Z, Li X, Wang J, Xue J, Tao Y, Zhang L, Zhang Z. A Natural Occurring Mouse Model with Adgrv1 Mutation of Usher Syndrome 2C and Characterization of its Recombinant Inbred Strains. *Cellular physiology and biochemistry: international journal of experimental cellular physiology, biochemistry, and pharmacology*. 2018;47(5):1883-1897. doi: 10.1159/000491068
33. Faletra F, Morgan A, Ghiselli S, Murru FM, Girotto G. Hearing loss and brain abnormalities due to pathogenic mutations in ADGRV1 gene: a case report. *Hearing, Balance and Communication*. 2020;18:3196-198. doi: 10.1080/21695717.2020.1807255
34. Nazari-Ghadikolaie A, Mehrabani-Yeganeh H, Miarei-Aashtiani SR, Staiger EA, Rashidi A, Huson HJ. Genome-Wide Association Studies Identify Candidate Genes for Coat Color and Mohair Traits in the Iranian Markhoz Goat. *Frontiers in genetics*. 2018;9:105. doi:10.3389/fgene.2018.00105
35. Silva-Gomes R, Mapelli SN, Boutet MA, Mattiola I, Sironi M, Grizzi F, Colombo F, Supino D, Carnevale S, Pasqualini F, Stravalaci M, Porte R, Gianatti A, Pitzalis C, Locati M, Oliveira MJ, Bottazzi B, Mantovani A. Differential expression and regulation of MS4A family members in myeloid cells in physiological and pathological conditions. *Journal of Leukocyte Biology*. 2022;111(4):817-836. doi: 10.1002/JLB.2A0421-200R

Информация об авторах:

Зуев Роман Владимирович, н. с. лаборатории биологической и медицинской информатики медико-биологического факультета Северо-Кавказского федерального университета (Ставрополь, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9909-6812>

E-mail: romus00@yandex.ru

Криворучко Александр Юрьевич, д-р биол. наук, профессор базовой кафедры генетики и селекции медико-биологического факультета Северо-Кавказского федерального университета (Ставрополь, Россия), заведующий отделом генетики и биотехнологии Всероссийского научно-исследовательского института овцеводства и козоводства, филиала Северо-Кавказского федерального научного аграрного центра (Ставрополь, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0130-3639>

E-mail: rcvm@yandex.ru

Лиховид Наталья Геннадьевна, профессор, д-р биол. наук, и.о. заведующего базовой кафедрой генетики и селекции медико-биологического факультета Северо-Кавказского федерального университета (Ставрополь, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1902-6660>

E-mail: likhovid@rambler.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Roman V. Zuev, researcher at the laboratory of biological and medical informatics, Faculty of Medicine and Biology, North Caucasus Federal University (Stavropol, Russia).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9909-6812>

E-mail: romus00@yandex.ru

Alexander Yu. Krivoruchko, PhD, Professor of the Base Department of Genetics and Selection, Faculty of Medicine and Biology, North Caucasus Federal University (Stavropol, Russia), head of Department of Genetics and Biotechnology, All-Russian Research Institute for Sheep and Goat Breeding - branch of the North Caucasus Federal Agricultural Research Center (Stavropol, Russia).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0130-3639>

E-mail: rcvm@yandex.ru

Natalia G. Likhovid, PhD, Professor, head of Department of Genetics and Selection, Faculty of Medicine and Biology, North Caucasus Federal University (Stavropol, Russia).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1902-6660>

E-mail: likhovid@rambler.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 13.10.2023;
одобрена после рецензирования 04.04.2024; принята к публикации 28.12.2024.*

*The article was submitted 13.10.2023;
approved after reviewing 04.04.2024; accepted for publication 28.12.2024.*

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Научная статья

УДК 57.084.1:616-003.96

doi: 10.17223/19988591/68/8

Особенности адаптивно-приспособительных реакций лабораторных животных на многокомпонентный стресс в зимний период года

Ольга Сергеевна Дорошенко¹, Татьяна Алексеевна Замошина²,
Алена Анатольевна Гостюхина³, Оксана Борисовна Жукова⁴,
Михаил Васильевич Светлик⁵

^{1, 3, 4} Федеральный научно-клинический центр медицинской реабилитации
и курортологии Федерального медико-биологического агентства, Москва, Россия

^{1, 2, 5} Сибирский государственный медицинский университет

Министерства здравоохранения Российской Федерации, Томск, Россия

^{1, 2, 3, 5} Национальный исследовательский

Томский государственный университет, Томск, Россия

¹ <http://orcid.org/0000-0003-4764-4842>

² <https://orcid.org/0000-0003-1868-9793>

³ <https://orcid.org/0000-0003-3655-6505>

⁴ <https://orcid.org/0000-0001-5016-7288>

⁵ <https://orcid.org/0000-0003-3030-2580>

Аннотация. Проанализирована эффективность физиологических функций, регулирующих устойчивость организма к действию разнокачественных стрессоров, в зимний сезон, а также возможность их коррекции с помощью бальнеологических процедур. Исследование проведено на крысах линии Wistar ($N = 80$). Световые десинхронозы моделировали посредством депривации света или темноты в течение 10 дней, в качестве стресса физической нагрузки выступал плавательный тест до полного утомления. Постстрессорное восстановление осуществляли водными и пантовыми ваннами. Функциональную устойчивость организма оценивали по уровню гормона стрессреализующей системы кортикостерона и ферментам основных метаболических путей – аспаратаминотрансферазы (АСТ), аланинаминотрансферазы (АЛТ) и сердечной изоформы креатинфосфокиназы (КФК-МВ). В зимний период года организм животных проявлял сниженные функциональные резервы приспособительных механизмов на действие физической нагрузки как на гормональном, так и метаболическом уровнях. Лишение света формировало у животных кросс-адаптацию, стабилизируя организм на гормональном и метаболическом уровнях. Лишение темноты нарушало процессы энергетического обмена, значительно снижая активность АЛТ и увеличивая уровень сердечной фракции КФК-МВ. Восстановительные мероприятия с помощью водных ванн ограничивали стресс-реакцию на уровне надпочечников, но не влияли на исследуемые ферменты. Пантовые ванны в условиях темновой депривации спровоцировали истощение стресс-реализующей системы, не влияя на активность изучаемых ферментов, а в условиях световой депривации ограничили истощающее действие стресса физической нагрузки на уровне надпочечников.

Ключевые слова: зимний сезон, стресс, адаптация, кортикостерон, аспаратаминотрансфераза, аланинаминотрансфераза, креатинфосфокиназа-МВ

Источник финансирования: исследование проведено в рамках государственного задания ФМБА России.

Для цитирования: Дорошенко О.С., Замощина Т.А., Гостюхина А.А., Жукова О.Б., Светлик М.В. Особенности адаптивно-приспособительных реакций лабораторных животных на многокомпонентный стресс в зимний период года // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 68. С. 143–156. doi: 10.17223/19988591/68/8

Original article

doi: 10.17223/19988591/68/8

Peculiarities of adaptive-adaptive reactions of laboratory animals to multicomponent stress in the winter period of the year

Olga S. Doroshenko¹, Tatiana A. Zamoshchina², Alyona A. Gostyukhina³, Oksana B. Zhukova⁴, Mikhail V. Svetlik⁵

^{1, 3, 4} *Federal Scientific and Clinical Center for Medical Rehabilitation and Balneology of the Federal Medical and Biological Agency, Moscow, Russian Federation*

^{1, 2, 5} *Siberian State Medical University, Tomsk, Russian Federation*

^{1, 2, 3, 5} *National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

¹ <http://orcid.org/0000-0003-4764-4842>

² <https://orcid.org/0000-0003-1868-9793>

³ <https://orcid.org/0000-0003-3655-6505>

⁴ <https://orcid.org/0000-0001-5016-7288>

⁵ <https://orcid.org/0000-0003-3030-2580>

Summary. The life activity of modern man is continuously associated with increased mental and physical stress, which determines the interest in the search for factors limiting the development of stress reactions. Despite the rather extensive research on the study of ways to improve the level of performance and quality of human life in modern conditions, most of them do not take into account the chronobiological basis of living systems. In this regard the purpose of this study was to investigate the adaptive-compensatory reactions of experimental animals in the winter period of the year in response to the sequential effect of circadian desynchronization and chronic physical load. The study was conducted on laboratory animals of the Wistar line ($N = 80$) during the winter solstice. Light desynchronization was modeled by deprivation of light or darkness for 10 days, swimming test was used as physical activity until complete fatigue. Balneological procedures of post-stressor recovery were water and antler baths. Functional resistance of the organism in relation to stress factors was evaluated by the level of the main hormone of the stress-realizing system - corticosterone and enzymes of the main metabolic pathways - aspartateaminotransferase (AST), alanineaminotransferase (ALT) and cardiac isoform of creatine phosphokinase (CK-MB). According to the results of the study, stress with exercise provoked a 3.5-fold increase in corticosterone in the blood serum of laboratory animals compared to the intact group (*See Table*). Simultaneously, functional dysregulation of energy metabolism was observed, as evidenced by a significant ($P_0 < 0.05$) increase in the level of aminotransferases ALT, AST and cardiac fraction of CK-MB. Light deprivation in winter promotes the formation of cross-adaptation in animals, stabilizing the organism at hormonal and metabolic levels in response to the action of physical activity. At the same time, darkness deprivation disrupts the processes of energy metabolism, significantly reducing ALT activity and increasing the level of cardiac fraction of CK-MB. Restorative measures by means of water baths limited the stress-response at the level of adrenal glands, but had no effect

on the studied enzymes. Immersion of animals in antler baths in conditions of dark deprivation increased functional load on adaptation mechanisms of an organism and provoked exhaustion of stress-realizing system, not changing thus activity of studied enzymes, and in conditions of light deprivation antler baths limited exhausting action of stress of physical load at the level of adrenals, restoring functioning of an organism after action of stress-factors. Thus, taking into account all of the above, it is obvious that the obtained results indicate the importance of taking into account the chronobiology of physiological processes of the organism in the development and implementation of preventive and health-improvement-rehabilitation measures in order to increase their effectiveness.

The article contains 1 Table, 25 References.

Keywords: winter season, stress, adaptation, corticosterone, aspartate aminotransferase, alanine aminotransferase, creatine phosphokinase-MB

Funding: The study was conducted within the framework of the state assignment of the Federal Medical and Biological Agency of Russia.

For citation: Doroshenko OS, Zamoshchina TA, Gostyukhina AA, Zhukova OB, Svetlik MV. Peculiarities of adaptive-adaptive reactions of laboratory animals to multicomponent stress in the winter period of the year *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;68:143-156. doi: 10.17223/19988591/68/8

Введение

Основой временной организации жизнедеятельности живой системы являются суточные и сезонные биоритмы [1]. Сезонные биоритмы определяют адаптацию организма к изменяющимся природно-климатическим условиям, главным образом, связанным с продолжительностью светового дня [2]. Как известно, влияние сезонных изменений условий среды заключается в перенастройке вегетативных функций организма и модуляции динамики физиологических, биохимических и иммунологических процессов [3]. В свою очередь, хронобиологическая зависимость физиологических процессов в значительной степени определяет специфику ответной реакции организма на воздействие различных факторов [4]. Главными индикаторами уровня адаптационных процессов организма выступают параметры стресс-реализующей системы, обеспечивающие нейромодуляторную регуляцию стресс-индуцированных реакций организма [5]. Основным результатом активации стресс-системы является модуляция метаболических реакций в органах и тканях, ответственных за адаптацию организма, увеличивая их энергообеспечение [6, 7]. Главной адаптивной реакцией организма является увеличение основных регуляторных ферментов, участвующих в мобилизации энергетических ресурсов, тем самым обеспечивая устойчивость организма на клеточном уровне [8, 9]. Среди многочисленных ферментов, регулирующих интенсивность биоэнергетических процессов, наиболее важное диагностическое значение имеет активность изоформы креатинфосфокиназы (КФК-МВ), аминотрансфераз – аспартатаминотрансферазы (АСТ) и аланинаминотрансферазы (АЛТ) [10]. Изофермент креатинфосфокиназа-МВ является специфичным ферментом клеток миокарда, поскольку в сократительных кардиомиоцитах его активность составляет 15–42% от общей активности

КФК в организме [11]. Главная функция креатинфосфокиназы заключается в регулировании процессов энергообразования за счёт транспорта фосфатов с помощью креатинфосфатного челночного механизма из митохондрий к АТ-Фазам. В медицинской практике значение данного фермента является высокоспецифичным индикатором повреждения сердечной мышцы [9, 12].

Ферменты АСТ и АЛТ играют ключевую роль в метаболизме важнейших глюкогенных аминокислот в организме – аспарагиновой кислоты и аланина. Аспаратаминотрансфераза преимущественно локализуется на митохондриях органов, таких как сердце, печень, скелетная мускулатура, нервная ткань и почки. Активность АСТ отражает интенсивность работы митохондрий и эффективность протекания реакций цикла трикарбоновых кислот, в связи с чем в клинической практике значение этого фермента позволяет оценить степень напряжения метаболизма в одном из органов, характеризующихся наибольшей активностью данного энзима [13]. Кроме того, АСТ является одним из ранних маркеров повреждения сердечной мышцы [14]. АЛТ-фермент осуществляет интеграцию белкового и углеводного обмена через активацию глюкозо-аланинового шунта и играет ключевую роль в энергообеспечении, главным образом, печени, а также сердца, скелетной мускулатуры, поджелудочной железы, легких и селезенки. Значение данного фермента отражает степень направленности и глубины адаптационных изменений, а также повреждений перечисленных органов [13].

На сегодняшний день, ввиду урбанизации населения, физиологический ритм активности человека синхронизирован с ритмом его социальной активности. В связи с этим организм современного человека помимо климатических и сезонных факторов подвержен дополнительному напряжению со стороны психогенных факторов, что усиливает функциональную нагрузку на компенсаторные механизмы за счёт увеличения расходования физиологических резервов [15, 16]. По этой причине не утрачивают своей актуальности исследования, направленные на изучение способов повышения уровня работоспособности и качества жизни человека в современных условиях. Однако большинство исследований не учитывают хронофизиологический аспект функционирования живых организмов. В связи с этим целью настоящего исследования явилось изучение особенности реагирования лабораторных животных на метаболическом и гормональном уровнях на последовательное действие световых десинхронозов и физической нагрузки в зимний период года, а также возможности их коррекции с помощью бальнеологических процедур.

Методы исследования

Исследование проведено в период зимнего солнцестояния (21 декабря $\pm$ 2 дня) на лабораторных крысах линии Wistar массой 220–250 г. Животных разделили на 8 экспериментальных групп по 10 особей в каждой группе. Группа 1 – интактная, без каких-либо воздействий, группа 2 – животные, находившиеся в естественных условиях освещения, которым предъявляли тест «плавание до отказа» в течение 5 дней подряд, группа 3 – животные,

находившиеся в условиях световой депривации с последующим предъявлением плавательного теста в течение 5 дней подряд, группа 4 – животные, находившиеся в условиях световой депривации с последующим предъявлением плавательного теста в течение 5 дней подряд и реабилитацией с помощью водных ванн в количестве 10 процедур, группа 5 – животные, находившиеся в условиях световой депривации с последующим предъявлением плавательного теста в течение 5 дней подряд и реабилитацией с помощью пантовых ванн в количестве 10 процедур, группа 6 – животные, находившиеся в условиях темновой депривации с последующим предъявлением плавательного теста в течение 5 дней подряд, группа 7 – животные, находившиеся в условиях темновой депривации с последующим предъявлением плавательного теста в течение 5 дней подряд и реабилитацией с помощью водных ванн в количестве 10 процедур, группа 8 – животные, находившиеся в условиях темновой депривации с последующим предъявлением плавательного теста в течение 5 дней подряд и реабилитацией с помощью пантовых ванн в количестве 10 процедур [17].

Световые десинхронозы у животных моделировали с помощью помещения их на 10 дней в условия либо полного затемнения 2-3 LX (группа № 3 – ТТ-режим), либо непрерывного освещения 150 LX (группа № 6 – СС-режим) (18). В качестве стресса физической нагрузки применяли плавательный тест до полного утомления [19]. Тестирование проводили ежедневно в течение 5 дней в утренние часы. Группам 4, 6 и 5, 8 после стресс-воздействий проводили реабилитационные мероприятия посредством водных и пантовых ванн.

В конце эксперимента животных выводили с помощью метода декапитации под CO₂ наркозом в соответствии с Хельсинкской декларацией Всемирной медицинской ассоциации о гуманном отношении к животным и приказом Минздрава СССР № 577 от 12.08.1977 «Правила проведения работ с использованием экспериментальных животных» [20]. Исследование одобрено локальным этическим комитетом ФГБУН ТНИИКиФ ФМБА России (протокол № 3 от 22.03.2012 г.). Стекающую при декапитации кровь собирали в чистую центрифужную пробирку для получения сыворотки с целью дальнейшего определения исследуемых биохимических и гормональных показателей. Определение гормона кортикостерона осуществляли с помощью иммуноферментного метода с использованием поликлональных антител кортикостерона в соответствии с рекомендациями производителя тест-систем «IBL», Германия. Оценку активности креатинфосфокиназы-МВ выполняли энзиматическим кинетическим иммунологическим методом с использованием набора реагентов пр-ва ООО «Ольвекс Диагностикум» (Санкт-Петербург). Измерение активности трансаминаз АЛТ и АСТ проводили энзиматическим кинетическим методом с использованием набора реагентов пр-ва ООО «Ольвекс Диагностикум» (Санкт-Петербург).

Статистическую обработку результатов проводили с использованием стандартного пакета программ StatSoft Statistica v8.0. Уровень статистической значимости различий определяли с помощью непараметрического кри-

терия Манна–Уитни (U-тест). Различия считались статистически значимыми при уровне значимости $p < 0,05$. Для устранения эффекта множественных сравнений вводили поправку Бонферони.

Результаты исследования и обсуждение

Анализ результатов настоящего исследования показал, что зимой, в период минимальной продолжительности светового дня, концентрация кортикостерона в сыворотке крови интактной группы крыс № 1 была почти в два раза ниже его содержания в летний период, установленного нами в более ранних исследованиях [21]. При этом в ответ на действие физической нагрузки у животных контрольной группы № 2 регистрировали значительный гормональный сдвиг со стороны надпочечников в сторону увеличения содержания кортикостерона в сыворотке крови в 3,5 раза относительно интактной группы животных (таблица). Анализ биохимического статуса животных контрольной группы показал, что под действием физической нагрузки у животных происходило значительное повышение активности аминотрансфераз АЛТ и АСТ относительно интактной группы. Наблюдаемая ферментемия является компенсаторной реакцией скелетных мышц и других тканей на повышенные энергетические затраты организма под действием физической нагрузки. В результате происходит изменение структуры клеточных мембран и нарушается их проницаемость, что влечет за собой элиминацию клеточных ферментов в кровяное русло. Кроме того, на значительное напряжение функциональной активности регуляторных систем у животных контрольной группы указывает статистически значимое увеличение сердечной фракции КФК-МВ, свидетельствующее о разрушении кардиомиоцитов по причине функциональной перегрузки миокарда под действием интенсивной физической нагрузки.

Уровень кортикостерона, КФК-МВ, АЛТ и АСТ в сыворотке крови лабораторных крыс под влиянием различных стресс-нагрузок в период зимнего солнцестояния (21 декабря $\pm$ 2 дня)

[Levels of corticosterone, CK-MB, ALT and AST in the blood serum of laboratory rats under the influence of various stress loads during the winter solstice (December 21 $\pm$ 2 days)]

Исследуемые показатели [Indicators studied]				
Группы животных [Animal groups] (N = 10)	Кортикостерон, нг/ммоль [Corticosterone], ng/mmol	АЛТ (Е/л) [ALT, U/L]	АСТ (Е/л) [AST, U/L]	КФК-МВ нг/мл [CK-MB ng/mL]
Интактная (1) [Intact] (1)	29,4 (23,9; 40,2)	42,29 (38,93; 47,68)	203,4 (164,9; 219,1)	8 (3,2; 12,5)
ЕО+ФН (2) [NL+ PE] (2)	104,1 (62; 127,7) $p_0 < 0,001$	70,9 (53,9; 87,6) $p_0 < 0,05$	207,9 (197,6; 210,2) $p_0 < 0,05$	35,2 (33,6; 35,7) $p_0 < 0,05$
ТТ + ФН (3) [DD + PE] (3)	34,8 (25,1; 57,4) $p_0 < 0,05$	62,2 (54,4; 69) $p_0 < 0,05$	199,2 (183,9; 204,6)	6,8 (4,6; 9,9) $p_1 < 0,001$

Исследуемые показатели [Indicators studied]				
Группы животных [Animal groups] (N = 10)	Кортикостерон, нг/ммоль [Corticosterone], ng/mmol	АЛТ (Е/л) [ALT, U/L]	АСТ (Е/л) [AST, U/L]	КФК-МВ нг/мл [CK-MB ng/mL]
	$p_1 < 0,05$	$p_1 < 0,05$		
ТТ+ФН+ водные ванны (4) [DD + PE + water baths (4)]	35,5 (26,8; 62,7) $p_1 < 0,05$	69,54 (56,86; 71,93) $p_0 < 0,01$	204,1 (174,9; 254) $p_0 < 0,05$ $p_1 < 0,05$	6,6 (4,8; 11,4) $p_1 < 0,05$
ТТ+ФН+ пантовые ванны (5) [DD + PE + antler baths] (5)	45,5 (40,7; 47,4) $p_0 < 0,001$ $p_1 < 0,001$	44,7 (38; 47,94) $p_1 < 0,05$	194,3 (182,2; 216,9) $p_1 < 0,05$	7,4 (5,4; 15,5) $p_1 < 0,05$
СС+ФН (6) [LL + PE] (6)	37,5 (29,7; 41,8) $p_0 < 0,001$ $p_1 < 0,001$	40,4 (174,9; 254) $p_1 < 0,05$	244,1 (4; 8) $p_0 < 0,05$ $p_1 < 0,01$	18,3 (8,5; 21,7) $p_0 < 0,001$ $p_1 < 0,001$
СС+ФН+ водные ванны (7) [LL + PE + water baths] (7)	30 (25,7; 36,3) $p_1 < 0,001$	36,9 (27,9; 40,4) $p_0 < 0,05$ $p_1 < 0,01$ $p_2 < 0,001$	243,6 (157,6; 244) $p_0 < 0,05$ $p_1 < 0,05$ $p_2 < 0,05$	15,7 (5,47; 19,3) $p_0 < 0,05$ $p_1 < 0,01$
СС+ФН+ пантовые ванны (8) [LL + PE + antler baths] (8)	16,8 (3,5; 22,3) $p_0 < 0,01$ $p_1 < 0,001$	40,9 (38,7; 44,12) $p_0 < 0,05$ $p_1 < 0,05$ $p_2 < 0,05$	204,3 (184; 218,8) $p_0 < 0,05$ $p_1 < 0,01$ $p_2 < 0,05$ $p_3 < 0,05$	13 (7,1; 42) $p_0 < 0,05$ $p_1 < 0,05$

Примечание. ЕО – естественное освещение, ФН – физическая нагрузка, СС – темновая депривация, ТТ – световая депривация. Результаты представлены в виде $Me [Q1; Q3]$, p_0 – уровень статистической значимости по отношению к интактной группе, p_1 – уровень статистической значимости по отношению к группе ЕО+ФН, p_2 – уровень статистической значимости по отношению к группам со световыми десинхронозами (СС- или ТТ-режимы) и физической нагрузкой, p_3 – уровень статистической значимости по отношению к группам со световыми десинхронозами (СС- или ТТ-режимы), физической нагрузкой и водными или пантовыми ваннами.

[Note. NL - natural light; PE - physical exercise, LL - dark deprivation regime; DD - light deprivation regime; WB - water baths; A - antler baths. The results are presented as $Me [Q1; Q3]$; p_0 - level of statistical significance versus intact group; p_1 - versus the NL+PE group; p_2 - versus groups with light desynchronization (LL - or DD-regime) and physical exercises; p_3 - versus groups with light desynchronization (LL - or DD-regime) and physical exercises with water baths].

Предъявление физической нагрузки группам животных № 3 и 6 с изменённым световым режимом (световая и темновая депривации) не изменило содержание гормона стресс-реализующей системы, оно оставалось на том же уровне, что и в интактной группе (см. таблицу). Вероятно, предварительный световой десинхроноз выступил в роли дополнительного стресс-фактора, что способствовало формированию феномена перекрестной адаптации [22], тем самым повысив резистентность гипофизарно-надпочечниковой системы к последующему действию длительной физической нагрузки. При

этом значение исследуемых тканевых ферментов напрямую зависело от типа освещенности, куда помещали животных. Так, в группе животных, содержащихся 10 дней в постоянной темноте, уровень трансаминаз АЛТ и АСТ был увеличен относительно интактной группы, но при этом статистически значимо ниже аналогичного показателя у животных контрольной группы № 2. Кроме того, уровень фракции КФК-МВ был статистически значимо ниже его значения в контрольной группе животных и соответствовал таковому значению в интактной группе. На основании вышеизложенного наблюдаемую ферментемию можно расценивать естественным механизмом адаптации функциональных систем организма, обусловленную интенсификацией энергетических процессов под действием физической нагрузки. В группе животных, находившихся 10 дней в условиях постоянного освещения, содержание фермента АЛТ было значительно снижено относительно как контрольной группы № 2, так и интактной группы. При этом уровень АСТ был достоверно выше относительно интактной № 1 и контрольной № 2 групп. Что касается сердечной фракции КФК-МВ, то зарегистрировано её достоверное увеличение по отношению к интактной группе. Полученные результаты позволяют полагать, что в зимнее время с коротким световым периодом расширение светлой фазы суток, не соответствующее генетической программе, оказывает дезадаптивный эффект на физиологические системы, обеспечивающие адаптационно-приспособительные процессы организма. В результате нарушаются специфические механизмы адаптации, осуществляющие перестройку метаболических реакций и энергетического обмена, направленных на эффективную реализацию энергетических субстратов.

Постстрессорная реабилитация с помощью водных ванн независимо от типа депривации стабилизировала содержание гормона кортикостерона, приблизив его значение к аналогичному показателю в интактной группе (см. таблицу). При этом на энергетическом уровне водные ванны не оказали реабилитирующего действия, поскольку уровень трансаминаз и изофермента КФК-МВ оставался таким же, как и в соответствующих контрольных группах № 3 и № 6.

Коррекция функциональных резервов пантовыми ваннами после последовательного действия стрессоров индуцировала разную реакцию со стороны организма животных в зависимости от типа депривации (см. таблицу). В условиях последовательного действия СС-десинхронизации и физической нагрузки пантовые ванны достоверно снизили содержание глюкокортикоида относительно интактной и контрольной групп, что свидетельствует о значительном истощении функциональных резервов на уровне надпочечников, а следовательно, о сниженной адаптивно-приспособительной реакции гипофизарно-надпочечниковой системы. На биохимические показатели пантовые ванны также не оказали нормализующего действия, а лишь закрепили эффект темновой депривации на уровне ферментов энергетического обмена, поскольку уровень аминотрансфераз АЛТ и АСТ соответствовал уровню в контрольной группе № 3. Кроме того, уровень сердечной фракции КФК-МВ значительно повысился относительно интактной и контрольной

группы № 6. Полученные результаты согласуются с имеющимися литературными данными, согласно которым сужение темной фазы суток оказывает более существенное негативное воздействие на адаптивно-приспособительные механизмы организма, снижая устойчивость последнего в отношении действия стрессирующих агентов [23–25]. Исходя из этого, вероятно, бальнеопроцедура в виде пантовых ванн подобным образом выступила в качестве дополнительного стрессирующего фактора на организм животных, что в комплексе со световыми десинхронозами и физическим переутомлением превысило резервные возможности экспериментальных животных. А вот в условиях ТТ-десинхроноза и физической нагрузки пантовые ванны, напротив, увеличили содержание кортикостерона относительно интактной группы, однако его значение было всё же ниже в сравнении с контрольной группой животных. При этом результат биохимического анализа не показал положительного влияния пантовых ванн на функциональные резервы организма. Реабилитация животных посредством пантовых ванн аналогичным образом закрепила эффект световой депривации на уровень исследуемых биохимических показателей. Следовательно, в условиях световой депривации постстрессорная реабилитация с помощью пантовых ванн сгладила повреждающее действие стресса физической нагрузки, повысив устойчивость организма животных на действие стресс-фактора исключительно на гормональном, но не энергетическом уровне.

Результаты настоящего исследования согласуются с результатами, полученными нами в ранее проведенных исследованиях по изучению адаптивных реакций лабораторных животных в зимний период года на уровне поведения [21]. Зимой в ответ на действие стрессирующих факторов у животных отмечалось развитие неодинаковых поведенческих стратегий в тесте «открытое поле» в зависимости от вида действующего стрессора. Физическая нагрузка активировала пассивно-оборонительную форму поведения, повысив уровень отрицательного эмоционального напряжения, СС-режим также подавил активно-поисковую составляющую в паттернах поведения, при этом ТТ-режим несколько ослабил стресс физической нагрузки. Реабилитация пантовыми ваннами в условиях темновой депривации усилила стрессирующее действие физической нагрузки, а в условиях световой депривации, напротив, ослабила. Сопоставив результаты исследования метаболических реакций энергетического обмена с результатами исследования поведенческих реакций, выявлен, что в зимний период года организм экспериментальных животных демонстрирует сниженный адаптивный потенциал на всех уровнях приспособительных механизмов.

Заключение

Результаты нашего исследования показали, что в зимний период с минимальной продолжительностью светового дня организм животных проявляет сниженную функциональную устойчивость на действие раздражающих факторов различного генеза. Зимой стресс физической нагрузки провоцирует формирование комплекса адаптационных реакций, выходящего за

рамки физиологических, что может повлечь за собой истощение резервных возможностей организма и развитие патологических процессов. Темновая депривация в этот период года нарушает механизм работы функциональных систем, регулирующих энергетический обмен в условиях повышенной физической нагрузки, а световая депривация, напротив, повышает адаптивно-приспособительные реакции животных, формируя адекватный ответ со стороны стресс-активирующей системы и метаболизма. Реабилитационные мероприятия с помощью пантовых ванн в сезон с коротким световым периодом на СС-режиме дополнительно нагружают функциональные системы, обеспечивающие физиологическую адаптацию гипоталамико-надпочечниковой системы к стрессирующим воздействиям, а в условиях ТТ-режима способствуют ограничению истощающего действия физической нагрузки на стресс-реализующую систему.

Таким образом, исходя из полученных результатов проведенного исследования, очевидно, что эффективность адаптивно-приспособительных механизмов организма проявляет сезонную зависимость. По этой причине для достижения положительного эффекта при проведении реабилитационных мероприятий необходимо учитывать исходное функциональное состояние и резервные возможности организма в конкретный сезон года.

Список источников

1. Bolhuis J.J., Giraldeau L.A. *The Behavior of Animals: Mechanisms, Function, and Evolution*. New Jersey : Wiley-Blackwell, 2021. 528 p.
2. Рагозин О.Н., Бочкарев М.В. Влияние фотопериодизма северного региона на биологические ритмы человека в норме и патологии. М. : Медицинское информационное агентство, 2012. С. 119–135.
3. Batotsyrenova E.G., Bakulev S.E., Nevzorova T.G., Ivanov M.B., Kashuro V.A., Zolotoverkhaja E.A., Kostrova T.A., Sharabanov A.V. Changes in the Biorhythms of Biochemical Parameters in Animals with Modeled Acute Desynchronization // *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*. 2020. Vol. 170. PP. 191–195. doi: 10.1007/s10517-020-05030-1
4. Томова Т.А., Замошина Т.А., Федоруцева Е.Ю., Светлик М.В. Сезонные влияния пептида gly-pro на секреторную функцию желудка у крыс с разной реактивностью центральной нервной системы // *Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология*. 2017. № 6. С. 66–71.
5. Кривошеков С.Г. Биоритмологические маркеры дизадаптации при вахтовом труде на Севере // *Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова*. 2012. Т. 98, № 1. С. 57–71.
6. Timmermans S., Souffriau J., Libert C. General Introduction to Glucocorticoid Biology // *Front. Immunol.* 2019. № 10. PP. 1–17. doi: 10.3389/fimmu.2019.01545
7. Jiang X., Wang J., Luo T., Qian L. Impaired hypothalamic-pituitary-adrenal axis and its feedback regulation in serotonin transporter knockout mice // *Psychoneuroendocrinology*. 2009. Vol. 34, № 3. PP. 317–331. doi: 10.1016/j.psyneuen.2008.09.011
8. Banfi G., Colombini A., Lombardi G. Metabolic markers in sports medicine // *Adv Clin Chem*. 2012. Vol. 56. PP. 1–54. doi: 10.1016/b978-0-12-394317-0.00015-7
9. Cervellin G., Comelli I., Lippi G. Rhabdomyolysis: historical background, clinical, diagnostic and therapeutic features // *Clin Chem Lab Med*. 2010. Vol. 48, № 6. PP. 749–756. doi: 10.1515/CCLM.2010.151
10. Silva M., Santos F., Lagares L., Macedo R., Takanami L., Almeida L., Bomfim E., Santos C. Physical Exercise and Changes in AST/ALT Rates in Non-Alcoholic Fatty Liver

- Disease: A Systematic Review of Clinical Trials // Preprints. 2023. 2023040318. doi: 10.20944/preprints202304.0318.v1
11. Yoshioka G., Tanaka A., Sonoda Sh., Kaneko T., Hongo H., Yokoi K., Natsuaki M., Node K. Importance of reassessment to identify trajectories of chronic transition of clinical indicators in post-myocardial infarction management // Cardiovascular Intervention and Therapeutics. 2024. Vol. 39. PP. 234–240. doi: org/10.1007/s12928-024-01000-w
 12. Koch A.J., Pereira R., Machado M. The creatine kinase response to resistance exercise // Musculoskelet Neuronal. Interact. 2014. № 14. PP. 68–77.
 13. Винничук Ю.Д. Чикина И.В. Маркеры повреждения мышечной ткани у спортсменов // Вестник проблем биологии и медицины. 2016. № 3. С. 288–293.
 14. Pasupathi P., Raou Y.Y., Farook J. The Combinational Effect of Cardiac and Biochemical Markers in Diabetic Patients with Cardiovascular Disease // International journal of Current Biological and Medical Science. 2011. Vol. 1, № 2. PP. 30–34.
 15. Gianaros Pj, Wager Td. Brain-body pathways linking psychological stress and physical health // Curr. Dir. Psychol. Sci. 2015. Vol. 24, № 4. PP. 313–321. doi: 10.1177/0963721415581476
 16. Costa-Mattioli M., Walter P. The integrated stress response: from mechanism to disease // Science. 2020. № 368. Art. no. 6489. doi: 10.1126/science.aat5314
 17. Суцевский В.И. Способ приготовления раствора из пантов для физиотерапии. Патент РФ на изобретение № 2 111 003 с1/ 20.05, 1998.
 18. Замощина Т.А. Лития оксидутират и ритмическая структура активно-поискового поведения и температуры тела крыс в условиях постоянного освещения // Экспериментальная и клиническая фармакология. 2000. Т. 63, № 2. С. 12–15.
 19. Гостюхина А.А., Зайцев К.В., Замощина Т.А., Светлик М.В., Жукова О.Б., Абдулкина Н.Г., Зайцев А.А., Воробьев В.А. Способ моделирования физического переутомления у крыс в условиях десинхронозов. Патент РФ на изобретение № 2617206/ 21.04.2017. Бюл. № 12.
 20. РФ ГОСТ р-53434-2009. Принципы надлежащей лабораторной практики. М. : Стандартинформ, 2010. 16 с.
 21. Замощина Т.А., Гостюхина А.А., Прокопова А.В., Зайцев К.В., Ярцев В.В., Дорошенко О.С., Жукова О.Б. Экспериментальное исследование особенностей постстрессовного восстановления психофизиологических функций с помощью бальнеопроцедур в период солнцестояний // Вопросы курортологии, физиотерапии и лечебной физической культуры. 2022. Т. 99, № 1. С. 56–63. doi: 10.17116/kurort20229901156
 22. Меерсон Ф.З. Адаптационная медицина: концепция долговременной адаптации. М. : Дело, 1993. 138 с.
 23. Bobok M.N., Kozin S.V., Pavlova L.A. The effect of the light desynchronization on the forced swimming duration of laboratory mice // American Scientific Journal. 2016. № 6. PP. 7–9.
 24. Арешидзе Д.А. Влияние темновой депривации на ультраструктуру и митохондриальный аппарат гепатоцитов крыс // Морфология. 2023. Т. 161, № 3. С. 53–60. doi: 10.17816/morph.628955
 25. Батоцыренова Е.Г., Бакулев С.Е., Невзорова Т.Г., Иванов М.Б., Кашуро В.А., Золотоверхая Е.А., Кострова Т.А., Шарабанов А.В. Изменение ритмов биохимических показателей при моделировании острого десинхроноза // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2020. Т. 170, № 8. С. 155–159. doi: 10.1007/s10517-020-05030-1

References

1. Bolhuis JJ, Giraldeau LA. The Behavior of Animals: Mechanisms, Function, and Evolution. New Jersey: Wiley-Blackwell; 2021. 528 p.
2. Ragozin ON, Bochkarev MV. Vliyanie fotoperiodizma severnogo regiona na biologicheskie ritmy cheloveka v norme i patologii [The influence of photoperiodism in the

- northern region on human biological rhythms in normal and pathological conditions]. Moscow: OOO «Medicinskoe informacionnoe agentstvo»; 2012. pp. 119-135. In Russian
3. Batotsyrenova EG, Bakulev SE, Nevzorova TG, Ivanov MB, Kashuro VA, Zolotoverkhaja EA, Kostrova TA, Sharabanov AV. Changes in the Biorhythms of Biochemical Parameters in Animals with Modeled Acute Desynchronosis. *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*. 2020;170:191-195. doi: 10.1007/s10517-020-05030-1
4. Tomova TA, Zamoshchina TA, Fedoruceva EYU, Svetlik MV. Sezonnye vliyaniya peptida gly-pro na sekretornuyu funkciyu zheludka u kryss s raznoj reaktivnost'yu central'noj nervnoj sistemy [Seasonal effects of gly-pro peptide on gastric secretory function in rats with different reactivity of the central nervous system]. *Ehksperimental'naya i klinicheskaya gastroenterologiya*. 2017;6:66-71. In Russian
5. Krivoshchekov SG. Bioritmologicheskie markery dizadaptatsii pri vakhtovom trude na Severe [Biorhythmic markers of disadaptation during shift work in the North]. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova*. 2012;1:57-71. In Russian
6. Timmermans S, Souffriau J, Libert C. General Introduction to Glucocorticoid Biology. *Front. Immunol*. 2019;10:1-17. doi: 10.3389/fimmu.2019.01545
7. Jiang X, Wang J, Luo T, Qian L. Impaired hypothalamic-pituitary-adrenal axis and its feedback regulation in serotonin transporter knockout mice. *Psychoneuroendocrinology*. 2009;34(3):317-331. doi: 10.1016/j.psyneuen.2008.09.011
8. Banfi G, Colombini A, Lombardi G. Metabolic markers in sports medicine. *Adv Clin Chem*. 2012;56:1-54. doi: 10.1016/b978-0-12-394317-0.00015-7
9. Cervellin G, Comelli I, Lippi G. Rhabdomyolysis: historical background, clinical, diagnostic and therapeutic features. *Clin Chem Lab Med*. 2010;48(6):749-756. doi: 10.1515/CCLM.2010.151
10. Silva M, Santos F, Lagares L, Macedo R, Takanami L, Almeida L, Bomfim E, Santos C. Physical Exercise and Changes in AST/ALT Rates in Non-Alcoholic Fatty Liver Disease: A Systematic Review of Clinical Trials. *Preprints*. 2023;2023040318. doi: org/10.20944/preprints202304.0318.v1
11. Yoshioka G, Tanaka A, Sonoda Sh, Kaneko T, Hongo H, Yokoi K, Natsuaki M, Node K. Importance of reassessment to identify trajectories of chronic transition of clinical indicators in post-myocardial infarction management. *Cardiovascular Intervention and Therapeutics*. 2024;39:234-240. doi: 10.1007/s12928-024-01000-w
12. Koch AJ, Pereira R, Machado M. The creatine kinase response to resistance exercise. *Musculoskeletal Neuronal. Interact*. 2014;14:68-77.
13. Vinnichuk YUD, Chikina IV. Markery povrezhdeniya myshechnoj tkani u sportsmenov [Markers of muscle tissue damage in athletes]. *Vestnik problem biologii i mediciny*. 2016;3:288-293. In Russian
14. Pasupathi P, Raoa YY, Farook J. The Combinational Effect of Cardiac and Biochemical Markers in Diabetic Patients with Cardiovascular Disease. *International journal of Current Biological and Medical Science*. 2011;1(2):30-34.
15. Gianaros Pj, Wager Td. Brain-body pathways linking psychological stress and physical health. *Curr. Dir. Psychol. Sci*. 2015;24(4):313-321. doi: 10.1177/0963721415581476
16. Costa-Mattioli M, Walter P. The integrated stress response: from mechanism to disease. *Science*. 2020;368:6489. doi: 10.1126/science.aat5314
17. Sushchevskij VI. Sposob prigotovleniya rastvora iz pantov dlya fizioterapii [Method for preparing a solution from antlers for physiotherapy]. Patent RF na izobretenie № 2 111 003 c1/ 20.05, 1998. In Russian
18. Zamoshchina TA. Litiya oksibutirat i ritmicheskaya struktura aktivno-poiskovogo povedeniya i temperatury tela kryss v usloviyakh postoyannogo osveshcheniya [Lithium hydroxybutyrate and the rhythmic structure of active-search behavior and body temperature in rats under constant lighting conditions]. *Ehksperimental'naya i klinicheskaya farmakologiya*. 2000;63(2):12-15. In Russian
19. Gostyukhina AA, Zajcev KV, Zamoshchina TA, Svetlik MV, Zhukova OB, Abdulkina NG, Zajcev AA, Vorob'ev VA. Sposob modelirovaniya fizicheskogo pereutomleniya u kryss v

- usloviyakh desinkhronozov [A method for modeling physical fatigue in rats under conditions of desynchronization]. Patent RF na izobretenie № 2617206/ 21.04.2017. Byul. № 12.
20. RF GOST r-53434-2009. Principy nadležashchej laboratornoj praktiki [Principles of Good Laboratory Practice]. Moscow: Standartinform; 2010. 16 p.
 21. Zamoshchina TA, Gostyukhina AA, Prokopova AV, Zajcev KV, Yarcev VV, Doroshenko OS, Zhukova OB. Ehksperimental'noe issledovanie osobennostej poststressornogo vosstanovleniya psikhofiziologicheskikh funkcij s pomoshch'yu bal'neoprocudur v period solncestoyanij [Experimental study of the features of post-stress recovery of psychophysiological functions using balneotherapy during the solstices]. *Voprosy kurortologii, fizioterapii i lechebnoj fizicheskoj kul'tury*. 2022;99(1):56-63. doi: 10.17116/kurort20229901156
 22. Meerson FZ. Adaptacionnaya medicina: koncepciya dolgovremennoj adaptacii [Adaptive medicine: the concept of long-term adaptation]. Moscow: Delo; 1993. 138 p. In Russian
 23. Bobok MN, Kozin SV, Pavlova LA. The effect of the light desynchronization on the forced swimming duration of laboratory mice. *American Scientific Journal*. 2016;6:7-9.
 24. Arshidze DA. Vliyanie temnovoj deprivacii na ul'trastrukturu i mitokhondrial'nyj apparat gepatocitov krys. *Morfologiya*. 2023;161(3):53-60. doi: 10.17816/morph.628955
 25. Batotsyrenova EG, Bakulev SE, Nevzorova TG, Ivanov MB, Kashuro VA, Zolotoverkhaya EA, Kostrova TA, Sharabanov AV. Changes in the rhythms of biochemical parameters when modeling acute desynchronization. *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*. 2020;170(8):155-159. doi: 10.1007/s10517-020-05030-1

Информация об авторах:

Дорошенко Ольга Сергеевна, м.н.с. экспериментальной лаборатории биомедицинских технологий Федерального научно-клинического центра медицинской реабилитации и курортологии Федерального медико-биологического агентства (Москва, Россия), старший преподаватель кафедры биохимии и молекулярной биологии с курсом клинической лабораторной диагностики Сибирского государственного медицинского университета (Томск, Россия), аспирант кафедры физиологии человека и животных Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).
ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-4764-4842>

E-mail: doroshenko.olga.95@mail.ru

Замощина Татьяна Алексеевна, д-р биол. наук, проф. кафедры фармацевтической технологии и биотехнологии Сибирского государственного медицинского университета (Томск, Россия), профессор кафедры физиологии человека и животных Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).
ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1868-9793>

E-mail: beladona2015@yandex.ru

Гостюхина Алена Анатольевна, канд. биол. наук, с.н.с. экспериментальной лаборатории биомедицинских технологий Федерального научно-клинического центра медицинской реабилитации и курортологии Федерального медико-биологического агентства (Москва, Россия).
ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3655-6505>

E-mail: antariks-tomsk2015@yandex.ru

Жукова Оксана Борисовна, д-р мед. наук, в.н.с. экспериментальной лаборатории биомедицинских технологий Федерального научно-клинического центра медицинской реабилитации и курортологии Федерального медико-биологического агентства (Москва, Россия).
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5016-7288>
E-mail: limdff@yandex.ru

Светлик Михаил Васильевич, канд. биол. наук, доцент кафедры медицинской и биологической кибернетики Сибирского государственного медицинского университета (Томск, Россия), заведующий кафедрой физиологии человека и животных Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3030-2580>

E-mail: mihasv@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Olga S. Doroshenko, Junior Researcher Experimental Laboratory of Biomedical Technologies Federal Scientific and Clinical Center of Medical Rehabilitation and Balneology of the Federal Medical and Biological Agency (Moscow, Russian Federation), senior lecturer of the Department of Biochemistry and Molecular Biology with a course of clinical laboratory diagnostics of Siberian State Medical University (Tomsk, Russian Federation), postgraduate student of the Department of Human and Animal Physiology of National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-4764-4842>

E-mail: doroshenko.olga.95@mail.ru

Tatiana A. Zamoshchina, Dr. Sci. (Biol.), Professor of the Department of Pharmaceutical Technologies and Biotechnology of Siberian State Medical University (Tomsk, Russian Federation), Professor of the Department of Human and Animal Physiology of National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1868-9793>

E-mail: beladona2015@yandex.ru

Alena A. Gostyukhina, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher Experimental Laboratory of Biomedical Technologies, Federal Scientific and Clinical Center of Medical Rehabilitation and Balneology of the Federal Medical and Biological Agency (Moscow, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3655-6505>

E-mail: antariks-tomsk2015@yandex.ru

Oksana B. Zhukova, Dr. Sci. (Med.), Leading Research Scientist Experimental Laboratory of Biomedical Technologies, Federal Scientific and Clinical Center of Medical Rehabilitation and Balneology of the Federal Medical and Biological Agency (Moscow, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5016-7288>

E-mail: limdff@yandex.ru

Mikhail V. Svetlik, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof. of Department of Medical and Biological Cybernetics of Siberian State Medical University (Tomsk, Russian Federation), head of the Department of Human and Animal Physiology of National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3030-2580>

E-mail: mihasv@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 05.08.2024;
одобрена после рецензирования 10.09.2024; принята к публикации 28.12.2024.*

*The article was submitted 05.08.2024;
approved after reviewing 10.09.2024; accepted for publication 28.12.2024.*

Научная статья

УДК 591.1; 612; 612.8; 612.821

doi: 10.17223/19988591/68/9

Влияние нокаута гена TAAR1 на характеристики поведения мышей в тесте Порсолта и в приподнятом крестообразном лабиринте

**Юлия Александровна Симон¹, Екатерина Павловна Виноградова²,
Анна Владимировна Козырева³, Антон Юрьевич Александров⁴,
Вероника Михайловна Князева⁵, Людмила Николаевна Станкевич⁶,
Алиса Александровна Маркина⁷, Вероника Станиславовна Иоффе⁸,
Александр Алексеевич Александров⁹**

*^{1, 2, 3, 4, 5, 6, 9} Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург, Россия*

^{7, 8} Институт трансляционной биомедицины СПбГУ, Санкт-Петербург, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0003-0414-4995>, y.simon@spbu.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-2275-4084>, e.vinogradova@spbu.ru

³ st096320@student.spbu.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0001-5398-5526>, a.aleksandrov@spbu.ru

⁵ <https://orcid.org/0000-0002-8587-0712>, v.m.knyazeva@spbu.ru

⁶ <https://orcid.org/0000-0002-6197-3266>, l.stankevich@spbu.ru

⁷ <https://orcid.org/0009-0005-1844-5766>, st064838@student.spbu.ru

⁸ v.ioffe@spbu.ru

⁹ <https://orcid.org/0000-0002-0129-9038>, a.aleksandrov@spbu.ru

Аннотация. Целью данного исследования явилось изучение функциональной роли рецептора TAAR1, одного из представителей рецепторов следовых аминов (trace amine-associated receptors, TAARs). Изучалось поведение мышей нокаутов TAAR1-KO и мышей дикого типа WT в тесте приподнятого крестообразного лабиринта и в тесте принудительного плавания (тест Порсолта). В тесте приподнятого крестообразного лабиринта уровень двигательной и исследовательской активности, а также уровень тревожности был идентичен в обеих обследованных группах мышей (TAAR1-KO и WT). У мышей TAAR1-KO была обнаружена повышенная эмоциональная реактивность, проявляющаяся в значимом увеличении числа проявлений вегетативных реакций (число уриаций и фекальных болюсов при тестировании в приподнятом крестообразном лабиринте). При анализе поведения мышей TAAR1-KO в тесте принудительного плавания Порсолта у них было обнаружено достоверное превышение показателей по длительности и числу эпизодов иммобилизации по сравнению с группой мышей WT в течение последних 4 минут теста, что можно трактовать как усиление депрессивноподобного поведения.

Ключевые слова: TAAR1, TAAR1-KO, приподнятый крестообразный лабиринт, тест принудительного плавания Порсолта

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, номер проекта 22–25–00006.

Для цитирования: Симон Ю.А., Виноградова Е.П., Козырева А.В., Александров А.Ю., Князева В.М., Станкевич Л.Н., Маркина А.А., Иоффе В.С., Александров А.А. Влияние нокаута гена TAAR1 на характеристики поведения мышей в тесте Порсолта и в приподнятом крестообразном лабиринте // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 68. С. 157–172. doi: 10.17223/19988591/68/9

Original article

doi: 10.17223/19988591/68/9

Effect of TAAR1 knockout on behavioural characteristics of mice in the forced swim test and in the elevated plus maze test

**Yulia A. Simon¹, Ekaterina P. Vinogradova², Anna V. Kozyreva³,
Anton Y. Aleksandrov⁴, Veronika M. Knyazeva⁵, Ludmila N. Stankevich⁶,
Alice A. Markina⁷, Veronika S. Ioffe⁸, Aleksander A. Aleksandrov⁹**

^{1, 2, 3, 4, 5, 6, 9} Saint Petersburg State University, St Petersburg, Russian Federation

^{7, 8} Institute of Translational Biomedicine, Saint Petersburg State University,
St Petersburg, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0003-0414-4995>, y.simon@spbu.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-2275-4084>, e.vinogradova@spbu.ru

³ st096320@student.spbu.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0001-5398-5526>, a.aleksandrov@spbu.ru

⁵ <https://orcid.org/0000-0002-8587-0712>, v.m.knyazeva@spbu.ru

⁶ <https://orcid.org/0000-0002-6197-3266>, l.stankevich@spbu.ru

⁷ <https://orcid.org/0009-0005-1844-5766>, st064838@student.spbu.ru

⁸ v.ioffe@spbu.ru

⁹ <https://orcid.org/0000-0002-0129-9038>, a.aleksandrov@spbu.ru

Summary. The research was aimed to investigate the functional role of the TAAR1 receptor, one of the representatives of trace amine-associated receptors family (TAARs). Studies describing the behavioural profile of TAAR1-KO animals are few, sometimes contradictory, and insufficiently comprehensive in covering all aspects of behaviour. In recent years, studies using various behavioural tests have increasingly revealed changes in some aspects of behaviour in genetically modified animals. Data on differences between TAAR1-KO and WT in models of depressive-like behaviour in the forced swim test (Porsolt test) are lacking. Therefore, we decided to study the behaviour of TAAR1-KO mice in the elevated plus maze - the level of motor and exploratory behaviour, the anxiety, and depressive-like behaviour (behavioural despair) in the Porsolt test. The study was conducted on male TAAR1-KO mice ($n = 10$), with male wild type (WT) mice ($n = 9$) used as controls, with an average weight of 27 ± 0.9 g. The initial lines for TAAR1-KO and WT were 129S1/Sv and C57BL/6 mouse. The animals were obtained from the Vivarium of the Scientific Park of St. Petersburg State University at the age of 3-4 months. All animals were kept under standard conditions with access to food and water ad libitum, and a 12-hour light/dark cycle was maintained in the room. The animals were housed in individual boxes (30 cm x 15 cm x 17 cm). All experiments were conducted in accordance with international standards for conducting animal biomedical research. The experimental protocol was approved by the Ethics Committee of the Biological Faculty of St. Petersburg State University (No. 131-03-2 dated February 17, 2022). To study the anxiety, locomotor and exploratory activity, the elevated plus maze setup was used. The following parameters were recorded: the time the animal spent in the open arms, the total distance traveled, the distance in the open arms, the number of entries into the open arms, the number of rearing and head dipping

from the open arms, grooming behaviour (number, latency, and duration), and the number of fecal boluses and urinations. For each animal, the experiment lasted for 5 minutes. The level of depressive-like behaviour in animals was assessed in the Porsolt test, which was conducted 2 days after testing in the elevated plus maze. The testing time was 6 minutes. The following parameters were recorded: the duration of immobility and the number of immobility episodes. A mouse was considered immobile when floating and/or making only necessary small movements with one paw to keep the balance of its body or to keep its head above the water. Additionally, the latency to first immobility was estimated as the time of start to the first bout attempt to immobility lasting longer than 1 s, unless stated otherwise. Each behavioural test was conducted during one day on all animals from 1 p.m. to 6 p.m. The studied behaviour in both experiments was recorded on a video camera and webcam. Since the distributions of the studied variables have a number of features that exclude their normality (pronounced asymmetry of distribution and proximity of mean values to the boundary of the range of definition), non-parametric Mann-Whitney U-test was used for statistical analysis for independent samples. The critical value of the significance level was taken as $\alpha = 0.05$. Results of the study showed that in the elevated plus maze test, levels of motor and exploratory activity, and also anxiety levels, were identical in both groups of mice (TAAR1-KO and WT) (see Table 1). However, TAAR1-KO mice exhibited increased emotional reactivity, as evidenced by a significant increase in the number of vegetative reactions (urination and fecal boluses) during testing in the elevated plus maze. Analysis of TAAR1-KO mice behaviour in the forced swim test revealed a significant increase in immobility duration and number of immobility episodes during the last 4 minutes of the test compared to the WT group, indicating an enhancement of depressive-like behaviour (see Figure 1). Although the baseline level of motor and exploratory activity, as well as anxiety levels, were identical in both groups of mice under conditions of variable stress, certain changes in animal activity and anxiety were observed in TAAR1-KO mice when testing conditions or animal states (such as aging) were varied. In our study, TAAR1-KO mice exhibited a noticeable delay in their first attempts to escape from the cylinder compared to WT mice. This resulted in WT mice showing longer immobility during the first minute of the test. However, as TAAR1-KO mice began to demonstrate depressive-like passive behaviour, the situation changed and they consistently exceeded WT mice in immobility duration and number of immobility episodes during the rest of the test. Our study is the first to demonstrate the increased emotional reactivity exhibited by TAAR1-KO mice in the elevated plus maze test. Thus, in the elevated plus maze test, no statistically significant differences were found in indicators of anxiety, motor and exploratory activity between TAAR1-KO and WT mice. When testing in the elevated plus maze, significant differences were found in indicators reflecting autonomic reactions - the number of boluses and urinations. In the forced swimming test, TAAR1-KO mice showed a statistically significant increase in the immobility duration and an increase in the number of immobility episodes compared to the WT mice group.

The article contains 1 Figures, 1 Tables and 27 References.

Keywords: TAAR1, TAAR1-KO, elevated plus maze, Porsolt forced swim test

Fundings: This work was supported by the Russian Science Foundation (Grant No 22-25-00006).

Acknowledgments: We thank the Vivarium of the Science Park of St. Petersburg State University for providing mice.

For citation: Simon YA, Vinogradova EP, Kozyreva AV, Aleksandrov AY, Knyazeva VM, Stankevich LN, Markina AA, Ioffe VS, Aleksandrov AA. Effect of TAAR1 knockout on behavioural characteristics of mice in the forced swim test and in the elevated plus maze test. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;68:157-172. doi: 10.17223/19988591/68/9

Введение

Рецепторы следовых аминов (trace amine – associated receptors, TAARs) представляют собой класс метаботропных рецепторов, которые широко экспрессируются в нервной системе и в периферических тканях у позвоночных животных [1]. Обнаружение мозговой локализации одного из представителей этого семейства рецептора TAAR1 и его тесного взаимодействия с моноаминергической системой вызвало значительный интерес в связи с перспективами применения агонистов TAAR1 для терапии психических расстройств [2, 3]. TAAR1 обнаруживается в мозге млекопитающих в области кортикальных и стриарных проекций дофаминергических нейронов и в местах кортиколимбических проекций 5-НТ нейронов [4]. Кроме того, TAAR1-рецепторы сосредоточены во многих лимбических и мезолимбических структурах – гиппокампе, гипоталамусе, амигдале, в вентральной тегментальной области (VTA), ядре ложа конечной полоски, дорзальном ядре шва [5, 6] и даже в V слое коры больших полушарий [7]. Предполагается, что TAAR1 играет значимую роль в системе вознаграждения, когнитивных и эмоциональных процессах, нарушения которых связано с рядом заболеваний головного мозга [1]. *In vivo* показано, что агонисты TAAR1 демонстрируют свойства, нормализующие целый ряд психических процессов, в частности, оказывают антипсихотическое [3], антиаддиктивное [8], прокогнитивное [9] и антидепрессивное действие [10]. Более того, агонист TAAR1 (RO 5263397) оказывает модулирующее влияние на компоненты вызванных потенциалов мозга, связанные с событиями – сенсорный гейтинг (SG) и негативность рассогласования (MMN), имеющими отношение к механизмам внимания и фильтрации первичной сенсорной информации и являющимися валидными биологическими маркерами шизофрении [11, 12]. Несколько экспериментальных препаратов, действующих через систему TAAR1, находятся в фазе клинических испытаний (ClinicalTrials.gov Identifier: NCT03669640) (Identifier: NCT04512066), одобренных для лечения расстройств шизофренического спектра и негативной симптоматики при шизофрении [3]. Исследования, проведенные на животных-нокаутах по TAAR1, продемонстрировали целый спектр изменений, наблюдаемых при некоторых психических расстройствах. Показано ослабление компонента N40 слухового ВП [13] и изменение стимул-специфической адаптации к повторяющимся стимулам у TAAR1–КО мышей [14]. В некоторых работах обнаруживается дефицит преимпульсного торможения и стартл-реакции [15], увеличение продолжительности NREM-сна [16], повышенная агрессивность при отсутствии изменений уровня тестостерона [17, 18] и изменение груминга [17].

Работы, посвященные описанию поведенческого профиля животных TAAR1–КО, немногочисленны, иногда противоречивы и недостаточно полно охватывают все аспекты поведения. Исследование, проведенное Wolinsky et al., не выявило базальных отличий в двигательном и исследовательском поведении, уровне тревожности и стресс-индуцированной гипоп-

термии между мышами TAAR1–КО и WT в тесте ПКЛ [15]. Однако в работах последних лет, выполненных с применением различных поведенческих тестов, все чаще обнаруживаются изменения некоторых аспектов поведения у генномодифицированных животных [17, 19, 20]. Данные о различиях между TAAR1–КО и WT на моделях депрессивноподобного поведения в тесте вынужденного плавания (тест Порсолта) отсутствуют. В связи с этим было принято решение изучить поведение мышей нокаутов TAAR1–КО в приподнятом крестообразном лабиринте – базовый уровень двигательного и исследовательского поведения, уровень тревожности, а также депрессивноподобное поведение (поведение отчаяния) в тесте вынужденного плавания Порсолта.

Материалы и методы

Объект исследования. Исследование проводили на самцах мышей-нокаутов (knockout, KO) по гену рецептора TAAR1 ($n = 10$), в качестве контроля использовались самцы дикого типа WT ($n = 9$), средняя масса животных составила $27 \pm 0,9$ г. Оценку размеров выборки проводили с помощью метода уравнения ресурсов (resource equation) [21]. Исходными для получения TAAR1–КО и WT являлись мыши линий 129S1/Sv и C57BL/6. Животные были получены из вивария Научного парка СПбГУ в возрасте 3–4 месяцев. Все животные содержались в стандартных условиях при доступе к пище и воде *ad libitum*, в помещении поддерживался 12-часовой цикл свет–темнота. Животные размещались в одиночных боксах ($30 \times 15 \times 17$ см). До начала проведения работ животные находились в лаборатории 7–10 дней и подвергались процедуре хендлинга. Все опыты проводили в соответствии с международными нормами по проведению медикобиологических исследований с использованием животных (European Convention for the Protection of Vertebrate Animals Used for Experimentation and other Scientific Purposes, 1986). Протокол эксперимента был одобрен Этическим комитетом биологического факультета СПбГУ (номер № 131–03–2 от 17 февраля 2022 г.).

Аппаратура и методы. Для оценки локомоторной и исследовательской активности, а также уровня тревожности использовали установку «Приподнятый крестообразный лабиринт» (ПКЛ), который в настоящее время является самым распространенным тестом для оценки уровня тревожности у крыс и мышей. Тревожность, определяемая по данной методике, отражает естественный страх высоты и открытых пространств у грызунов. Уровень освещенности в центре лабиринта составлял 100 люкс [22]. Регистрировались следующие параметры: время пребывания животного в открытых рукавах, полная пройденная дистанция, дистанция в открытых рукавах, количество заходов в открытые рукава, число вертикальных стоек и свешиваний с открытых рукавов лабиринта, реакции груминга (количество, латентный период и длительность), а также количество фекальных болюсов и уриаций. Длительность пребывания в открытых рукавах ПКЛ отражает уровень тревожности животного: увеличение времени пребывания в открытых рукавах свидетельствует об уменьшении её уровня. Длительность эксперимента

для каждого животного составляла 5 минут. Мышь помещалась экспериментатором в центр лабиринта носом к открытому рукаву. После тестирования каждого животного поверхность установки протирали спиртом для уничтожения запаховых меток. Уровень депрессивноподобного поведения животных оценивался в тесте Порсолта, который проводился через 2 дня после тестирования грызунов в ПКЛ [23]. Установка представляла собой стеклянный цилиндр диаметром 20 см при высоте 45 см. Цилиндр заполняли водой на 2/3 так, чтобы помещённое в него животное могло плавать, не доставая лапами и хвостом до дна цилиндра, и при этом не имело возможности из него выбраться. Длительность тестирования составляла 6 минут. Регистрировались следующие параметры: длительность иммобилизации и количество актов иммобилизации (неподвижности). Наступление состояния иммобилизации расценивалось по полной неподвижности животного, не считая небольших движений одной лапой для поддержания равновесия, чтобы удерживать голову над поверхностью воды. Дополнительно оценивался латентный период первой иммобилизации уже с первой минуты тестирования. Иммобилизация должна была длиться не менее 1 секунды. Каждый поведенческий тест проводили в течение одного дня на всех животных с 13:00 до 18:00 часов. Исследуемое поведение в обоих опытах фиксировалось на видеокамеру SONY DCR-HC17E PAL (Japan) и вебкамеру Logitech Webcam (Switzerland).

Статистический анализ. В связи с тем, что распределения исследуемых величин имеют ряд особенностей, исключающих их нормальность (выраженная асимметрия распределения, близость средних значений к границе области определения), для статистического анализа использовали непараметрический U-критерий Манна-Уитни для независимых выборок. В качестве критического значения уровня значимости принималось $\alpha = 0,05$.

Результаты исследования и обсуждение

Оценка уровня тревожности в тесте ПКЛ не выявила статистически значимых различий в поведении между мышами TAAR1-KO и WT. Тревожность анализировалась по следующим показателям: времени пребывания в открытых рукавах, пройденной дистанции и числу заходов в открытые рукава, количеству свешиваний (таблица, раздел А). В ходе изучения характеристик груминга (таблица, раздел В), двигательной и исследовательской активности (таблица, раздел С) также не было обнаружено статистически достоверных различий между группами животных. В тесте ПКЛ значимые отличия были обнаружены только по показателям, отражающим вегетативные реакции – количество болюсов и уринаций (таблица, раздел D). Мыши в группе TAAR1-KO чаще демонстрировали уринации и значительно превосходили мышей WT по количеству болюсов.

Тест вынужденного плавания (тест Порсолта). Предварительная обработка полученных данных выявила целый ряд особенностей исследуемых величин. Оценка распределений сравниваемых величин показала, что все они демонстрируют следующие признаки: высокую асимметрию, связан-

ную с близостью нижней границы области определения, и наличие нескольких экстремальных значений, величина которых кратно превосходит выборочные оценки математического ожидания. Явная асимметрия экстремальных значений относительно математического ожидания приводит к смещению даже робастных выборочных оценок среднего. Для компенсации асимметрии распределений, связанной с присутствием экстремальных значений при статистическом оценивании различий из сравниваемых выборок, исключались по два экстремальных значения.

Поведенческий профиль TAAR-KO и WT в тесте ПКЛ
[Behavioural profile of TAAR1-KO and WT mice in the EPM test]

Параметры поведения [Behaviour parameters]	Генотип [Genotype]		p-value
	TAAR1–KO	WT	
А. Показатели уровня тревожности [Characteristics of anxiety]			
Количество заходов в открытые рукава [The number of entries into the open arms]	9,3 ± 0,9	9,8 ± 1,7	p = 0,774
Время, проведённое в открытых рукавах, с [Time spent in open arms, s]	66,6 ± 9,1	69,8 ± 15,0	p = 0,838
Процент времени, проведённого в открытых рукавах [Percent of time spent in open arms, %]	22,2 ± 3,0	23,2 ± 5,2	p = 0,595
Дистанция, пройденная в открытых рукавах, см [Distance covered in open arms, cm]	274,5 ± 39,3	324,8 ± 85,5	p = 0,902
Количество свешиваний [Number of head dipping]	9,5 ± 2,1	11,7 ± 2,4	p = 0,461
В. Характеристики реакции груминга [Characteristics of the grooming]			
Длительность груминга, с [Grooming duration, s]	13,0 ± 2,5	15,0 ± 4,28	p = 0,967
Латентный период груминга, с [Grooming latency, s]	55,2 ± 7,3	77,1 ± 18,0	p = 0,391
Количество актов груминга [Number of grooming acts]	4,7 ± 0,6	5,0 ± 0,7	p = 0,708
Длительность одного акта груминга, с [Duration of one act of grooming, s]	2,9 ± 0,6	3,1 ± 0,9	p = 0,967
С. Показатели двигательной и исследовательской активности [Characteristics of motor and exploratory behaviour]			
Количество стоек [Number of rearing]	15,3 ± 2,4	17,7 ± 2,3	p = 0,486
Количество стоек и свешиваний [Number of rearing and head dipping]	24,8 ± 2,5	29,2 ± 4,2	p = 0,346
Общая пройденная дистанция, см [Total distance traveled, cm]	1466,3 ± 112,7	1644,8 ± 247,5	p = 0,487
Д. Показатели вегетативных реакций [Autonomic components of emotional reactions]			
Количество болюсов [The number of fecal boluses]	2,7 ± 0,3	0,8 ± 0,3*	p = 0,002
Количество уринаций [The number of urinations]	0,6 ± 0,2	0,1 ± 0,1*	p = 0,035

Примечания. Данные представлены в виде среднего ± стандартная ошибка среднего (U-критерий Манна–Уитни). * p < 0,05.

[Note. Data are presented as mean ± standard error of the mean (Mann-Whitney U test), * p < 0.05].

В тесте Порсолта были обнаружены различия по ряду показателей. Анализ длительности и числа актов иммобилизации (периодов неподвижности) проводился за последние 4 минуты теста. Мыши TAAR1-KO показали статистически значимое увеличение длительности иммобилизации по сравнению с группой WT – 64,1 с против 30,5 с ($p = 0,042$) и увеличение количества актов неподвижности – $14,2 \pm 7,7$ против $5,7 \pm 3,8$ ($p = 0,001$). Оценка латентного периода первой иммобилизации (времени до возникновения первого отказа от активных действий) показала, что увеличение этого периода у группы TAAR1-KO по сравнению с мышами дикого типа – $77,8 \pm 25,3$ с против $47,7 \pm 38,3$ с не достигает уровня статистической значимости ($p = 0,055$).

Результаты дополнительного анализа поминутной динамики (с 1 по 6-ю минуту) длительности и числа периодов неподвижности представлены на рис. 1. На 1-й минуте мыши группы TAAR1-KO достоверно меньше времени были неподвижны по сравнению с мышами WT. Начиная со 2-й минуты, когда мыши TAAR1-KO начинают демонстрировать отказ от активных попыток выбраться из цилиндра и переходят к пассивной иммобилизации, наблюдается систематическое превышение показателя длительности неподвижности над соответствующими показателями группы WT. Статистически достоверные различия по времени иммобилизации обнаруживались на 1-й минуте ($p = 0,021$) и теста Порсолта (рис. 1, а).

Что касается числа периодов неподвижности, то достоверно значимые отличия обнаруживались на 3-й ($p = 0,049$), на 5-й ($p = 0,013$) и 6-й минутах ($p = 0,002$) иммобилизации. Животные TAAR1-KO чаще оказывались в состоянии неподвижности по сравнению с мышами типа WT на последних минутах тестирования (рис. 1, б).

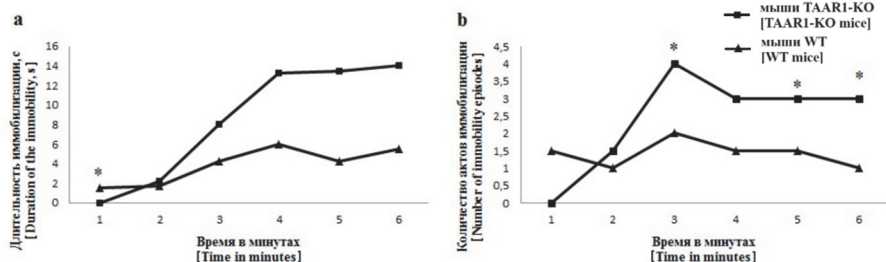


Рис. 1. Поминутная динамика длительности иммобилизации (а) и количества актов иммобилизации (б) в тесте Порсолта: а – достигаемый уровень значимости различий на 1-й минуте ($p = 0,021$); б – достигаемый уровень значимости различий на 3-й минуте ($p = 0,049$), на 5-й минуте ($p = 0,013$), на 6-й минуте ($p = 0,002$)

[Fig. 1. Per-minute duration of immobility (a) and number of immobility episodes (b) in the FST: а - achieved level of statistical significance at the 1st minute ($p = 0,021$); б - achieved level of statistical significance at the 3rd ($p = 0,049$), at the 5th minute ($p = 0,013$), at the 6th minute ($p = 0,002$)]

Проведенный эксперимент не выявил отличий между мышами TAAR1-KO и WT в тесте ПКЛ по всем основным показателям поведения: времени пребывания животного в открытых рукавах, пройденной дистанции, дистанции в открытых рукавах, по количеству заходов в открытые рукава, числу вертикальных стоек и свешиваний с открытых рукавов лабиринта, а также

по характеристике груминга. Однако мыши TAAR1–КО продемонстрировали значимое увеличение числа проявлений вегетативных реакций в тесте ПКЛ. Животные TAAR1–КО чаще демонстрировали уринацию и значительно превосходили мышей WT по количеству боллюсов. Исходя из полученных данных, можно заключить, что мыши TAAR1–КО обнаруживают повышенную эмоциональную реактивность в условиях переменной стрессогенности при тестировании в ПКЛ.

Наши данные по двигательному и исследовательскому поведению и уровню тревожности совпадают с результатами работы T. Wolinsky et al., в которой также не было обнаружено различий между мышами TAAR1–КО и WT в тесте ПКЛ [15]. В работе И. Жукова с соавт. [19] при тестировании в ПКЛ молодых животных (возраст 14 недель) не было обнаружено отличий между группами TAAR1–КО и WT по времени, проведенному в открытых и закрытых рукавах, по числу свешиваний и по грумингу. В то же время было отмечено, что при старении у 45-недельных животных TAAR1–КО наблюдается повышение уровня тревожности по сравнению с группой WT [19]. При использовании других поведенческих тестов можно обнаружить различия между группами TAAR1–КО и WT. Так, в работе И. Жукова и соавт. в методике «открытое поле» авторами были обнаружены повышенная локомоторная активность и более частые стойки у мышей-нокаутов TAAR1–КО [17].

Хотя базовый уровень двигательной и исследовательской активности, а также уровень тревожности в условиях переменной стрессогенности был идентичен в обеих обследованных группах мышей, при варьировании условий тестирования или состояния животных (изменения, связанные со старением) начинают обнаруживаться определенные изменения в активности животных и уровне тревожности у мышей TAAR1–КО.

Повышенная эмоциональная реактивность, проявляемая мышами TAAR1–КО в тесте ПКЛ, показана нами впервые. Известно, что TAAR1 имеет широкое представительство в лимбических структурах головного мозга, ассоциированных с тревожностью, эмоциональной реактивностью и развитием стрессорного ответа организма. Помимо этого, целый ряд исследований указывает на то, что функциональная роль TAAR1 может быть связана с модуляцией моноаминергических медиаторных систем. Еще одно свидетельство измененной эмоциональной реактивности у мышей TAAR1–КО описывается в работе И. Жукова с соавт. [17], где было обнаружено значительное усиление агрессивного поведения при нокауте гена TAAR1 в тестах на доминирование в трубе и резидент–интродер. Интересно, что при этом не было отмечено различий по уровню тестостерона между мышами TAAR1–КО и WT.

Среди других отличий между группами TAAR1–КО и WT, которые следует упомянуть, отметим изменение параметров вызванных потенциалов, связанных с событиями. Отмечено, что при нокауте гена TAAR1 нарушается сенсорный гейтинг и стимул-специфическая адаптация [13, 14].

Тест Порсолта широко используется для поиска потенциальных антидепрессантов, поскольку большинство клинически эффективных антидепрес-

сантов уменьшает длительность иммобилизации. Дополнительный полезный параметр – латентный период иммобилизации, который в некоторых случаях позволяет увеличить чувствительность теста [24]. Под действием антидепрессантов время наступления первого эпизода неподвижности тоже увеличивается. Так, показано, что у мышей дезипрамин и флувоксамин в дозах, увеличивающих латентность иммобилизации, не влияют на длительность эпизодов неподвижности [25]. Возможно, что отказ от активной стратегии избегания стрессорной ситуации с переходом к пассивному поведению и депрессивноподобное поведение, связанное с продолжительной неподвижностью, опосредуются различными механизмами. Переход к пассивному поведению может отражать адаптивную стратегию преодоления стресса для сохранения энергии, а не отказ от попыток найти выход из ситуации [26, 27].

В нашей работе у мышей TAAR1-KO первые отказы от попыток выбраться из цилиндра наступают с заметным опозданием по сравнению с мышами WT. Это приводит к тому, что в первую минуту теста мыши WT превосходят по показателю длительности иммобилизации мышей TAAR1-KO. В дальнейшем, когда у мышей TAAR1-KO начинается демонстрация депрессивноподобного пассивного поведения, ситуация изменяется, и они начинают стабильно превышать показатели мышей WT по длительности и числу эпизодов иммобилизации в течение оставшегося времени теста. Несмотря на значительное количество фармакологических исследований, выполненных на материале мышей TAAR1-KO, имеющиеся в литературе поведенческие данные немногочисленны и неоднозначны, что не позволяет сделать окончательный вывод о предполагаемом вкладе TAAR1 в поведение. Настоящее исследование явилось попыткой прояснить некоторые аспекты поведения генетически модифицированных животных и получить первичные данные на модели депрессивноподобного поведения в тесте принудительного плавания.

Таким образом, при анализе поведения мышей TAAR1-KO в тесте принудительного плавания Порсолта обнаружены значительные изменения, которые можно трактовать как усиление депрессивноподобного поведения (более выраженное «поведение отчаяния») в сочетании с более поздним наступлением смены стратегии поведения и отказом от активных попыток избавления. Эти результаты указывают на перспективность поиска возможных антидепрессивных средств среди веществ, воздействующих на рецептор TAAR1.

Выводы

1. В тесте ПКЛ не было обнаружено статистически достоверных различий по показателям тревожности, двигательной и исследовательской активности между мышами TAAR1-KO и WT.

2. При тестировании в ПКЛ значимые отличия были обнаружены по показателям, отражающим вегетативные реакции – количеству болюсов и уриаций.

3. В тесте принудительного плавания мыши TAAR1–КО показали статистически значимое увеличение длительности иммобилизации и увеличение количества актов неподвижности по сравнению с группой мышей WT.

Список источников

1. Gainetdinov R.R., Hoener M.C., Berry M.D. Trace Amines and Their Receptors // *Pharmacological reviews*. 2018. Vol. 70, № 3. PP. 549–620. doi: 10.1124/pr.117.015305
2. Dedic N., Dworak H., Zeni C., Rutigliano G., Howes O.D. Therapeutic Potential of TAAR1 Agonists in Schizophrenia: Evidence from Preclinical Models and Clinical Studies // *International Journal of Molecular Sciences*. 2021. Vol. 22, № 24. 13185. doi: 10.3390/ijms222413185
3. Correll C.U., Koblan K.S., Hopkins S.C., Li Y., Heather Dworak, Goldman R., Loebel A. Safety and effectiveness of ulotaront (SEP–363856) in schizophrenia: results of a 6-month, open-label extension study // *NPJ Schizophrenia*. 2021. Vol. 7, № 1. 63. doi: 10.1038/s41537-021-00190-z
4. Lindemann L., Meyer C.A., Jeanneau K., Bradaia A., Ozmen L., Bluethmann H., Bettler B., Wettstein J.G., Borroni E., Moreau J.L., Hoener M.C. Trace amine-associated receptor 1 modulates dopaminergic activity // *Journal of Pharmacology and Experimental Therapeutics*. 2008. Vol. 324. PP. 948–956. doi: 10.1124/jpet.107.132647
5. Berry M.D., Gainetdinov R.R., Hoener M.C., Shahid M. Pharmacology of human trace amine-associated receptors: therapeutic opportunities and challenges // *Pharmacology and Therapeutics*. 2017. Vol. 180. PP. 161–180. doi: 10.1016/j.pharmthera.2017.07.002
6. di Cara B., Maggio R., Aloisi G., Rivet J.M., Lundius E.G., Yoshitake T., Svenningsson P., Brocco M., Gobert A., de Groote L., Cistarelli L., Veiga S., de Montrion C.D., Rodriguez M., Galizzi J.P., Lockhart B.P., Cogé F., Boutin J.A., Vayer P., Verdouw P.M., Groenink L., Millan M.J. Genetic deletion of trace amine 1 receptors reveals their role in auto-inhibiting the actions of ecstasy (MDMA) // *Journal of Neuroscience*. 2011. Vol. 31, № 47. PP. 16928–16940. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2502-11.2011
7. Espinoza S., Lignani G., Caffino L., Maggi S., Sukhanov I., Leo D., Mus L., Emanuele M., Ronzitti G., Harmeier A., Medrihan L., Sotnikova T.D., Chiergatti E., Hoener M.C., Benfenati F., Tucci V., Fumagalli F., Gainetdinov R.R. TAAR1 Modulates Cortical Glutamate NMDA Receptor Function // *Neuropsychopharmacology*. 2015. Vol. 40, № 9. PP. 2217–2227. doi: 10.1038/npp.2015.65
8. Liu J., Wu R., Li J.X. TAAR1 and Psychostimulant Addiction // *Cellular and molecular neurobiology*. 2020. Vol. 40, № 2. PP. 229–238. doi: 10.1007/s10571-020-00792-8
9. Leo D., Targa G., Espinoza S., Villers A., Gainetdinov R.R., Ris L. Trace Amine Associate Receptor 1 (TAAR1) as a New Target for the Treatment of Cognitive Dysfunction in Alzheimer's Disease // *International Journal of Molecular Sciences*. 2022. Vol. 23, № 14. 7811. doi: 10.3390/ijms23147811
10. Mantas I., Millan M.J., Di Cara B., Groenink L., Veiga S., Cistarelli L., Brocco M., Bertrand M., Svenningsson P., Zhang X. Trace Amine-Associated Receptor 1 Contributes to Diverse Functional Actions of O-Phenyl-Iodotyramine in Mice but Not to the Effects of Monoamine-Based Antidepressants // *International Journal of Molecular Sciences*. 2021. Vol. 22, № 16. 8907. doi: 10.3390/ijms22168907
11. Aleksandrov A.A., Knyazeva V.M., Volnova A.B., Dmitrieva E.S., Polyakova N.V., Gainetdinov R.R. Trace Amine-Associated Receptor 1 Agonist Modulates Mismatch Negativity-Like Responses in Mice // *Frontiers in pharmacology*. 2019. Vol. 10, № 470. doi: 10.3389/fphar.2019.00470
12. Aleksandrov A.A., Dmitrieva E.S., Volnova A.B., Gainetdinov R.R., Polyakova N.V. Effect of trace amine-associated receptor 1 agonist RO5263397 on sensory gating in mice // *Neuroreport*. 2019. Vol. 30, № 15. PP. 1004–1007. doi: 10.1097/WNR.0000000000001313

13. Александров А.А., Дмитриева Е.С., Князева В.М., Симон Ю.А., Полякова Н.В., Станкевич Л.Н., Александров А.Ю. Сенсорный гейтинг у мышей нокаутных по гену рецептора следовых аминов первого типа (TAAR1) // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2022. Вып. 58, № 4. С. 291–297.
14. Князева В.М., Дмитриева Е.С., Полякова Н.В., Симон Ю.А., Станкевич Л.Н., Александров А.Ю. Александров А.А. Нарушение стимул-специфической адаптации у мышей, нокаутных по гену рецептора следовых аминов 1-го типа (TAAR1) // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2022. Вып. 58, № 3. С. 232–239.
15. Wolinsky T.D., Swanson C.J., Smith K.E., Zhong H., Borowsky B., Seeman P., Branchek T., Gerald C.P. The Trace Amine 1 receptor knockout mouse: an animal model with relevance to schizophrenia. // *Genes, Brain and Behavior*. 2007. Vol. 6, № 7. PP. 628–639. doi: 10.1111/j.1601–183X.2006.00292.x
16. Schwartz M.D., Black S.W., Fisher S.P., Palmerston J.B., Morairty S.R., Hoener M.C., Kilduff T.S. Trace Amine–Associated Receptor 1 Regulates Wakefulness and EEG Spectral Composition // *Neuropsychopharmacology*. 2017. Vol. 42, № 6. PP. 1305–1314. doi: 10.1038/npp.2016.216
17. Zhukov I.S., Karpova I.V., Krotova N.A., Tissen I.Y., Demin K.A., Shabanov P.D., Budygin E.A., Kalueff A.V., Gainetdinov R.R. Enhanced Aggression, Reduced Self–Grooming Behavior and Altered 5–HT Regulation in the Frontal Cortex in Mice Lacking Trace Amine–Associated Receptor 1 (TAAR1) // *International Journal of Molecular Sciences*. 2022. Vol. 23, № 22. PP. Art. no. 14066. doi: 10.3390/ijms232214066
18. Zhukov I.S., Ptukha M.A., Zolotoverkhaja E.A., Sinitca E.L., Tissen I.Y., Karpova I.V., Volnova A.B., Gainetdinov R.R. Evaluation of Approach to a Conspecific and Blood Biochemical Parameters in TAAR1 Knockout Mice // *Brain Sciences*. 2022. Vol. 12, № 5. Art. no. 614. doi: 10.3390/brainsci12050614
19. Zhukov I.S., Kubarskaya L.G., Tissen I.Y., Kozlova A.A., Dagayev S.G., Kashuro VA, Vlasova O.L., Sinitca E.L., Karpova I.V., Gainetdinov R.R. Minimal Age–Related Alterations in Behavioral and Hematological Parameters in Trace Amine–Associated Receptor 1 (TAAR1) Knockout Mice // *Cellular and Molecular Neurobiology*. 2020. Vol. 40, № 2. PP. 273–282. doi: 10.1007/s10571–019–00721–4
20. Apryatin S.A., Zhukov I.S., Zolotoverkhaja E.A., Kuvarzin S.R., Khunagov T.A., Ushmugina S.V., Klimenko V.M. Protein Metabolism Changes and Alterations in Behavior of Trace Amine–Associated Receptor 1 Knockout Mice Fed a High–Fructose Diet // *Neurology International*. 2023. Vol. 15, № 1. PP. 339–351. doi: 10.3390/neurolint15010022
21. Charan J., Kantharia N.D. How to calculate sample size in animal studies? // *Journal of Pharmacology and Pharmacotherapeutics*. 2013. Vol. 4, № 4. PP. 303–306. doi: 10.4103/0976–500X.11972
22. Shoji H., Miyakawa T. Age–related behavioral changes from young to old age in male mice of a C57BL/6J strain maintained under a genetic stability program // *Neuropsychopharmacology reports*. 2019. Vol. 39, № 2. PP. 100–118. doi: 10.1002/npr2.12052
23. Can A., Dao D.T., Arad M., Terrillion C.E., Piantadosi S.C., Gould T.D. The mouse forced swim test // *Journal of Visualized Experiments*. 2012. Vol. 59. e3638. doi: 10.3791/3638
24. Castagné V., Porsolt R.D., Moser P. Use of latency to immobility improves detection of antidepressant–like activity in the behavioral despair test in the mouse // *European journal of pharmacology*. 2009. Vol. 616, № 1–3. PP. 128–33. doi: 10.1016/j.ejphar.2009.06.018
25. Koek W., Sandoval T.L., Daws L.C. Effects of the antidepressants desipramine and fluvoxamine on latency to immobility and duration of immobility in the forced swim test in adult male C57BL/6J mice // *Behavioural pharmacology*. 2018. Vol. 29, № 5. PP. 453–456. doi: 10.1097/FBP.0000000000000371
26. Commons K.G., Cholanians A.B., Babb J.A., Ehlinger D.G. The Rodent Forced Swim Test Measures Stress–Coping Strategy, Not Depression–like Behavior // *ACS chemical neuroscience*. 2017. Vol. 8. PP. 955–960. doi: 10.1021/acscchemneuro.7b00042

27. de Kloet E.R., Molendijk M.L. Coping with the Forced Swim Stressor: Towards Understanding an Adaptive Mechanism // *Neural Plasticity*. 2016. Vol. 2016, 6503162. doi: 10.1155/2016/6503162

References

1. Gainetdinov RR, Hoener MC, Berry MD. Trace Amines and Their Receptors. *Pharmacol Rev*. 2018;70(3):549-620. doi: 10.1124/pr.117.015305
2. Dedic N, Dworak H, Zeni C, Rutigliano G, Howes OD. Therapeutic Potential of TAAR1 Agonists in Schizophrenia: Evidence from Preclinical Models and Clinical Studies. *Int J Mol Sci*. 2021;22(24):13185. doi: 10.3390/ijms222413185
3. Correll CU, Koblin KS, Hopkins SC, Li Y, Heather Dworak, Goldman R, Loebel A. Safety and effectiveness of ulotaront (SEP-363856) in schizophrenia: results of a 6-month, open-label extension study. *NPJ Schizophr*. 2021;7(1):63. doi: 10.1038/s41537-021-00190-z
4. Lindemann L, Meyer CA, Jeanneau K, Bradaia A, Ozmen L, Bluethmann H, Bettler B, Wettstein J.G, Borroni E, Moreau JL, Hoener MC. Trace amine-associated receptor 1 modulates dopaminergic activity. *J. Pharmacol. Exp. Ther*. 2008;324:948-956. doi: 10.1124/jpet.107.132647
5. Berry MD, Gainetdinov RR, Hoener MC, Shahid M. Pharmacology of human trace amine-associated receptors: therapeutic opportunities and challenges. *Pharmacol. Ther*. 2017;180:161-180. doi: 10.1016/j.pharmthera.07.002
6. di Cara B, Maggio R, Aloisi G, Rivet JM, Lundius EG, Yoshitake T, Svenningsson P, Brocco M, Gobert A, de Groote L, Cistarelli L, Veiga S, de Montron CD, Rodriguez M, Galizzi JP, Lockhart BP, Cogé F, Boutin JA, Vayer P, Verdouw PM, Groenink L, Millan MJ. Genetic deletion of trace amine 1 receptors reveals their role in auto-inhibiting the actions of ecstasy (MDMA). *J. Neurosci*. 2011;31(47):16928-16940. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2502-11.2011
7. Espinoza S, Lignani G, Caffino L, Maggi S, Sukhanov I, Leo D, Mus L, Emanuele M, Ronzitti G, Harmeier A, Medrihan L, Sotnikova TD, Chieragatti E, Hoener MC, Benfenati F, Tucci V, Fumagalli F, Gainetdinov RR. TAAR1 Modulates Cortical Glutamate NMDA Receptor Function. *Neuropsychopharmacology*. 2015;40(9):2217-2227. doi: 10.1038/npp.2015.65
8. Liu J, Wu R, Li JX TAAR1 and Psychostimulant Addiction. *Cell Mol Neurobiol*. 2020;40(2):229-238. doi: 10.1007/s10571-020-00792-8
9. Leo D, Targa G, Espinoza S, Villers A, Gainetdinov RR, Ris L. Trace Amine Associate Receptor 1 (TAAR1) as a New Target for the Treatment of Cognitive Dysfunction in Alzheimer's Disease. *Int J Mol Sci*. 2022;23(14):7811. doi: 10.3390/ijms23147811
10. Mantas I, Millan MJ, Di Cara B, Groenink L, Veiga S, Cistarelli L, Brocco M, Bertrand M, Svenningsson P, Zhang X.Trace Amine-Associated Receptor 1 Contributes to Diverse Functional Actions of O-Phenyl-Iodotyramine in Mice but Not to the Effects of Monoamine-Based Antidepressants. *Int J Mol Sci*. 2021;22(16):8907. doi: 10.3390/ijms22168907
11. Aleksandrov AA, Knyazeva VM, Volnova AB, Dmitrieva ES, Polyakova NV, Gainetdinov RR.Trace Amine-Associated Receptor 1 Agonist Modulates Mismatch Negativity-Like Responses in Mice. *Front Pharmacol*. 2019;10:470. doi: 10.3389/fphar.00470
12. Aleksandrov AA, Dmitrieva ES, Volnova AB, Gainetdinov RR, Polyakova NV. Effect of trace amine-associated receptor 1 agonist RO5263397 on sensory gating in mice. *NeuroReport*. 2019;30(15):1004-1007. doi: 10.1097/WNR.0000000000001313
13. Aleksandrov AA, Dmitrieva ES, Knyazeva VM, Simon YA, Polyakova NV, Stankevich LN, Aleksandrov AY. Sensory Gating in TAAR1 Knockout Mice. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology* 2022;58(4):979-985. In Russian, English summary
14. Knyazeva VM, Dmitrieva ES, Polyakova NV, Simon YA, Stankevich LN, Aleksandrov AY, Aleksandrov AA. Stimulus Specific Adaptation Is Affected in Trace

- Amine-Associated Receptor 1 (TAAR1) Knockout Mice. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology* 2022;58(3):692-699. In Russian, English summary
15. Wolinsky TD, Swanson CJ, Smith KE, Zhong H, Borowsky B, Seeman P, Branchek T, Gerald CP. The Trace Amine 1 receptor knockout mouse: an animal model with relevance to schizophrenia. *Genes Brain. Behav.* 2007;6(7):628-639. doi: 10.1111/j.1601-183X.2006.00292.x
 16. Schwartz MD, Black SW, Fisher SP, Palmerston JB, Morairty SR, Hoener MC, Kilduff TS. Trace Amine-Associated Receptor 1 Regulates Wakefulness and EEG Spectral Composition. *Neuropsychopharmacology.* 2017;42(6):1305-1314. doi: 10.1038/npp.2016.216
 17. Zhukov IS, Karpova IV, Krotova NA, Tissen IY, Demin KA, Shabanov PD, Budygin EA, Kalueff AV, Gainetdinov RR. Enhanced Aggression, Reduced Self-Grooming Behavior and Altered 5-HT Regulation in the Frontal Cortex in Mice Lacking Trace Amine-Associated Receptor 1 (TAAR1). *Int. J. Mol. Sci.* 2022;23(22):14066. doi: 10.3390/ijms232214066
 18. Zhukov IS, Ptukha MA, Zolotoverkhaja EA, Sinitca EL, Tissen IY, Karpova IV, Volnova AB, Gainetdinov RR. Evaluation of Approach to a Conspecific and Blood Biochemical Parameters in TAAR1 Knockout Mice. *Brain Sci.* 2022;12(5):614. doi: 10.3390/brainsci12050614
 19. Zhukov IS, Kubarskaya LG, Tissen IY, Kozlova AA, Dagayev SG, Kashuro VA, Vlasova OL, Sinitca EL, Karpova IV, Gainetdinov RR. Minimal Age-Related Alterations in Behavioral and Hematological Parameters in Trace Amine-Associated Receptor 1 (TAAR1) Knockout Mice. *Cell Mol. Neurobiol.* 2020;40(2):273-282. doi: 10.1007/s10571-019-00721-4
 20. Apryatin SA, Zhukov IS, Zolotoverkhaya EA, Kuvarzin SR, Khunagov TA, Ushmugina SV, Klimenko VM. Protein Metabolism Changes and Alterations in Behavior of Trace Amine-Associated Receptor 1 Knockout Mice Fed a High-Fructose Diet. *Neurol. Int.* 2023;15(1):339-351. doi: 10.3390/neurolint15010022
 21. Charan J, Kantharia ND. How to calculate sample size in animal studies? *Journal of Pharmacology and Pharmacotherapeutics.* 2013;4(4):303-306. doi: 10.4103/0976-500X.11972
 22. Shoji H, Miyakawa T. Age-related behavioral changes from young to old age in male mice of a C57BL/6J strain maintained under a genetic stability program. *Neuropsychopharmacol. Rep.* 2019;39(2):100-118. doi: 10.1002/npr2.12052
 23. Can A, Dao DT, Arad M, Terrillion CE, Piantadosi SC, Gould TD. The mouse forced swim test. *J Vis Exp.* 2012;59:e3638. doi: 10.3791/3638
 24. Castagné V, Porsolt RD, Moser P. Use of latency to immobility improves detection of antidepressant-like activity in the behavioral despair test in the mouse. *Eur J Pharmacol.* 2009;616(1-3):128-33. doi: 10.1016/j.ejphar.2009.06.018
 25. Koek W, Sandoval TL, Daws LC. Effects of the antidepressants desipramine and fluvoxamine on latency to immobility and duration of immobility in the forced swim test in adult male C57BL/6J mice. *Behav Pharmacol.* 2018;29(5):453-456. doi: 10.1097/FBP.0000000000000371
 26. Commons KG, Cholanians AB, Babb JA, Ehlinger DG. The Rodent Forced Swim Test Measures Stress-Coping Strategy, Not Depression-like Behavior. *ACS Chem Neurosci.* 2017;8:955-960. doi: 10.1021/acscchemneuro.7b00042
 27. de Kloet ER, Molendijk ML. Coping with the Forced Swim Stressor: Towards Understanding an Adaptive Mechanism. *Neural. Plasticity.* 2016;2016:6503162. doi: 10.1155/2016/6503162

Информация об авторах:

Симон Юлия Александровна, ассистент кафедры высшей нервной деятельности и психофизиологии биологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета (Санкт-Петербург, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0414-4995>

E-mail: y.simon@spbu.ru

Виноградова Екатерина Павловна, канд. биол. наук, доцент кафедры высшей нервной деятельности и психофизиологии биологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета (Санкт-Петербург, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2275-4084>

E-mail: e.vinogradova@spbu.ru

Козырева Анна Владимировна, студентка кафедры высшей нервной деятельности и психофизиологии биологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета (Санкт-Петербург, Россия).

E-mail: st096320@student.spbu.ru

Александров Антон Юрьевич, канд. биол. наук, старший преподаватель кафедры высшей нервной деятельности и психофизиологии биологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета (Санкт-Петербург, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5398-5526>

E-mail: a.aleksandrov@spbu.ru

Князева Вероника Михайловна, канд. биол. наук, н.с. кафедры высшей нервной деятельности и психофизиологии биологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета (Санкт-Петербург, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8587-0712>

E-mail: v.m.knyazeva@spbu.ru

Станкевич Людмила Николаевна, канд. биол. наук, с.н.с., доцент, доцент кафедры высшей нервной деятельности и психофизиологии биологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета (Санкт-Петербург, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6197-3266>

E-mail: l.stankevich@spbu.ru

Маркина Алиса Александровна, инженер-исследователь лаборатории нейробиологии и молекулярной фармакологии Института трансляционной биомедицины Санкт-Петербургского государственного университета (Санкт-Петербург, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0005-1844-5766>

E-mail: st064838@student.spbu.ru

Иоффе Вероника Станиславовна, директор вивария Института трансляционной биомедицины Санкт-Петербургского государственного университета (Санкт-Петербург, Россия).

E-mail: v.ioffe@spbu.ru

Александров Александр Алексеевич, д-р биол. наук, профессор, заведующий кафедрой высшей нервной деятельности и психофизиологии биологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета (Санкт-Петербург, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0129-9038>

E-mail: a.aleksandrov@spbu.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Yulia A. Simon, assistant, Department of Higher Nervous Activity and Psychophysiology, Saint Petersburg State University (St Petersburg, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0414-4995>

E-mail: y.simon@spbu.ru

Ekaterina P. Vinogradova, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof. Department of Higher Nervous Activity and Psychophysiology, Saint Petersburg State University (St Petersburg, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2275-4084>

E-mail: e.vinogradova@spbu.ru

Anna V. Kozyreva, Student, Department of Higher Nervous Activity and Psychophysiology, Saint Petersburg State University (St Petersburg, Russian Federation).

E-mail: st096320@student.spbu.ru

Anton Y. Aleksandrov, Cand. Sci. (Biol.), Senior Lecturer, Department of Higher Nervous Activity and Psychophysiology, Saint Petersburg State University (St Petersburg, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5398-5526>

E-mail: a.aleksandrov@spbu.ru

Veronika M. Knyazeva, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Department of Higher Nervous Activity and Psychophysiology, Saint Petersburg State University (St Petersburg Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8587-0712>

E-mail: v.m.knyazeva@spbu.ru

Ludmila N. Stankevich, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Docent, Assoc. Prof., Department of Higher Nervous Activity and Psychophysiology, Saint Petersburg State University (St Petersburg, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6197-3266>

E-mail: l.stankevich@spbu.ru

Alice A. Markina, Research engineer, Institute of Translational Biomedicine and Saint Petersburg University Hospital, Saint Petersburg State University (St Petersburg, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0005-1844-5766>

E-mail: st064838@student.spbu.ru

Veronika S. Ioffe, Director of the Vivarium of the Institute of Translational Biomedicine and Saint Petersburg University Hospital, Saint Petersburg State University (St Petersburg, Russian Federation).

E-mail: v.ioffe@spbu.ru

Aleksander A. Aleksandrov, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of the Department of Higher Nervous Activity and Psychophysiology, Saint Petersburg State University (St Petersburg, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0129-9038>

E-mail: a.aleksandrov@spbu.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 22.09.2023;
одобрена после рецензирования 16.04.2024; принята к публикации 28.12.2024.*

*The article was submitted 22.09.2023;
approved after reviewing 16.04.2024; accepted for publication 28.12.2024.*

ЭКОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 582.475.4:58.02+575.167(571.16)

doi: 10.17223/19988591/68/10

Дифференциация климатических экотипов кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel): опыт исследования *ex situ*

Сергей Николаевич Горошкевич¹

¹ Институт мониторинга климатических и экологических систем

СО РАН, Томск, Россия

<https://orcid.org/0000-0003-0805-8656>, pearldiver@yandex.ru

Аннотация. В бореальной зоне немногочисленные лесообразующие хвойные имеют огромные ареалы, внутри которых вид дифференцирован на климатические экотипы. Это явление хорошо изучено на примере прямостоячих видов. Цель настоящей работы – впервые выявить характер и природу климатически обусловленного разнообразия стелющегося вида, кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel), широко распространенного в азиатской части России. Четыре долготных экотипа, от Прибайкалья до Курильских островов, изучены на экспериментальных объектах за пределами естественного ареала в южной части Западной Сибири. При минимальном влиянии весенних заморозков и насекомых-филлофагов экотипы почти не различались по продуктивности. При включении этих факторов в опыт продуктивность сильно подверженных их влиянию сибирских континентальных экотипов многократно снижалась по сравнению с дальневосточными океаническими экотипами. Последние отличались также более широкой кроной и ярким голубым цветом хвои. Обсуждены причины различий. Предложено широко использовать кедровый стланник как декоративный вид.

Ключевые слова: прямостоячие и стелющиеся виды хвойных, географические культуры, рост, продуктивность, устойчивость, заморозки, хермес сибирский, декоративность, интродукция, селекция

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, проект № 23-26-00077.

Для цитирования: Горошкевич С.Н. Дифференциация климатических экотипов кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel): опыт исследования *ex situ* // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 68. С. 173–194. doi: 10.17223/19988591/68/10

Original article

doi: 10.17223/19988591/68/10

Differentiation of climatic ecotypes in Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel): *in situ* research experience

Sergey N. Goroshkevich¹

¹ Institute of monitoring of climatic and ecological systems, Siberian branch

of Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation,

<https://orcid.org/0000-0003-0805-8656>, pearldiver@yandex.ru

Summary. In the boreal zone, few forest-forming conifers have huge ranges within which the species are differentiated into climatic ecotypes. This phenomenon has been well studied using the example of upright species. Their geographical and climatic range is several times smaller than that of the Siberian dwarf pine. However, large differences in productivity and stability of contrasting climatic ecotypes were found in all species when they were cultivated under the same conditions. In this work, the ecotypes of the Siberian dwarf pine were studied at experimental sites outside its natural range in the southern part of Western Siberia where the sum of active temperatures was 1850°C. In the main experiment, four ecotypes represented the longitude transect from the Northern Baikal Region to the Southern Kuriles (where the sum of temperatures varies from 800 to 1800 degrees, respectively) (See Table 1).

The indicators of total productivity (trunk diameter, crown volume) increased slightly from the Siberian ecotypes to the Far Eastern ones, i.e. from the most continental to the most oceanic ecotype (See Table 2). The most significant differences were in two characteristics important for the breeding of ornamental cultivars: the shape of the crown and the color of the needles. The Siberian ecotypes had a narrow crown and a bluish color of needles. The Far Eastern ecotypes, especially from the South Kuril, had a wide crown and bright blue needles (See Fig. 1). Thus, despite the huge variety of climatic conditions within the range, the basic differences in growth rate between Siberian dwarf pine ecotypes are much smaller than in other boreal conifer species. Outside the tropical zone, winter conditions are the main climatic factor for trees. *Pinus pumila* is a chionophilic species which always winters under snow cover. The "undersnow" climate is about the same in different regions. Apparently, this is the main reason for the small basic differences between ecotypes in terms of growth rate and living status.

The main experiment was conducted in a place relatively protected from spring frosts. There were also no significant sources of pest (wooly aphid, *Pineus cembrae*) in this place. In other experiment where external destructive factors acted in full force the differences between the ecotypes were much greater (See Table 2). The South Kuril ecotype surpassed the Siberian one by 2 times in height, 4 times in crown diameter, and 22 times in crown volume! Such huge differences in productivity were explained almost exclusively by different resistance to external factors. The South Kuril ecotype was completely uninhabited by wooly aphid, it rarely and slightly damaged by spring frosts. The Siberian ecotype was regularly and seriously damaged by these factors. Thus, the higher the sum of the active temperatures in the places of origin of the ecotypes, the higher their stability and productivity at the test site. The differences were small in the absence of secondary negative factors but they increased sharply under the influence of spring frosts and pests. *P. pumila* is a unique species in terms of originality and decorativeness. Our results clearly indicate its prospects in Southern Siberia. Paradoxically, the Far Eastern ecotypes are more relevant for this region than the Siberian ones. They are perfectly resistant and decorative regardless of the growing conditions. The South Kuril ecotype occupies a special place as the most stable and the most decorative.

The article contains 2 Figures, 5 Tables and 49 References.

Keywords: upright and creeping conifer species, provenance test, growth, productivity, sustainability, decorativeness, spring frost, wooly aphid, introduction, breeding

Funding: The work was supported by Russian Science Foundation, project No. 23-26-00077.

For citation: Goroshkevich SN. Differentiation of climatic ecotypes in Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel): *in situ* research experience. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;68:173-194. doi: 10.17223/19988591/68/10

Введение

Бореальные виды сосновых, как правило, имеют огромные трансконтинентальные ареалы, внутри которых налицо большое разнообразие климатических условий [1]. В каждой точке ареала происходит естественный отбор по широкому комплексу климатически обусловленных адаптивных признаков, поэтому формируется уникальный генотипический состав популяций [2]. Когда популяции рассматриваются с этой стороны, их обозначают как географические или климатические экотипы [3]. Дифференциация видов на экотипы изучается методом сравнительных наблюдений за семенным потомством на специально созданных опытных объектах [4]. В России их традиционно называют географическими культурами, на Западе – *common garden experiments* или *provenance tests*. Такие исследования проводятся по заказу лесного хозяйства, призваны обосновать перемещение по территории семян для лесовосстановления, поэтому сделаны исключительно на примере лесных прямостоячих видов [5].

Стелющиеся виды, которых в семействе Сосновые всего два, сосна горная (*Pinus mugo*) в Европе и кедровый стланик (*P. pumila*) в России, никогда не были объектом таких исследований. Если для сосны горной это не особенно актуально из-за ее небольшого и относительно однородного в климатическом отношении ареала, то для кедрового стланика с его гигантским (около 6 млн кв. км) ареалом исследование эколого-географической дифференциации представляет значительный интерес. «Климатический» ареал этого вида еще шире: от северного «полюса холода» в якутской лесотундре до тихоокеанских муссонных островов в довольно низких широтах [6]. Этот вид имеет огромное биосферное значение для азиатской части России: площадь его доминирования в экосистемах составляет 40,5 млн га: больше, чем кедр сибирского (*Pinus sibirica*) и кедр корейского (*P. koraiensis*), вместе взятых [7].

Кедровый стланик распространен преимущественно в областях «раннего отклика» на современные изменения природной среды. Поэтому актуальность исследования его климатических адаптаций трудно переоценить. Если древесина стелющихся видов почти не используется в лесной и деревообрабатывающей промышленности, то в ландшафтной архитектуре они из-за своего оригинального облика, наоборот, востребованы чрезвычайно широко. Так, европейский викарный вид, сосна горная, с середины XIX в. широко вовлечен в селекционную работу: известны сотни чрезвычайно разнообразных декоративных сортов [8]. По данным из этого же источника число декоративных культиваров кедрового стланика несравнимо меньше. Для России чрезвычайно актуально введение этого вида в культуру на селекционной основе, которое должно быть основано на исследовании природного разнообразия в связи с разнообразием климата и других экологических факторов.

Настоящая статья – первый опыт исследования географических экотипов кедрового стланика *ex situ*. Целью исследования явилось изучение эколого-географической дифференциации вида по продуктивности, устойчивости и

декоративности вдоль долготного профиля от Прибайкалья до Курильских островов на специально созданных экспериментальных объектах за пределами естественного ареала на юге лесной зоны в Западной Сибири.

Материалы и методика исследования

В южной части Сибири и Дальнего Востока кедровый стланик распространен от Байкала на западе до Курильских островов на востоке. Эта обширная территория по характеру природных условий делится на две части: более протяженную сибирскую с континентальным климатом и меньшую по размеру дальневосточную с муссонным климатом. В свою очередь, сибирский участок долготного профиля также состоит из двух неравных фрагментов: западной, с умеренно континентальным климатом, особенно в котловине Байкала, и восточной, с резко континентальным климатом [9]. На дальневосточном участке долготного профиля черты муссонного климата усиливаются по направлению с запада на восток, поэтому выделяются два сектора: типичный материковый и наиболее мягкий островной [10]. В нашем опыте представлены все 4 перечисленных выше участка долготного профиля с запада на восток: Северное Прибайкалье (Нижнеангарск), Становое нагорье (Северомуйск), Нижний Амур (Циммермановка) и Южные Курилы (Кунашир) (табл. 1).

Кедровый стланик занимает экотопы, непригодные или малопригодные для прямостоячих видов деревьев. Это преимущественно субальпийский пояс [11]. Однако субальпийский климат во всех горных системах имеет много общего вне зависимости от географического положения этих горных систем. Нашей же задачей было исследование экотипов из максимально контрастных типов климата. Поэтому мы использовали популяции из открытых интразональных экотопов в нижней и средней части лесного пояса, где проявляются все региональные черты макроклимата. По всему ареалу кедрового стланика к таким экотопам относятся каменные россыпи (курумы) на более или менее крутых склонах (в нашем случае Северомуйск), а в южной половине ареала – так называемый ложно-подгольцовый пояс: прибрежные пустоши возле холодных водоемов (Кунашир) и мари в долинах рек (Нижнеангарск, Циммермановка). Экотипы в табл. 1 и последующих таблицах расположены в ряд не по географическому (с запада на восток), а по климатическому (от самого континентального к самому муссонному) принципу. Климатические различия между точками были большие, а места сбора семян располагались довольно далеко от действующих метеостанций. В последние несколько десятилетий климат азиатской части России сильно изменился в сторону потепления. Но семена были собраны со зрелых растений, которые заняли доминирующее положение в сообществах еще при прежнем климате. Поэтому для характеристики климата мы сочли достаточным использовать карты из Агроклиматического атласа мира, изданного в 1972 г. [12].

Семена для создания испытательных культур были собраны в экспедициях из природных популяций. Полную характеристику растительных сообществ приводить не будем. Сообщим лишь, что в Северном Прибайкалье

(Нижнеангарск) это был небольшой участок в дельте Верхней Ангары, чуть приподнятый над остальной местностью, поэтому неплохо дренированный. Он был занят болотной растительностью с преобладанием багульника (*Ledum palustre*) и березы (*Betula divaricata*).

Таблица 1 [Table 1]

Географическая и климатическая характеристика мест происхождения экотипов
[Geographical and climatic characteristics of the ecotypes origin places]

Характеристики [Characteristic]	Экотипы [Ecotypes]			
	Северо-муйск [Severomujsk]	Нижнеангарск [Nizhneangarsk]	Циммермановка [Cimmermanovka]	Кунашир [Kunashir]
Широта [Latitude]	56°10' с.ш.	55°40' с.ш.	51°17' с.ш.	44°20' с.ш.
Долгота [Longitude]	113°30' в.д.	109°25' в.д.	139°13' в.д.	145°40' в.д.
Высота над уровнем моря, м [Altitude]	800	460	100	150
Среднегодовая температура, °C [Average annual temperature, °C]	–5	–2,1	–1,1	+4,8
Сумма температур выше 10 °C [The sum of temperatures above 10°C]	700	800	1 600	1 800
Безморозный период, дней [Frost-free period, days]	60	70	110	170
Годовая амплитуда температур, °C [Annual temperature amplitude, °C]	45	40	35	25
Континентальность (Иванов, 1959) [Continentality (Ivanov, 1959)]	250	200	150	100
Сумма осадков за год [Total annual precipitation]	340	255	547	1 253
Сумма осадков с мая по сентябрь [Total precipitation from May to September]	274	201	384	695

Хвойные представлены очень редко расположенными деревьями кедра сибирского (*Pinus sibirica*) и многочисленными, но не сомкнутыми «кустами» кедрового стланика. На Северо-Муйском хребте участок находился в долине р. Ангаракан. Собственно долина занята лесной растительностью с преобладанием лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii*) и участием кедра сибирского. На окружающих долину склонах располагались заросли кедрового стланика, багульника и рододендрона золотистого (*Rhododendron aureum*). Семена собирали в самой нижней части склона. В Нижнем Приамурье на наиболее дренированных участках мари в 15 км к востоку от с. Циммермановка по автодороге на Де-Кастри в кустарниковом ярусе преобладала береза (*Betula fruticosa*), хвойные примерно в равном количестве были представлены лиственницей Гмелина и кедровым стлаником, с которого собирали семена. Наконец, в южной части о. Кунашир для сбора семян использовали отдельные разрозненные экземпляры кедрового стланика на прибрежной пустоши, занятой сплошными зарослями курильского бамбука (*Sasa kurilensis*).

В онтогенезе кедрового стланика высота растений, достигнув предельной величины, перестает увеличиваться, после чего увеличивается лишь ширина кроны за счет полегания и укоренения периферических стволов-ветвей [12, 13]. Прекращение роста в высоту происходит обычно в середине генеративного этапа онтогенеза. Для сбора семян мы использовали средне-возрастные генеративные растения, достигшие предельной высоты, но еще не потерявшие правильной чашевидной формы. Размер растений во всех 4 случаях был примерно одинаковый: высота 1,5–2 м, диаметр кроны 2,5–3 м. Мы не определяли точный возраст растений, с которых собирали семена (у стланцев это сделать довольно сложно), но у сибирских экотипов прирост лидирующих побегов в последние 10 лет был на 25–30% меньше, чем у дальневосточных. Следовательно, при том же размере растений их возраст в Сибири, скорее всего, был заметно больше. В каждом месте собирали по 10–15 шишек с 20–25 зрелых особей. Для посева использовали смешанный образец каждого экотипа.

Экспериментальные культуры созданы на научном стационаре «Кедр» ИМКЭС СО РАН в с. Курлек, 30 км к юго-востоку от Томска. Это крайний юг Западно-Сибирской лесной зоны. По теплообеспеченности вегетационного периода (сумме температур выше 10°C) район испытания был близок к о. Кунашир, по остальным использованным в табл. 1 климатическим показателям – к Нижнему Амуру. В последние 30 лет на юге Западной Сибири произошло существенное потепление климата, но соотношение между температурным режимом в месте испытания и местах происхождения семян изменилось мало. Почва питомника – небогатая легкая супесь, заметно истощенная длительным выращиванием лесных саженцев без удобрения.

Посев всех 4 вариантов был произведен одновременно весной 2005 г. В 3-летнем возрасте сеянцы пересадили в школьное отделение питомника с размещением 25 × 25 см, в 8-летнем возрасте – из школьного отделения на постоянное место с размещением 1 × 1,5 м. Варианты, по 25–30 особей в каждом, располагались рядами, ориентированными с севера на юг. Опыт был заложен в двух повторностях, которые существенно различались по условиям среды. В первом блоке были представлены все 4 варианта. Этот блок располагался в месте, отчасти защищенном с двух сторон от поздних весенних заморозков более высокими деревьями, которые были посажены одновременно с экспериментальными, но росли быстрее и к 2023 г. достигли высоты 4–5 м. Среди этих деревьев не было 5-хвойных сосен, сильно заселенных сибирским кедровым хермесом (*Peneus cembrae* Chol., Hemiptera, Adelgidae), сосущим филлофагом, взаимодействие которого с объектами опыта, как мы увидим в дальнейшем, могло существенно повлиять на результаты опыта. Во втором блоке были представлены лишь два варианта, крайних по климату в местах происхождения экотипов: Северомуйск и Кунашир. Этот блок находился на открытом, не защищенном от заморозков месте. В непосредственной близости от него (25–30 м) располагался участок клонового архива кедра сибирского, сильно заселенный хермесом.

Уход за посевами и посадками ограничивался удалением сорной растительности по мере ее отрастания. Обработка пестицидами не проводилась.

В первом блоке морфометрические признаки измеряли дважды: в возрасте 12 лет (2016 г.) и 19 лет (2023 г.). Во втором блоке это было сделано лишь в 2023 г. Определяли высоту дерева и диаметр его кроны. На основе этих измерений рассчитывали объем кроны как эллипсоида. Диаметр ствола измеряли штангенциркулем в его основании. Штамб у кедрового стланика обычно очень короткий. Поэтому измерение диаметра ствола в большинстве случаев проводилось на уровне корневой шейки. Высота, ширина кроны и диаметр ствола в значительной мере определяют надземную фитомассу древесного растения. Поэтому в тех случаях, когда речь идет о совокупности этих морфометрических показателей, мы сочли возможным использовать термин «продуктивность».

На всем протяжении периода наблюдений оценивали устойчивость деревьев к двум главным внешним факторам: поздним весенним заморозкам и повреждению хермесом. Определяли долю поврежденных особей в экотипе, а также степень повреждения. Выделяли три уровня повреждения побегов заморозками: 1) произошла деформация побега, 2) погибла дистальная часть побега, 3) побег полностью погиб. Наличие колоний хермеса устанавливали по характерному белому налету (пушку), покрывающему побеги и хвою. Для оценки плотности заселения использовали шкалу С.А. Кривец и Е.Н. Коровинской [14]:

1 балл – единичное заселение (на дереве располагается от 1 до 5 мелких колоний, молодые побеги не заселены);

2 балла – слабое заселение (на дереве примерно одна треть брахибластов и молодых побегов заселена компактными, четко подразделенными колониями, свободные от колоний участки больше размеров колоний);

3 балла – сильное заселение (на дереве заселено примерно две трети всех брахибластов хвои и молодых побегов; колонии большие и рыхлые, расстояние между ними гораздо меньше размеров самих колоний).

Форму распределения признаков в вариационных рядах проверяли с помощью теста Колмогорова–Смирнова. Поскольку распределение морфологических признаков было нормальным, для сравнения экотипов использовали тест Дункана, различия считали значимыми при $p \leq 0,05$.

Результаты исследования

В первом блоке, где представлены все 4 варианта, значения признаков, характеризующих продуктивность, зависели от климата в местах происхождения экотипов (табл. 2). С повышением теплообеспеченности и снижением континентальности климата высота деревьев снижалась, а диаметр кроны увеличивался. И в 12-, и в 19-летнем возрасте различия по высоте были не значимы из-за большого разнообразия внутри экотипов. Значимые различия по диаметру кроны в оба срока наблюдений найдены лишь между крайними вариантами. Из-за противоположной направленности изменений высоты и диаметра кроны максимальные различия между экотипами наблюдались по форме кроны. С увеличением теплообеспеченности и снижением континентальности климата форма кроны менялась от вытянутого эллипсоида к

сплюснутому, становилась все более широкой. С возрастом эти различия увеличивались: в 19 лет отношение высоты дерева к диаметру кроны у северомуйского экотипа было в 2 с лишним раза больше, чем у кунаширского. По общей продуктивности (диаметр ствола, объем кроны) сибирские экотипы уступали дальневосточным. В первый срок различия были не значимыми из-за высокого внутреннего разнообразия, во второй срок достигли значимого уровня.

Таблица 2 [Table 2]

Морфометрические показатели экотипов в первом блоке опыта
(среднее значение $\pm$ стандартное отклонение)
[Morphometric traits of ecotypes in the first block of the experiment
(average $\pm$ standard deviation)]

Признаки [Traits]	Экотипы [Ecotypes]			
	Северомуйск [Severomujsk]	Нижнеангарск [Nizhneangarsk]	Циммермановка [Cimmermanovka]	Кунашир [Kunashir]
Возраст 12 лет [12 years old]				
Высота дерева, см [Tree height, cm]	109,5 $\pm$ 21,3 а	105,1 $\pm$ 18,1а	102,3 $\pm$ 18,6 а	97,6 $\pm$ 18,3 а*
Диаметр ствола, см [Stem diameter, cm]	3,51 $\pm$ 1,03 а	3,54 $\pm$ 1,06 а	3,59 $\pm$ 0,91 а	3,69 $\pm$ 1,22 а
Диаметр кроны, см [Crown diameter, cm]	75,3 $\pm$ 18,4 а	80,2 $\pm$ 18,3 аб	86,9 $\pm$ 19,4 аб	100,3 $\pm$ 36,4б
Объем кроны, м ³ [Crown volume, m ³]	0,41 $\pm$ 0,10 а	0,42 $\pm$ 0,09 а	0,44 $\pm$ 0,11 а	0,51 $\pm$ 0,12 а
Высота дерева/диаметр кроны [Tree weight/Crown diameter]	1,45 $\pm$ 0,14 а	1,31 $\pm$ 0,13 аб	1,18 $\pm$ 0,12 аб	0,97 $\pm$ 0,09 б
Возраст 19 лет [19 years old]				
Высота дерева, см [Tree height, cm]	213 $\pm$ 40,9 а	206 $\pm$ 39,8 а	192 $\pm$ 36,8 а	180 $\pm$ 33,1 а
Диаметр ствола, см [Stem diameter, cm]	4,71 $\pm$ 1,12 а	5,03 $\pm$ 1,16 аб	6,11 $\pm$ 1,33 аб	6,46 $\pm$ 1,47 б
Диаметр кроны, см [Crown diameter, cm]	124 $\pm$ 25 а	149 $\pm$ 28 аб	195 $\pm$ 48 аб	225 $\pm$ 56 б
Объем кроны, м ³ [Crown volume, m ³]	2,51 $\pm$ 0,40 а	2,94 $\pm$ 0,55 а	3,79 $\pm$ 0,74 б	4,36 $\pm$ 0,86 б
Высота дерева/диаметр кроны [Tree weight/crown diameter]	1,71 $\pm$ 0,19 а	1,38 $\pm$ 0,14 а	0,98 $\pm$ 0,13 б	0,80 $\pm$ 0,11 б

Примечание. * – наличие хотя бы одной одинаковой буквы при числах показывает отсутствие значимых различий между экотипами при $p \leq 0,05$.

[Note. * - the same letters near the numbers show the absence of significant differences between the variants at $p \leq 0.05$].

Все экотипы были одинаково устойчивы к зимним климатическим факторам, но несколько различались по устойчивости к весенним заморозкам. Последние нередко (в среднем раз в 3 года) приходились на чувствительные к ним фенофазы. Континентальные экотипы с более ранним началом роста повреждались чаще и сильнее. Степень морозных повреждений варьировала от слабого повреждения некоторых почек до гибели всего молодого побега. Для примера приведем «профиль» повреждений в начале июня 2021 г.

(табл. 3). В остальные годы наблюдалась примерно такая же ситуация. Различия между экотипами были не настолько велики, чтобы серьезно повлиять на продуктивность.

Таблица 3 [Table 3]

Повреждения экотипов в 1-м блоке опыта июньским заморозком 2021 г.
[Damage to ecotypes by the June 2021 frost in the 1st block of the experiment]

Экотип [Ecotype]	Доля деревьев с разной степенью повреждений, % [The percentage of damaged trees]			
	Нет повреждений [No damage]	Произошла деформация побега [Shoot deformation]	Погибла дистальная часть побега [Shoot tip died]	Побег полностью погиб [Whole shoot died]
Северомуйск [Severomujsk]	60	20	15	5
Нижнеангарск [Nizhneangarsk]	80	15	5	0
Циммермановка [Cimmermanovka]	90	10	0	0
Кунашир [Kunashir]	95	5	0	0

По устойчивости к хермесу экотипы заметно различались (табл. 4). Частота и степень повреждения увеличивались от теплых мест происхождения к холодным, причем южно-курильский экотип не заселялся хермесом вообще. Впрочем, даже сибирские экотипы повреждались не настолько сильно, чтобы это существенно повлияло на продуктивность.

Таблица 4 [Table 4]

Повреждение экотипов сибирским кедровым хермесом в первом блоке опыта по наблюдениям с 2020 по 2023 г.

[Damage to ecotypes by wooly aphid in the 1st block of the experiment according to observations from 2020 to 2023]

Экотип [Ecotype]	Доля деревьев, заселенных хермесом, % [Percentage of trees damaged by wooly aphid]	Степень заселения хермесом, средний балл (разнообразие) [Degree of wooly aphid damage, average score (variation)]
Северомуйск [Severomujsk]	100	1,6 (1–2)
Нижнеангарск [Nizhneangarsk]	53	1,1 (0–2)
Циммермановка [Cimmermanovka]	24	0,2 (0–1)
Кунашир [Kunashir]	0	0

Таким образом, контрастные климатические экотипы в первом блоке опыта не сильно, но заметно различались по продуктивности и устойчивости. Самые значимые различия были по двум признакам, наиболее важным для селекции декоративных сортов: форме кроны и цвету хвои. Различия по последнему признаку были видны невооруженным глазом (рис. 1). Сибирские экотипы имели обычный для кедрового стланика сизый цвет хвои.

Дальневосточные экотипы, особенно Южно-Курильский (Кунашир), имели яркую голубую хвою.



Рис. 1. 19-летние саженцы в блоке 1: Кунашир (слева), Северомуйск (в центре) и Циммермановка (справа). Фото автора

[Fig. 1. 19-year-old seedlings of 1st block 1: Kunashir (left), Severomuisk (center) and Cimmermanovka (right). The author's photo]

Таблица 5 [Table 5]

Устойчивость и продуктивность контрастных экотипов во втором блоке опыта
[Productivity and sustainability of contrasting ecotypes in the 2nd block of the experiment]

Признаки [Traits]		Экотипы [Ecotype]	
		Северомуйск [Severomuisk]	Кунашир [Kunashir]
Доля заселенных хермесом деревьев в 2020–2023 гг., % [Percentage of trees damaged by wooly aphid]		100	0
Степень заселения хермесом (2020–2023 гг.), балл [Degree of wooly aphid damage, average score (variation)]		2,4 (1–3)	0
Деревья, поврежденные заморозком в июне 2021 г., % [Damage to ecotypes by the June 2021 frost, %]	Нет повреждений [No damage]	0	70
	Произошла деформация побега [Shoot deformation]	5	20
	Погибла дистальная часть побега [Shoot tip died]	10	10
	Побег полностью погиб [Whole shoot died]	85	0
Высота дерева, см [Tree height, cm]		83,1 ± 20,3 а	165,1 ± 41,1 б
Диаметр ствола, см [Stem diameter, cm]		3,51 ± 1,1 а	8,07 ± 2,30 б
Диаметр кроны, см [Crown diameter, cm]		48,2 ± 17,2 а	204,7 ± 54,4 б
Объем кроны, м ³ [Crown volume, m ³]		0,148 ± 0,35 а	3,308 ± 1,1 б
Отношение высота дерева/диаметр кроны [Tree weight/crown diameter]		1,72 ± 0,20 а	0,73 ± 0,18 б

Второй блок опыта располагался в существенно иных условиях: на открытом «морозобойном» месте в непосредственной близости от источника хермеса. Здесь между контрастными экотипами наблюдались значимые и очень большие различия по всем без исключения признакам (см. табл. 5). Южно-курильский экотип превосходил сибирский в 2 раза по высоте, в 2,5 раза по диаметру ствола, в 4 раза по диаметру кроны, в 22 раза по объему кроны. Форма крона у обоих экотипов во втором блоке была точно такая же, как в первом.



Рис. 2. 18-летние саженцы кунаширского (вверху) и северомуйского (внизу) экотипов во 2-м блоке опыта через 11 дней после заморозка 3 июня 2022. Фото автора
[Fig. 2. 18-year-old seedlings of the Kunashir (on top) and Severomuysky (below) ecotypes in the 2nd block of the experiment 11 days after the frost on June 3, 2022. Author's photo]

Громадные различия в продуктивности явно объяснялись почти исключительно устойчивостью к двум обсуждаемым внешним факторам. Куна-

ширский экотип, как и в 1-м блоке, совершенно не заселялся хермесом, северомуйский экотип был 100-процентно заселен и серьезно повреждался из года в год. То же самое было характерно и для морозных повреждений. Кунаширский экотип повреждался только очень поздними заморозками, которые случаются не чаще, чем раз в 6–7 лет, причем даже в таких случаях серьезных повреждений у него не было. Северомуйский экотип повреждался любыми, в том числе не очень поздними заморозками, которые случались раз в 2–3 года. Это было связано с более ранним началом роста побегов (см. рис. 2). На фотографии, сделанной через 11 дней после позднего заморозка 3 июня 2022 г. с температурой до -4°C видно, насколько сильно дальневосточный экотип отстает от сибирского в развитии. У сибирского хвоя уже была частично развернута в момент заморозка, поэтому молодые побеги оказались почти полностью уничтожены. У дальневосточного экотипа хвоя еще не появилась даже в момент съемки. Поэтому морозом немного повреждены лишь самые кончики некоторых побегов.

Обсуждение результатов

Кедровый стланик имеет обширный ареал от Южного Прибайкалья на западе до Берингова моря на востоке и от низовьев Лены (72° с.ш.) на севере до центральной части о. Хонсю (36° с.ш.) на юге. У большинства видов основных географических, тем более климатических ареал, в разы меньше, однако у всех найдены большие различия в продуктивности экотипов, когда они культивируются в одинаковых условиях *ex situ* [15]. При выращивании в теплых частях ареала относительно северные, высокогорные и континентальные экотипы, как правило, сильно уступают по скорости роста относительно южным, низкогорным и океаническим [16]. Из многочисленных примеров приведем лишь один, максимально близкий, который также относится к 5-хвойным соснам и к азиатской части России [17]. Контрастные экотипы кедрового сибирского (*Pinus sibirica*), которые по климату в местах их происхождения были гораздо ближе между собой, чем экотипы кедрового стланика в нашем опыте, сильно различались по продуктивности: высота и диаметр кроны в 19-летнем возрасте у южного экотипа были в 2 раза больше, чем у северного. Почему же в блоке 1 нашего опыта различия между экотипами по продуктивности оказались едва выраженными?

Чтобы ответить на этот вопрос, надо рассмотреть природу различий между экотипами из теплых и холодных мест. Обычно ее объясняют так. Большая часть опытов заложена в относительно мягком благоприятном климате. Адаптированные к нему местные экотипы полностью используют климатические ресурсы, поэтому растут быстро. Экотипы из менее благоприятного климата (север, континентальные регионы, высокогорья), где теплообеспеченность вегетационного периода существенно ниже, приспособлены именно к ней, поэтому не могут воспользоваться благоприятными условиями, рано заканчивают сезонный цикл роста и сильно отстают от местных (южных) экотипов [18].

Важность условий вегетационного периода для дифференциации экотипов не вызывает сомнения, однако в бореальной зоне условия холодной половины года значительно более изменчивы, чем условия его теплой половины, поэтому важные годовые характеристики климата (например, среднегодовая температура воздуха) значительно больше зависят от зимнего, чем от летнего климата [19]. В тех исследованиях, где анализировался весь комплекс климатических факторов, как правило, выяснялось, что главной причиной различий между географическими экотипами являются условия зимы [20], в первую очередь, средняя минимальная температура [21], или сильно зависящие от них среднегодовые показатели, включая амплитуду температур [22].

Большая важность зимних температур в местах формирования экотипов для их дифференциации только на первый взгляд кажется парадоксом. На самом деле это явление отражает актуальность перераспределения ресурсов между ростом и выживанием, продуктивностью и устойчивостью в зависимости от условий среды [23]. Адаптация экотипов к местной среде через естественный отбор предполагает генетически обусловленный физиологический баланс роста и устойчивости [24]. У хвойных он реализуется через функциональный компромисс между первичным (рост) и вторичным (защита от стрессов) метаболизмом [25]. Как правило, богатая ресурсами среда способствует сдвигу системы в сторону роста (эффективнее вырастить новое, чем защищать имеющееся), в бедной ресурсами среде сдвиг происходит в противоположном направлении [26]. Прямостоячие лесные деревья бореальной зоны зимуют в жесткой, экстремальной среде. Понятно, почему с увеличением ее жесткости ростовой потенциал климатических экотипов существенно снижается.

Обычные прямостоячие виды сосновых адаптируются к полному, целому, круглогодичному, атмосферному климату, разнообразие которого внутри обширного ареала очень велико. Кедровый стланик является ярко выраженным хионофилом, он зимует исключительно под снегом [27]. «Под-снежный» же климат мало отличается в разных регионах: ветра нет вообще, влажность очень высокая, температура в разы выше, чем в «открытой атмосфере» [28]. Д.И. Берман и Б.П. Важенин [29] приводят для Колымского нагорья такой факт: при температуре воздуха над снегом -47°C температура в области скрытой под снегом кроны кедрового стланика была всего -12°C . Это, по-видимому, и является главной причиной небольших базовых различий по скорости роста: экотипам из жесткого зимнего климата не было необходимости адаптироваться к такому климату, перераспределять ресурсы в пользу зимостойкости. Поэтому есть основания предположить, что найденные в нашем опыте различия в продуктивности объясняются по большей части адаптацией экотипов к разной теплообеспеченности вегетационного периода. Как выяснилось, эти различия совсем невелики, но только в том случае, если минимизировано действие двух специфических факторов «второго порядка» (блок 1 нашего опыта). Если они не исключены (блок 2), то различия по продуктивности многократно увеличиваются. В нашем опыте таких факторов было два: поздние весенние заморозки и повреждение насекомыми-филлофагами.

Мороз – важнейший фактор естественного отбора в бореальной зоне. Эволюция приводит к точной согласованности между годовым циклом жизни дерева и климатическим циклом, например, с учетом вероятности поздних весенних заморозков, повреждающих молодые побеги [30]. У разных экотипов для наступления одних и тех же весенних фенофаз требуется разная сумма тепла [31]. Как правило, его требуется тем меньше, чем ниже теплообеспеченность вегетационного периода и чем короче безморозный период: так растения стремятся «вписаться» в местный климат, благополучно завершить сезонный цикл развития в сжатые сроки [32]. Поэтому весенними заморозками чаще повреждаются экотипы, в местах происхождения которых климат холоднее, чем в месте испытания [33]. В соответствии с общими закономерностями на наших экспериментальных объектах у дальневосточных экотипов рост начинался значительно позже, чем у сибирских. Поэтому последние чаще и сильнее страдали от весенних заморозков. В защищенном месте (блок 1) повреждения были редкими и незначительными. В «морозобойном» месте (блок 2) они существенно снижали рост сибирских экотипов.

Взаимодействие деревьев с филлофагами – значительно более сложный вопрос, так как в каждой конкретной паре «продуцент–консумент» существует свой набор факторов и механизмов [34]. Их можно условно разделить на общие и специфические. К общим относится, в первую очередь, жизненное состояние дерева (*vigour of the tree*): насекомые повреждают деревья, уже ослабленные другими факторами [35]. В нашем опыте устойчивость экотипов кедрового стланика к хермесу возрастала от континентальных экотипов к океаническим. Это представляется вполне естественным: чем хуже данный экотип был «вписан» в местный климат и чем больше повреждался весенними заморозками, тем активнее он заселялся и хермесом. Повреждение филлофагом, в свою очередь, способствовало дальнейшему снижению продуктивности и устойчивости.

К специфическим факторам и механизмам относятся, в первую очередь, химические, связанные с особенностями вторичного метаболизма. Так, некоторые вещества, выделяемые в атмосферу хвоей (например, терпены и терпеноиды), могут служить аттрактантами или репеллентами для насекомых, т.е. привлекать или отпугивать их [36]. Мы специально изучили состав летучих веществ хвои в нашей коллекции 5-хвойных сосен [37]. Между контрастными экотипами кедрового стланика обнаружены огромные различия по соотношению ключевых летучих веществ хвои. Так, доля α -пинена у кунаширского экотипа была в 5,7 раза меньше, чем у прибайкальского (5,7 vs 32,9%), а доля 3-карена – в 3,5 раза больше (16,0 vs 4,6%). Внутривидовые различия у кедрового стланика были даже больше, чем межвидовые. По содержанию α -пинена кунаширский экотип не отличался от японского вида сосны мелкоцветковой (*P. parviflora*), а прибайкальский был близок к кедру сибирскому, который значительно сильнее других видов повреждается хермесом [14]. Возможно, это обстоятельство способствовало очень высокой, почти абсолютной, устойчивости дальневосточных экотипов к этому филлофагу.

Большие различия между экотипами вне зависимости от условий их выращивания были по двум признакам, наиболее важным для селекции декоративных сортов: форме кроны и цвету хвои. Чем мягче климат в местах происхождения экотипов, тем меньше высота деревьев и больше ширина кроны. На первый взгляд, это кажется удивительным. Ведь если стланник зимует под снегом, то более «приземленной» формы роста логично было бы ожидать как раз от экотипов из жесткого континентального климата. Почему же в нашей работе получен противоположный результат? Начнем с того, что у кедрового стланника летняя форма кроны никак не влияет на зимнюю. Какую бы форму не имел данный экземпляр летом, зимой он все равно оказывается распластанным по поверхности грунта и уходит под снег. Это характерно даже для очень высоких и жестких деревьев в самых малоснежных регионах (например, на Колымском нагорье) [29]. Предзимнее полегание именно активное [38]. Оно происходит при понижении температуры ниже нуля, которое в континентальном климате обычно предшествует формированию снежного покрова. Когда снег всё-таки выпадает, пусть даже и не очень обильный, он быстро укрывает уже лежащие на земле стволы-ветви стланника. Поэтому у экотипов из континентального климата нет никакой причины иметь летом горизонтально ориентированную крону.

Экология океанических экотипов кедрового стланника изучалась, главным образом, в Японии. Там активное предзимнее полегание не происходит потому, что в океаническом климате снижению температуры воздуха до отрицательных значений обычно предшествуют обильные снегопады, из-за которых происходит пассивное полегание стланника [39]. Если бы в таких условиях стволы-ветви в теплое время года были вертикально ориентированными, как у континентальных экотипов, они ломались бы под тяжестью мокрого снега. Чтобы избежать такой участи, тихоокеанские экотипы кедрового стланника сформировали специальную адаптацию – наклонное расположение стволов-ветвей при положительной температуре воздуха. Наш опыт показал, что эта адаптация наследственно закреплена. Она проявляется и в нашем умеренно континентальном климате. При этом тихоокеанские экотипы стланника сохранили способность к активному полеганию. Гармоничное сочетание двух механизмов полегания позволяет им без проблем зимовать на юге Западной Сибири.

У сосновых с выраженным внутривидовым разнообразием по цвету хвои, от обычного зеленого до сизого (голубого), оно обычно организовано по единому принципу: зеленая хвоя характерна для северных и низкогорных экотипов, сизая – для южных высокогорных. Это установлено, например, для сильно дифференцированных в этом отношении видов с запада Северной Америки: *Pseudotsuga menziesii* [40], *Abies concolor* [41], *Pinus ponderosa* [42]. Сизый (голубой) цвет хвои определяется ее повышенной отражательной способностью в холодной части спектра; такая хвоя отражает еще и разрушительный ультрафиолет [43]. Специфическая отражательная способность хвои у континентальных высокогорных экотипов создается за счет особой волокнистой структуры эпикутикулярного воска как адаптации для выживания в условиях повышенного уровня солнечной радиации [44].

В нашем опыте яркость голубого цвета хвои возрастала от континентальных экотипов к океаническим, что представляется несколько неожиданным. Наиболее губительной для хвои является повышенная солнечная радиация в морозное время года (зима и ранняя весна), когда почвенная влага недоступна для дерева [45]. Кедровый стланик в это время, как уже отмечалось выше, защищен от яркого света снежным покровом, поэтому вряд ли нуждается в специальной защите от избыточной инсоляции. К тому же причинная зависимость между климатом и цветом хвои не всегда выражена даже и у обычных прямостоячих деревьев. Так, у ели сибирской (*Picea obovata*) сизые (var. *glauca*) и голубые (var. *coerulea*) формы описаны как в наиболее жесткой (сухой) (Центральный Алтай) [46], так и в наиболее мягкой (влажной) (Южное Прибайкалье) [47] частях ареала. Значит, вопрос о природе различий между экотипами по цвету хвои значительно сложнее, чем кажется, и остается пока открытым.

При всей универсальности принципов внутривидовой эколого-географической дифференциации ее степень существенно различается у разных видов. G.E. Rehfeldt [48], изучивший это явление на примере хвойных в Скалистых горах, по жесткости климатических адаптаций разделил виды на 3 группы: специализированные, промежуточные и неспециализированные. Кедровый стланик явно относится к последним: при отсутствии вторичных экологических факторов даже его контрастные географические экотипы слабо специализированы к макроклимату. Поэтому есть основания надеяться, что настоящие и будущие изменения климата окажут на него меньшее негативное воздействие, чем на другие сибирские виды хвойных. По этой же причине он весьма перспективен для широкой интродукции за пределы его естественного ареала. Кедровый стланик был впервые описан Р.Э. Регелем в середине XIX в., с тех пор российские авторы занимают лидирующие позиции в его исследовании [49]. Этот вид выращивается в 28 ботсадах и дендрариях России, но почти не используется в озеленении. Он актуален, в первую очередь, как уникальный по оригинальности и декоративности. Его введение в культуру обещает широкие возможности еще и потому, что контрастные климатические экотипы существенно различаются по форме кроны и цвету хвои. Некоторые из этих экотипов вполне можно рассматривать как сорта-популяции, которые целесообразно использовать для разных целей в ландшафтном строительстве.

Заключение

Опыт выращивания контрастных географических экотипов кедрового стланика за пределами естественного ареала на юге Западной Сибири показал их слабую дифференциацию по продуктивности в зависимости от макроклимата в местах происхождения. Эта дифференциация была значительно меньше, чем у других бореальных хвойных, вынужденных адаптироваться, в первую очередь, к условиям зимы. Кедровый стланик является хионофилом, он зимует под снегом. «Подснежный» же климат мало отличается в разных регионах. Это, по видимому, и является главной причиной небольших базовых различий между экотипами по скорости роста и жизненному состоянию.

Даже небольшие базовые различия между экотипами, в первую очередь, фенологические, провоцируют значимое снижение устойчивости, а в конечном счете и продуктивности, если в действие вступают дополнительные внешние факторы (например, поздние весенние заморозки и насекомые-филлофаги). Менее соответствующие местному климату экотипы, в данном случае континентальные (сибирские), повреждаются ими значительно сильнее, чем более соответствующие местному климату океанические (дальневосточные) экотипы.

Значимые различия между сибирскими и дальневосточными экотипами, притом не зависящие от условий выращивания, наблюдались по двум признакам, наиболее важным для селекции декоративных сортов: форме кроны и цвету хвои. У сибирских экотипов крона была узкая, а цвет хвои сизый. Дальневосточные экотипы, особенно южно-курильский, имели широкую крону и яркую голубую хвою. Различия по форме кроны явно связаны с климатом в местах происхождения экотипов. В континентальном климате преобладает пассивное (до выпадения снега), в муссонном климате активное (под тяжестью снега) предзимнее полегание стволов-вестей.

Кедровый стланик как уникальный по оригинальности и декоративности вид весьма перспективен для интродукции в Южной Сибири. Как это ни парадоксально, дальневосточные экотипы более актуальны для данного региона, чем сибирские. Они безупречно устойчивы и декоративны безотносительно к условиям выращивания. Особое место занимает южно-курильский экотип как самый устойчивый и самый декоративный. Сибирские экотипы можно эффективно использовать лишь в местах, защищенных от поздних весенних заморозков (например, во втором ярусе насаждений), где отсутствуют источники заселения насекомыми-филлофагами либо осуществляется эффективная защита от них.

Список источников

1. Kayes I., Mallik A. Boreal Forests: Distributions, Biodiversity, and Management // *Life on Land. Encyclopedia of the UN Sustainable Development Goals*. Springer Nature Switzerland AG, 2020. PP. 1–12. doi: 10.1007/978-3-319-71065-5_17-1
2. Klisz M., Chakraborty D., Cvjetkovic B., Grabner M., Lintunen A., Mayer K., George J-PP., Rossi S. Functional traits of boreal species and adaptation to local conditions // *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management*. Springer, 2023. PP. 323–355. doi: 10.1007/978-3-031-15988-6_12
3. Morgenstern M. Geographic variation in forest trees: Genetic basis and application of knowledge in silviculture. Vancouver : UBC Press, 2011. 209 p.
4. Langlet O. Two hundred years of gynecology. *Taxon*. 1971. Vol. 20. PP. 653–722.
5. Matyas C. Climatic adaptation of trees: rediscovering provenance tests // *Euphytica*. 1996. Vol. 92 (1). PP. 45–54. doi: 10.1007/BF00022827
6. Critchfield W.B., Little E.L. Geographic distribution of the pines of the world // *U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC : Misc. Publ.*, 1966. 97 p. doi: doi.org/10.5962/bhl.title.66393
7. Швиденко А.З., Щепашенко Д.Г. Что мы знаем о лесах России сегодня? *Лесная таксация и лесоустройство*. 2011. Вып. 1–2. С. 45–46.
8. Auders A.G., Spicer D.P. *Royal Horticultural society encyclopedia of conifers – a comprehensive guide to cultivars and species*. Vols 1 & 2. Nicosia, Cyprus : Kingsblue Publishing Ltd., in assoc. with the Royal Horticultural Society, London, 2012. 1500 p.

9. Ладейщиков Н.П. Особенности климата крупных озер (на примере Байкала). М. : Наука, 1982. 138 с.
10. Каракин В.П. Мелкомасштабное природно-хозяйственное районирование побережья Тихоокеанской России по природным условиям освоения // Тихоокеанская география. 2020. № 1. С. 59–69. doi: 10.35735/7102875.2020.1.1.007
11. Хоментовский П.А. Экология кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) на Камчатке (общий обзор). Владивосток : Дальнаука, 1995. 227 с.
12. Агроклиматический атлас мира / под ред. И.А. Гольцберг. М. ; Л. : Гидрометеиздат, 1972. 160 с.
13. Goroshkevich S.N., Popov A.G., Vasilieva G.V. Ecological and morphological studies of hybrid zone between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* // Annals of Forest Research. 2008. Vol. 51. PP. 43–52. doi: 10.15287/afr.2008.144
14. Кривец С.А., Коровинская Е.Н. Экология сибирского кедрового хермеса в селекционных культурах кедра сибирского в Томской области // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2009. № 187. С. 159–167.
15. Neale D.B., Wheeler N.C. The Conifers: Genomes, Variation and Evolution. Cham, Switzerland: Springer, 2019. 608 p. doi: 10.1007/978-3-319-46807-5
16. Hereford J. A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs // The American Naturalist. 2009. № 173. PP. 579–588. doi: 10.1086/597611
17. Zhuk E.A., Goroshkevich S.N. Growth and reproduction in *Pinus sibirica* ecotypes from Western Siberia in a common garden experiment // New Forests. 2018. Vol. 49. PP. 159–172. doi: 10.1007/s11056-017-9611-7
18. Bossdorf O., Prati D., Auge H., Schmid B. Reduced competitive ability in an invasive plant // Ecology Letters. 2004. Vol. 7. PP. 346–353. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00586.x
19. Peel M.C., Finlayson B.L., McMahon T.A. Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification // Hydrology and Earth System Sciences. 2007. Vol. 11. PP. 1633–1644. doi: 10.5194/hess-11-1633-2007
20. Rehfeldt G.E., Ying C.C., Spittlehouse D.L., Hamilton D.A. Genetic responses to climate in *Pinus contorta*: Niche breadth, climate change and reforestation // Ecological Monographs. 1999. Vol. 69 (3). PP. 375–407.
21. St. Clair J.B., Mandel N.L., Vance-Borland K.W. Genecology of Douglas-fir in western Oregon and Washington // Annals of Botany. 2005. Vol. 96 (7). PP. 1199–1214. doi: 10.1093/aob/mci278
22. Wang T., O'Neill G.A., Aitken S.N. Integrating environmental and genetic effects to predict responses of tree populations to climate // Ecological Applications. 2010. Vol. 20 (1). PP. 153–163. doi: 10.1890/08-2257.1
23. Agrawal A., Conner J., Rasmann S. Trade-offs and negative correlations in evolutionary ecology // Evolution After Darwin: the First 150 Years. Oxford : Sinauer Associates, 2010. PP. 243–268.
24. Aitken S.N., Bemmels J.B. Time to get moving: Assisted gene flow of forest trees // Evolutionary Applications. 2016. Vol. 9. PP. 271–290. doi: 10.1111/eva.12293
25. Hussain A., Classens G., Guevara-Rozo S., Cale J.A., Rajabzadeh R., Peters B.R., Erbilgin N. Spatial variation in soil available water holding capacity alters carbon mobilization and allocation to chemical defenses along jack pine stems // Environmental and Experimental Botany. 2020. Vol. 171. 103902. doi: 10.1016/j.envexpbot.2019.103902
26. Endara M.J., Coley P.D. The resource availability hypothesis revisited: A meta-analysis. Functional Ecology. 2011. Vol. 25. PP. 389–398. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01803.x
27. Тихомиров Б.А. Кедровый стланик, его биология и использование. М. : Изд-во МОИП, 1949. 105 с.
28. Павлов А.В. Теплофизика ландшафтов. Новосибирск : Наука, 1979. 285 с.
29. Берман Д.И., Важенгин Б.П. Бессмертен ли кедровый стланик? // Природа. 2014. № 9. С. 34–47.

30. Inouye D.W. The ecological and evolutionary significance of frost in the context of climate change // *Ecology Letters*. 2000. Vol. 3 (5). PP. 457–463. doi: 10.1046/j.1461-0248.2000.00165.x
31. Andersson Gull B., Persson T., Fedorkov A., Mullin T.J. Longitudinal differences in Scots pine shoot elongation // *Silva Fennica*. 2018. Vol. 52, № 5. 10040. doi: 10.14214/sf.10040
32. Wuhlisch G. von, Krusche D., Muhs H.J. Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances // *Silvae Genetica*. 1995. Vol. 44 (5–6). PP. 343–346.
33. Danusevicius D., Persson B. Phenology of natural Swedish populations of *Picea abies* as compared with introduced seed sources // *Forest Genetics*. 1998. Vol. 5 (4). PP. 211–220.
34. Leather S.R. Resistance to foliage-feeding insects in conifers: implications for pest management. Integrated Pest Management Reviews. 1996. Vol. 1. PP. 163–180. doi: 10.1007/bf00130674.
35. Speight M.R., Wainhouse D. Ecology and management of forest insects. Oxford: Clarendon Press, 1989. 374 p.
36. Hanover J.W. Forest trees resistant to insects // *Breeding plants resistant to insect*. New York: John Wiley and Sons, 1980. PP. 487–512.
37. Домрачев Д.В., Карпова Е.В., Горошкевич С.Н., Ткачев А.В. Сравнительный анализ летучих веществ хвои пятихвойных сосен северной и восточной Евразии // *Химия растительного сырья*. 2011. № 4. С. 89–98.
38. Гроссет Г.Э. К изучению экологии кедрового стланика (*Pinus pumila* Rgl.). Механизм активного полегания при наступлении морозов // *Бюл. МОИП. Отдел биологический*. 1959. Т. 64, вып. 2. С. 85–96.
39. Okitsu S. Forest vegetation of northern Japan and southern Kuriles // *Forest vegetation of northeast Asia*. Dordrecht, Kluwer, 2003. PP. 231–261.
40. Wright J.W., Kung F.H., Read R.A., Lemmien W.A., Bright J.N. Genetic variation in Rocky Mountain Douglas-fir // *Silvae Genetica*. 1971a. Vol. 20. PP. 54–60.
41. Wright J.W., Lemmien W.A., Bright J.N. early growth of ponderosa pine ecotypes in Michigan // *Forest Science*. 1969. Vol. 15. PP. 169–174.
42. Wright J.W., Lemmien W.A., Bright J.N. Genetic variation in southern Rocky Mountain white fir // *Silvae Genetica*. 1971b. Vol. 20. PP. 148–150.
43. Reicoski D.A., Hanover J.W. Physiological effects of surface waxes: I. Light reflectance for glaucous and nonglaucous *Picea pungens* // *Plant Physiology*. 1978 Vol. 62 (1). PP. 101–104. doi: 10.1104/pp.62.1.101.
44. Clark J.B., Lister G.R. Photosynthetic Action Spectra of Trees: II. The Relationship of Cuticle Structure to the Visible and Ultraviolet Spectral Properties of Needles from Four Coniferous Species // *Plant Physiology*. 1975. № 55 (2). PP. 407–413. doi: 10.1104/pp.55.2.407.
45. Welling A., Palva, E.T. Molecular control of cold acclimation in trees // *Physiologia Plantarum*. 2006. Vol. 127. PP. 167–181. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00672.x
46. Лучник З.И. Интродукция деревьев и кустарников в Алтайском крае. М. : Колос, 1970. 656 с.
47. Шаманова С.И., Кузьмин С.Б., Казарновский С.Г., Плешанов А.С. Географические закономерности распространения голубой ели на Хамар-Дабане // *География и природные ресурсы*. 2013. № 4. С. 73–83.
48. Rehfeldt G.E. Evolutionary genetics, the biological species and the ecology of the Interior cedar-hemlock forests // *Proceedings of the interior cedar-hemlock-white pine forests: Ecology and management*. Pullman : Washington State University, 1994. PP. 91–100.
49. Орлова Л.В., Фирсов Г.А., Трофимук Л.П., Карамышева А.В. Кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel, Pinaceae) – история изучения, современное состояние в ботанических садах Санкт-Петербурга и перспективы его использования в озеленении на Северо-Западе России // *Hortus Botanicus*. 2019. № 14. С. 100–123. doi: 10.15393/j4.art.2019.6445

References

1. Kayes I, Mallik A. Boreal Forests: Distributions, Biodiversity, and Management. In: *Life on Land. Encyclopedia of the UN Sustainable Development Goals*. Springer Nature Switzerland AG; 2020. pp. 1-12. doi: 10.1007/978-3-319-71065-5_17-1
2. Klisz M, Chakraborty D, Cvjetkovic B, Grabner M, Lintunen A, Mayer K, George J-P, Rossi S. Functional traits of boreal species and adaptation to local conditions. In: *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management*. Springer, 2023. pp. 323-355. doi: 10.1007/978-3-031-15988-6_12
3. Morgenstern M. Geographic variation in forest trees: Genetic basis and application of knowledge in silviculture. Vancouver: UBC Press; 2011. 209 p.
4. Langlet O. Two hundred years of gynecology. Vol. 20. *Taxon*. 1971. pp. 653-722.
5. Matyas C. Climatic adaptation of trees: rediscovering provenance tests. *Euphytica*. 1996;92(1):45-54. doi: 10.1007/BF00022827
6. Critchfield WB, Little EL. Geographic distribution of the pines of the world. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Misc. Publ. 991. Washington, DC; 1966. 97 p.
7. Shvidenko A, Schepaschenko D. What do we know about Russian forests today? Forest Inventory and Forest Planning. Vol. 1-2(45-46). 2011. pp. 153-172. In Russian, English summary
8. Auders AG, Spicer DP. Royal Horticultural society encyclopedia of conifers - a comprehensive guide to cultivars and species. Nicosia, Cyprus: Kingsblue Publishing Ltd., in assoc. with the Royal Horticultural Society, London; 2012. 1500 p.
9. Ladejshchikov NP. Osobennosti klimata krupnyh ozer (na primere Bajkala) [Climate features of large lakes (on the example of Lake Baikal)]. Moscow: Nauka publ.; 1982. 138 p. In Russian
10. Karakin VP. Small-scale natural-economic zoning of the coast of Pacific Russia according to the natural conditions of economic development. *Tihookeanstaya Geografiya*. 2020;1:59-69. doi: 10.35735/7102875.2020.1.1.007 In Russian, English summary
11. Khomentovsky PA. Ecology of Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) in Kamchatka (general survey). Vladivostok: Dalnauka publ.; 1995. 227 p. In Russian
12. The agro-climatic Atlas of the world. Goltsberg IA, editor. Moscow-Leningrad: Gydrometeoizdat publ.; 1972. 160 p.
13. Goroshkevich SN, Popov AG, Vasilieva GV. Ecological and morphological studies of hybrid zone between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila*. *Annals of Forest Research*. 2008;51:43-52. doi: 10.15287/af.2008.144
14. Krivec SA, Korovinskaya EN. Ekologiya sibirskogo kedrovogo hermesa v selekcionnykh kulturakh kedra sibirskogo v Tomskoj oblasti [Ecology of *Pinus cembrae* in breeding plantations of Siberian stone pine in the Tomsk region]. *Izvestiya Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii*. 2009;187:159-167. In Russian, English summary
15. Neale DB, Wheeler NC. The Conifers: Genomes, Variation and Evolution. Cham, Switzerland: Springer; 2019. 608 p. doi: 10.1007/978-3-319-46807-5
16. Hereford J. A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs. *The American Naturalist*. 2009;173:579-588. doi: 10.1086/597611
17. Zhuk EA, Goroshkevich SN. Growth and reproduction in *Pinus sibirica* ecotypes from Western Siberia in a common garden experiment. *New Forests*. 2018;49:159-172. doi: 10.1007/s11056-017-9611-7
18. Bossdorf O, Prati D, Auge H, Schmid B. Reduced competitive ability in an invasive plant. *Ecology Letters*. 2004;7:346-353. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00586.x
19. Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA. Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*. 2007;11:1633-1644. doi: 10.5194/hess-11-1633-2007
20. Rehfeldt GE, Ying CC, Spittlehouse DL, Hamilton DA. Genetic responses to climate in *Pinus contorta*: Niche breadth, climate change and reforestation. *Ecological Monographs*. 1999;69(3): 375-407.

21. St. Clair JB, Mandel NL, Vance-Borland KW. Genecology of Douglas-fir in western Oregon and Washington. *Annals of Botany*. 2005;96(7): 1199-1214. doi: 10.1093/aob/mci278
22. Wang T, O'Neill GA, Aitken SN. Integrating environmental and genetic effects to predict responses of tree populations to climate. *Ecological Applications*. 2010;20(1):15-163. doi: 10.1890/08-2257.1
23. Agrawal A, Conner J, Rasmann S. Trade-offs and negative correlations in evolutionary ecology. In: *Evolution After Darwin: the First 150 Years*. Oxford: Sinauer Associates; 2010. pp. 243-268.
24. Aitken SN, Bemmels JB. Time to get moving: Assisted gene flow of forest trees. *Evolutionary Applications*. 2016;9:271-290. doi: 10.1111/eva.12293
25. Hussain A, Classens G, Guevara-Rozo S, Cale JA, Rajabzadeh R, Peters BR, Erbilgin N. Spatial variation in soil available water holding capacity alters carbon mobilization and allocation to chemical defenses along jack pine stems. *Environmental and Experimental Botany*. 2020;171:103902. doi: 10.1016/j.envexpbot.2019.103902
26. Endara MJ., Coley PD. The resource availability hypothesis revisited: A meta-analysis. *Functional Ecology*. 2011;25:389-398. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01803.x
27. Tikhomirov BA. Kedrovyy stlanik, ego biologiya i ispol'zovanie [Siberian dwarf stone pine, its biology and use]. Moscow: MOIP publ.; 1949. 105 p. In Russian
28. Pavlov AV. Teplofizika landshaftov [Thermal physics of landscapes]. Novosibirsk: Nauka publ.; 1979. 285 p. In Russian
29. Berman DI, Vazhenin BP. Bessmertn li kedrovyy stlanik [Is the Siberian dwarf stone pine immortal?] *Priroda*. 2014;9:34-47. In Russian
30. Inouye DW. The ecological and evolutionary significance of frost in the context of climate change. *Ecology Letters*. 2000;3(5): 457-463. doi: 10.1046/j.1461-0248.2000.00165.x
31. Andersson Gull B, Persson T, Fedorkov A, Mullin TJ. Longitudinal differences in Scots pine shoot elongation. *Silva Fennica*. 2018;52(5):10040. doi: 10.14214/sf.10040
32. Wuhlisch G von, Krusche D, Muhs HJ. Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances. *Silvae Genetica*. 1995; 44(5-6):343-346.
33. Danusevicius D, Persson B. Phenology of natural Swedish populations of *Picea abies* as compared with introduced seed sources. *Forest Genetics*. 1998;5(4):211-220.
34. Leather SR. Resistance to foliage-feeding insects in conifers: implications for pest management. *Integrated Pest Management Reviews*. 1996;1:163-180. doi: 10.1007/bf00130674.
35. Speight MR., Wainhouse D. Ecology and management of forest insects. Oxford: Clarendon Press; 1989. 374 p.
36. Hanover JW. Forest trees resistant to insects. In: *Breeding plants resistant to insect*. New York: John Wiley and Sons; 1980. pp. 487-512.
37. Domrachev DV, Karpova EV, Goroshkevich SN, Tkachov AV. Sravnitel'nyj analiz letuchih veshchestv hvoi pjatihvojnyh sosen Severnoj i Vostochnoj Evrazii [Comparative analysis of volatile substances of needles of five-needle pines of northern and eastern Eurasia]. *Himija rastitel'nogo syr'ja*. 2011. 4: 89-98. In Russian, English summary
38. Grosset GE. K izucheniju ekologii kedrovogo stlanika (*Pinus pumila* Rgl.). Mekhanizm aktivnogo poleganiya pri nastuplenii morozov [On the study of the ecology of Siberian dwarf stone pine (*Pinus pumila* Rgl.). [The mechanism of active lodging during the onset of frost]. *Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskij*. 1959;64(2):85-96. In Russian
39. Okitsu S. Forest vegetation of northern Japan and southern Kuriles. *Forest vegetation of northeast Asia*. Dordrecht: Kluwer, 2003. pp. 231-261.
40. Wright JW, Kung FH, Read RA, Lemmien WA, Bright JN. Genetic variation in Rocky Mountain Douglas-fir. *Silvae Genetica*. 1971;20:54-60.
41. Wright JW, Lemmien WA, Bright JN. Early growth of ponderosa pine ecotypes in Michigan. *Forest Science*. 1969;15:169-174.
42. Wright JW, Lemmien WA, Bright JN. Genetic variation in southern Rocky Mountain wight fir. *Silvae Genetica*. 1971;20:148-150.

43. Reicoski DA, Hanover JW. Physiological effects of surface waxes: I. Light reflectance for glaucous and nonglaucous *Picea pungens*. *Plant Physiology*. 1978; 62(1):101-104. doi: 10.1104/pp.62.1.101.
44. Clark JB, Lister GR. Photosynthetic Action Spectra of Trees: II. The relationship of cuticle structure to the visible and ultraviolet spectral properties of needles from four coniferous species. *Plant Physiology*. 1975;55(2) 407-413. doi: 10.1104/pp.55.2.407.
45. Welling A, Palva ET. Molecular control of cold acclimation in trees. *Physiologia Plantarum*. 2006;127:167-181. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00672.x
46. Luchnik ZI. Introdukciya derev'ev i kustarnikov v Altajskom krae [Introduction of trees and shrubs in the Altai Territory]. Moscow: Kolos Publ; 1970. 656 p. In Russian
47. Shamanova SI, Kuz'min SB, Kazarnovskij SG, Pleshanov AS. Geograficheskie zakonomernosti rasprostraneniya goluboj eli na Hamar-Dabane [Geographical patterns of distribution of blue spruce in Khamar-Daban]. *Geografiya i prirodnye resursy*. 2013;4:73-83. In Russian
48. Rehfeldt GE. Evolutionary genetics, the biological species and the ecology of the Interior cedar-hemlock forests. In: *Proceedings of the interior cedar-hemlock-white pine forests: Ecology and management*. Pullman: Washington State University; 1994. pp. 91-100.
49. Orlova LV, Firsov GA, Trofimuk LP, Karamysheva AV. Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel, Pinaceae) – history of study, the current state in the botanical gardens of Saint Petersburg and the perspectives of its use in greening in the North-West of Russia. *Hortus Botanicus*. 2019;14:100-123. doi: 10.15393/j4.art.2019.6445. In Russian, English summary.

Информация об авторе:

Горошкевич Сергей Николаевич, д-р биол. наук, главный научный сотрудник Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0805-8656>

E-mail: pearldiver@yandex.ru

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Information about the author:

Sergey N. Goroshkevich, Dr. Sci. (Biol.), principal researcher, Institute of monitoring of climatic and ecological systems, Siberian branch of Russian Academy of Sciences (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0805-8656>

E-mail: pearldiver@yandex.ru

The Author declares no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 15.04.2024;
одобрена после рецензирования 27.05.2024; принята к публикации 28.12.2024.*

*The article was submitted 15.04.2024;
approved after reviewing 27.05.2024; accepted for publication 28.12.2024.*

Научная статья
УДК 581.5+574.45
doi: 10.17223/19988591/68/11

Динамика фитомассы лугов поймы Средней Оби в течение вегетационного сезона

Людмила Федоровна Шепелева¹, Лариса Геннадьевна Колесниченко²,
Егор Евгеньевич Чураков³, Марина Сергеевна Пудова⁴,
Инна Олеговна Рожкова-Тимина⁵, Сергей Николаевич Воробьев⁶

^{1, 2, 3, 4, 6} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

^{1, 5} Береговой научно-технологический центр, Сахалинский государственный
университет, Южно-Сахалинск, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-8805-469X>, shepelevalf@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0001-9797-8985>, klg7777@mail.ru

³ georgy-chaika@yandex.ru

⁴ marina.teslinova@gmail.com

⁵ <https://orcid.org/0000-0002-8995-6062> inna.timina@mail.ru

⁶ <https://orcid.org/0000-0001-7884-2433>, soil@green.tsu.ru

Аннотация. Для понимания механизмов круговорота органического углерода в пойменной экосистеме изучалась динамика фитомассы лугов поймы Средней Оби (стационар Кайбасово Томского карбонового полигона). В течение вегетационного сезона 2023 г. исследовали 4 не выкашиваемых фитоценоза: разнотравно-злаковый, разнотравный девясиловый, вейниково-осоковый, разнотравно-дернистоосоковый и 2 сенокоса – аналоги разнотравно-злакового и вейниково-осокового фитоценозов. Оценивались динамика надземной фитомассы лугов по компонентам, видовое разнообразие, состав доминантов, соотношение биологических и экологических групп видов. Укосы проводились ежемесячно с мая по октябрь. Соотношение подземной живой фитомассы и мортмассы оценивали в три срока – начало июля, сентября, октября. Установлено, что запас фитомассы изученных сообществ составляет от 1 288 до 3 763 г/м², доля надземной части составляет от 18 до 23%. Превышение подземной массы над надземной отражает особенности функционирования пойменных травяных экосистем. Наблюдается существенное превышение запасов живой подземной массы над мортмассой во все сроки наблюдений на всех лугах. Отношение зеленой биомассы к биомассе живых корней составляет 0,3–0,4 при высоких положениях рельефа и от 0,1 до 0,3 – при низких положениях. Под влиянием меняющихся гидроклиматических условий в сообществах происходят существенные изменения фитомассы в течение сезона. Выявленные изменения фитомассы свидетельствуют о роли индивидуальной ритмики развития доминантных видов в формировании запасов фитомассы лугов, что необходимо учитывать в сроках отбора образцов.

Ключевые слова: пойма Оби, луговые сообщества, запасы надземной и подземной фитомассы

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке проектов государственного задания № 0721–2020–0019 (концептуализация, написание и редактирование основного текста), № FSWM–2023–0005 (камеральная и статистическая обработка материала), РНФ № 23–16–00218 (полевые исследования) и РНФ № 24–17–00300 (обработка методики исследования корневой системы).

Благодарности: работы выполнены на оборудовании Уникальной научной установки «Система экспериментальных баз, расположенных вдоль широтного градиента» ТГУ.

Для цитирования Шепелева Л.Ф., Колесниченко Л.Г., Чураков Е.Е., Пудова М.С., Рожкова-Тимина И.О., Воробьев С.Н. Динамика фитомассы лугов поймы Средней Оби в течение вегетационного сезона // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 68. С. 195–218. doi: 10.17223/19988591/68/11

Original article

doi: 10.17223/19988591/68/11

Dynamics in the phytomass of meadows in the middle Ob floodplain during the growing season

Ludmila F. Shepeleva¹, Larisa G. Kolesnichenko², Egor E. Churakov³, Marina C. Pudova⁴, Inna O. Rozhkova-Timina⁵, Sergey N. Vorobyev⁶

^{1, 2, 3, 4, 6} Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

^{1,5} Coastal Scientific and Technological Center, Sakhalin State University, Yuzhno-Sakhalinsk, Russian Federation)

¹ <https://orcid.org/0000-0002-8805-469X>, shepelevalf@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0001-9797-8985>, klg77777@mail.ru

³ georgy-chaika@yandex.ru

⁴ marina.teslinova@gmail.com

⁵ <https://orcid.org/0000-0001-7884-2433>, soil@green.tsu.ru

Summary. The article is related to the study of the dynamics in the phytomass in order to understand the mechanisms of circulation and establish the initial conditions for the retention of organic carbon in the floodplain ecosystem. During the 2023 growing season, the rhythmicity of the primary production process of meadow phytocenoses of the middle Ob floodplain were studied. The research was carried out at the Kaibasovo stationary of Tomsk State University (57°14'44.0391"N, 84°11'00.2761"E), located within the subzone of the southern taiga, the Shegarsky segment of the Ob floodplain (see Fig. 1). 4 non-mowed phytocenoses were studied: mixed-grass, mixed-herb elecampane (ass. *Poa angustifoliae-Festucetum pratensis* Mirk. In Denisova et al., 1986), veiny-sedge (ass. *Thalictrum-Phalaroidetum* (Libbert 1931) Taran, 1995), mixed-grass-sod-sedge (ass. *Sanguisorbo officinalis-Caricetum cespitosae* Taran 1995). Hayfields were also studied - two trial areas - analogues of grass-grass and veiny-sedge phytocenoses.

The dynamics of the aboveground phytomass of meadows was considered by components - green mass, litter, standing dead plant biomass. Sampling of aboveground phytomass was carried out monthly from May to October. Geobotanical relieves was carried out on permanent test areas with a size of 100 m², samples of aboveground phytomass were taken from five squares with a size of 0.25 m². In the wet state, the mowing was sorted by species, then dried to an air-dry state and weighed to identify species diversity, the composition of dominants, the ratio of biological (cereals, sedges, grasses, legumes) and ecological groups species (see Tables 2, 3). The change in underground phytomass was studied in a soil layer of 0-20 cm, the ratio of standing phytomass and mortmass was analyzed in three periods - early July, September, October. Soil monoliths with a volume of 10 cm³ were selected in the center of the sloping sites in layers 0-10 and 10-20 cm to determine the underground mass. The underground phytomass was washed from the soil using a sieve with a 0.25 mm hole, stained and dried

in a drying cabinet for 24 hours at a temperature of 80 degrees, then weighed [13]. For each sample area, the average values were determined from all five repetitions, after which the reserves of all components of the plant substance were expressed in grams per square meter. The roots were divided into fractions - living (B) and dead (V) in appearance using certain features according to the method.

Analysis of monthly average air temperatures and precipitation (*see Table 1*) during the growing seasons of 2022 and 2023, and comparing the data with the average for the previous 10 years showed that the weather conditions in spring and early summer of 2023 were cold and dry, and starting in July - warm and humid. The flood of 2023 was low and the meadows of the high manes were not flooded by flood waters, and the humidification of the meadows of the lower parts of the slopes of the manes was ensured by the rise of the groundwater level during the flood. It was found that phytomass of the studied communities ranges from 1288 to 3763 g/m², the share of the above-ground part ranges from 18 to 23%. In all meadows, there is a significant excess of reserves of living underground mass over the mortmass at all observation periods (*see Table 4*). The ratio of green biomass to the biomass of living roots is 0.3-0.4 at high relief positions and from 0.1 to 0.3 at low positions. All indicators are lower than those published [15] on stocks of phytomass of floodplain meadows in the area of Kolpashevo. These low values indicate a significant excess of the underground mass over the aboveground mass, which reflects the peculiarities of the functioning of floodplain grass ecosystems. The revealed seasonal changes in phytomass indicate the role of the individual rhythm of development of dominant species in the formation of grassland phytomass reserves, which must be taken into account in the timing of sampling to determine primary productivity. In general, the ratio of phytomass fractions (litter, standing dead plant biomass, green mass) is determined both by the influence of weather conditions and the composition of the dominant meadows. Under the influence of changing hydro-climatic conditions in communities, significant changes in phytomass occur during the season, with the bulk of the plant matter accumulating in the mortmass. In arid conditions, there is a decrease in the mass of grasslands and the accumulation of dead plant residues. With increasing humidity, the total aboveground mass increases, while the proportion of dead plant matter decreases. There are differences in fluctuations of green phytomass for different meadows during the growing season: two rises of green mass (July and August-September) are characteristic for grasslands of various grasses, one maximum was revealed for veiny-sedge and grass-sod meadows in August. There are two maxima of standing dead plant biomass, formation - spring and autumn. Active decomposition of the litter occurs in August on mixed-herb (elecampane), veiny-sedge and mixed-grass-sod meadows, and on mixed-grass-cereal - decomposition of the litter begins in September. The processes of dying off of living underground phytomass in conditions of sufficient moisture proceed more intensively than in conditions of drier phytocenoses. The distribution of underground phytomass in the upper and lower soil layers may depend on the humidity of the habitat, which is associated with the position in the relief of the floodplain, as well as on the structure of the plant community, the greatest concentration of phytomass is observed in the upper soil horizon (*see Table 4*).

The article contains 6 Figures, 4 Tables, 29 References.

Keywords: Ob floodplain, meadow communities, reserve of aboveground and underground phytomass

Fundings: The work was supported by state assignment projects No. 0721-2020-0019 (conceptualization, writing and editing of the main text), No. FSWM-2023-0005 (office and statistical processing of the material) and the Russian Science Foundation No. 23-16-00218 (field research), Russian Science Foundation No. RSF 24-17-00300 (development of methods for studying the root system).

Acknowledgments: The work was carried out using the equipment of the Unique scientific installation "System of experimental bases located along the latitudinal gradient" TSU.

For citation: Shepeleva LF, Kolesnichenko LG, Churakov EE, Pudova MS, Rozhkova-Timina IO, Vorobyev SN. Dynamics of phytomass in the floodplain meadows of the middle Ob during the growing season. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;68:195-218. doi: 10.17223/19988591/68/11

Введение

Пойменные территории, наиболее продуктивные экосистемы суши, являются одними из наименее изученных объектов в качестве потенциальных долгосрочных резервуаров углерода [1–7]. Для определения глобального значения пойменных систем в наземном углеродном бюджете необходимы понимание механизмов круговорота и установления исходных условий для удержания органического углерода [8]. Образование растительного вещества и его деструкция обеспечивают круговорот углерода и других элементов. Запас фитомассы является одним из основных элементов круговорота углерода [9–11]. Сравнение травяных экосистем по этому показателю представлено во многих работах [12].

По пойменным лугам Западной Сибири имеются лишь единичные материалы по изучению первичной продуктивности [13–15]. Обобщение данных представлено в работах [11–12, 15]. Сезонная и разногодичная динамика запасов фитомассы рассмотрена в работах [16–17] при изучении травяных экосистем Барабы. Подробное описание сезонной и разногодичной динамики суходольных лугов Европейской России содержится в работе [18], где показана зависимость продуцирования и деструкции растительного вещества от состава сообществ и влияния факторов среды. Для условий поймы Оби таких данных нет.

Целью нашей работы являлось изучение сезонных изменений запасов фитомассы для оценки биологического круговорота луговых экосистем поймы Оби.

Материалы и методы

В течение вегетационного периода 2023 г. проведены исследования луговых фитоценозов поймы Средней Оби, крупнейшей реки Западной Сибири [19–21]. Оценка динамики, структуры и запасов растительной фитомассы выполнялась на постоянных пробных площадях (ПП) участка Кайбасово Томского карбонового полигона (57°14'44.0391"N, 84°11'00.2761"E) (рис. 1).

Исследования проводились в шести луговых фитоценозах, выполнены их геоботанические описания, отбор надземной фитомассы. С целью изучения массы и структуры подземной фитомассы взяты почвенные монолиты. Изучались естественные луговые фитоценозы, находящиеся в разных условиях увлажнения, и их сенокосные аналоги.

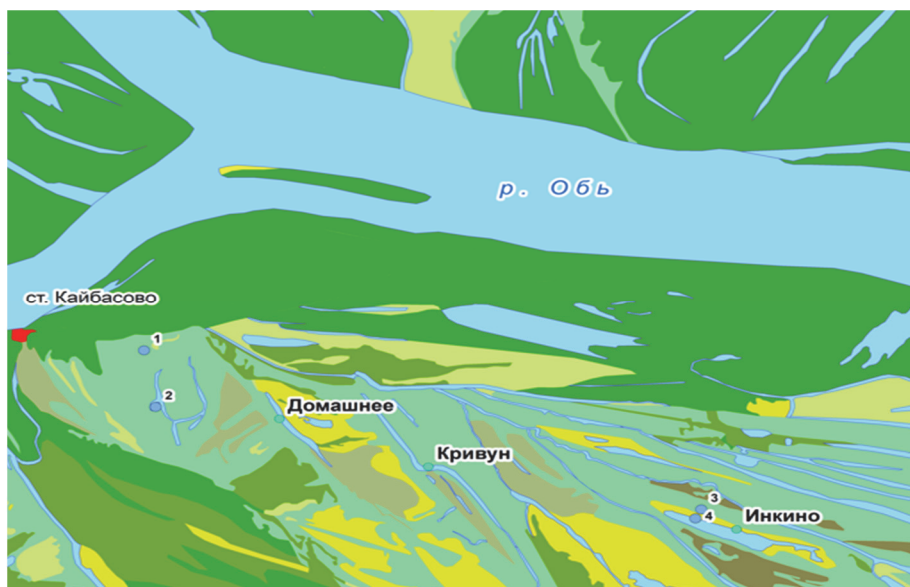


Рис. 1. Карта-схема территории исследования
(1–4 – расположение площадей мониторинга)

[Fig 1. Schematic map of the research site (1-4 is the location of the monitoring areas)]

T1 – незатапливаемый разнотравно-злаковый луг на высокой гриве, развитый на аллювиальных дерново-луговых среднесуглинистых почвах. Союз *Festucion* Sipailova et al., 1985, acc. *Poo angustifoliae-Festucetum pratensis* Mirk. In Denisova et al., 1986 [22].

T2 – регулярно затапливаемый вейниково-осоковый луг в нижней части пологого склона на аллювиальных луговых почвах. Союз *Magnocaricion elatae* W. Koch, 1926, Acc. *Thalicthro-Phalaroidetum* (Libbert 1931) Taran, 1995, c/acc *Th-Ph-Calamagrostietosum purpureae* [23].

T3 – редко затапливаемый разнотравный девясилковый луг на высокой гриве на аллювиальных луговых среднесуглинистых почвах. Союз *Festucion* Sipailova et al., 1985, acc. *Poo angustifoliae-Festucetum pratensis* Mirk. In Denisova et al., 1986 [22].

T4 – регулярно затапливаемый разнотравно-дернистоосоковый луг на склоне гривы на лугово-болотных почвах. Союз *Molinion caeruleae* W. Koch 1926, acc. *Sanguisorbo officinalis-Caricetum cespitosae* Taran 1995.

Исследовали также пробные площади – аналоги на сенокосах:

T10 – аналог T1, пырейно-мятликовый фитоценоз, развит по соседству с T1 в скашиваемой части луга.

T20 – аналог T2, разнотравно-пырейный луг развит в нижней части склона гривы по соседству с T2.

Методы исследований. Запасы зеленой фитомассы, подстилки и ветоши определяли методом пробных укусов [24]. Весовое участие отдельных видов в составе сообщества контролировали геоботаническими описаниями на площади 100 м², учитывая флористический состав и обилие видов растений,

общее проективное покрытие травостоя (ОПП), его высоту (табл. 2–3). Растения срезали на уровне почвы с пяти учетных площадок размером 0,25 м². Срезанные укосы разбирали по видам, высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали. Общую массу травостоя определяли суммированием масс отдельных видов. Исследования надземной фитомассы выполняли ежемесячно с мая по ноябрь. Изучение сенокосов проводилось в июле – сентябре.

Принадлежность видов растений к экологическим группам определяли на основе использования биоиндикационных экологических шкал Л.Г. Раменского [22, 25]. Группы по увлажнению выделены и названы согласно Ю.А. Львову и соавт. [26]. Латинские названия видов приняты в соответствии с работой «Определитель растений Томской области» [27].

Подземную фитомассу на каждой из пяти учетных площадок в пределах пробной площади отбирали в июле, сентябре, октябре. Из слоев глубиной 0–10 и 10–20 см, где сосредоточено основное количество подземного растительного вещества [13, 18], брали почвенные монолиты объемом 10 см³.

Подземную фитомассу отмывали на ситах с отверстиями 0,25 мм, окрашивали и высушивали в сушильном шкафу 24 часа при температуре 80 градусов, затем взвешивали [13].

Фракции живых (В) и мертвых (V) корней выделяли по внешнему виду по методике [12–13].

При изложении материалов исследований использовали термины и обозначения запасов фитомассы, предложенные А.А. Титляновой и соавт. [11]: зеленая фитомасса (G), ветошь (D), подстилка (L), надземная мортмасса (D + L), надземная фитомасса (G + D + L). Подземные органы обозначали [11]: живые подземные органы (B), мертвые подземные растительные остатки (V), подземное растительное вещество (B + V).

При обработке материалов пользовались методами непараметрической статистики (критерий Краскела–Уоллиса и медианный тест), так как в исследуемых выборках не были соблюдены условия нормального распределения. Статистическую обработку результатов проводили при помощи пакета Statistica 6.0.

Оценка погодных условий проводилась с использованием данных метеостанции Молчаново (<https://meteoinfo.ru/>, <https://rp5.ru>) и гидропоста Никольское (<https://allrivers.info/gauge/ob-nikolskoe>), кроме того, для оценки температуры почв использовали данные метеостанции Кайбасово (АМК ИМКЭС СО РАН).

Результаты исследования и обсуждение

Для понимания и анализа фитомассы и состава лугов необходимо знание погодных условий не только вегетационного сезона текущего года, но и предыдущего, и даже ряда предыдущих лет [18, 22, 28]. Поэтому мы проанализировали погодные условия по количеству осадков и температуре воздуха не только за сезон вегетации 2023 г., но и за 2022 г., также провели

сравнение этих показателей со средними многолетними данными за 10 предыдущих лет (2011–2021 гг.) (табл. 1).

По сравнению со среднемноголетними данными и данными предыдущего 2022 г. весна 2023 г. была холодной (апрель – май) и сухой, а начиная с июня установилась теплая и достаточно влажная погода. При этом теплым и влажным был также и сентябрь, в отличие от осени 2022 г.

Половодье в 2023 г. не было высоким, и луга не затапливались паводковыми водами. Вода выходила на пойму по протокам и внутриводоемным водотокам, что обеспечивало кратковременный подъем уровня грунтовых вод и увлажнение лугов нижнего уровня (пробные площади Т2, Т4, Т20).

Эти особенности погодных условий и паводковой ситуации, несомненно, оказали свое влияние на развитие надземной и подземной фитомассы лугов Кайбасовского полигона.

Геоботаническая характеристика пробных площадей по итогам изучения их травостоя в 2023 г.

Естественные фитоценозы. Т1. В июле 2023 г. травостой разнотравно-злакового луга был сравнительно невысоким, разреженным и неравномерным с общим проективным покрытием около 70% (табл. 2). В травостое доминировали (около 30% проективного покрытия) злаки – мятлик узколистный (*Poa angustifolia* L.) и костер безостый (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub), обильно (5–7%) были представлены в группировках ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.) и лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis* L.), а из разнотравья – зопничек клубненосный (*Phlomis tuberosa* (L.) Moench) и пижма (*Tanacetum vulgare* L.).

Таблица 1 [Table 1]

Средние за месяц температуры воздуха и суммы осадков в апреле – сентябре 2022–2023 гг., по данным метеостанции Молчаново
[Average monthly air temperatures and precipitation in April - September 2022-2023, according to the Molchanovo weather station]

Годы/месяцы [Years/months]	Апрель [April]	Май [May]	Июнь [June]	Июль [July]	Август [August]	Сентябрь [September]
Температура воздуха, °C [Air temperature, °C]						
Средние за 2011–2021 гг. [Average values for 2011-2021]	4,3	9,3	17,5	18,8	16,1	9,2
2022	4,6	13,6	15,4	17,7	15,0	8,6
2023	–0,8	10,8	17,2	20,3	16,2	11,2
Осадки, мм [Precipitation, mm]						
Средние за 2011–2021 гг. [Average values for 2011-2021]	35	53	49	70	69,9	47
2022	31,5	7,9	143,5	117,2	125,2	25,3
2023	28,1	10,9	77,1	108	133,7	75,4

Из групп бобовых и разнотравья в среднем обилии (3–5%), при равномерном произрастании, были распространены хвощ полевой (*Equisetum arvense* L.), горошек крупнолодочковый (*Vicia megalotropis* Ledeb.), бодяк щетинистый (*Cirsium setosum* (Willd.) Bess. В малом обилии (около 1%) встречались пырей позуций (*Elytrigia repens* (L.) Nevski), герань луговая

(*Geranium pratense* L.), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.), лапчатка гусиная (*Potentilla anserina* L.). Прочие виды, а всего в травостое отмечено 34 вида, встречались единично.

Таблица 2 [Table 2]

Геоботаническая характеристика травостоя лугов полигона Кайбасово в 2023 г.
[Geobotanical characteristics of the grass stand of meadows at the Kaibasovo test site in 2023]

Характеристика лугов [Site, characteristic of meadows]	T1 Разно- травно- злаковый [Forb-grass]	T2 Вейнико- во- осоко- вый [Sedge- reed]	T3 Разнотрав- ный де- вясильный [Mixed-herb elecampane]	T4 Разно- травно-дер- нистоосоко- вый [Forb- sedge sedge]	T10 Пырейно- мятлико- вый [Wheat- grass, blue- grass]	T20 Разно- травно- пырейный [Forb-grass, wheatgrass]
ОПП травостоя, % [Projective coverage, %]	70–80	80–90	80	90	60	80–90
Высота, см [Height of the herb- age, cm]	35–40	80–90	35	60	50	80–90
Число видов [Number of species]	34	28	38	34	24	24
Доминанты (> 10% массы или проективного по- крытия) [Dominants (> 10% of the mass or projec- tive coverage)]	<i>Bromopsis inermis</i> <i>Poa an- gustifolia</i>	<i>Elytrigia repens</i> <i>Calamag- rostis purpurea</i>	<i>Inula sali- cina</i> <i>Tanacetum vulgare</i>	<i>Cirsium se- tosum</i> <i>Phalaroides arundinacea</i> <i>Calamagrostis purpurea</i>	<i>Elytrigia repens</i> <i>Poa an- gustifolia</i> <i>Inula sali- cina</i>	<i>Elytrigia repens</i> <i>Carex ath- erodes</i>
Масса травостоя, г/м ² [Mass of herb- age, g/m ²]	331	293,4	351,3	238,1	345,7	406,1

Общая доля злаков в травостое (в % от общей массы) составляла около 70%, а разнотравья – около 30%, участие других биологических групп было небольшим (табл. 3). Экологическая структура травостоя по увлажнению характеризовалась господством мезофитов, а также засухоустойчивых ксеромезофитов и субксерофитов. Среди экологических групп по отношению к активному богатству почв господствовали эутрофы. Значительное участие крупных мезофильных злаков в травостое обеспечило высокую надземную фитомассу.

T2. Травостой вейниково-осокового луга, несмотря на высокое общее проективное покрытие (около 80%), характеризовался значительной пятнистостью. Пятнистость была обусловлена кочкарным микрорельефом, который создают вейник пурпурный (*Calamagrostis purpurea* Trin.) и осока дернистая (*Carex cespitosa* L.). Среди доминирующих (покрытие 20–30%) видов отмечены *Cirsium setosum*, *Elytrigia repens*, что не характерно для подобных сообществ. В травостое также доминировали *Calamagrostis purpurea* и двукосточник тростниковый (*Phalaroides arundinacea* Rauschert). В группе разнотравья довольно обильными (1–3%) были вероника длиннолистная

(*Veronica longifolia* L.), повоий заборный (*Calystegia sepium* R. Br.), среди бобовых – горошек мышиный (*Vicia cracca* L.), осок – осока прямоколосая (*Carex atherodes* Spreng.). Прочие виды (*Lysimachia vulgaris* L., *Carex vesicaria* L., *Ranunculus polyanthemus* L., *Filipendula ulmaria* Maxim., *Galium boreale* L., *Geranium pratense* L.) встречались единично. Всего в травостое отмечено 28 видов.

Таблица 3 [Table 3]

Биолого-экологическая структура травостоя луговых сообществ в 2023 г. (указана доля биологических и экологических групп видов в зеленой фитомассе)
[Biological and ecological structure of the grass stand of meadow communities in 2023 (the proportion of biological and ecological groups of species in the green phytomass is indicated)]

№ п/п [№ site]	Биогруппы, % [biogroups, %]				Экогруппы, % [ecogroups, %]						
	Злаки [Cere- als]	Разнотравье [Forb- grass]	Бобовые [Legumes]	Осоки [Sedges]	СК [SC]	КМ [XM]	М [M]	ЭМ [EM]	ГМ [HM]	СГ [SG]	АГ [AG]
T1	71,1	27,7	1,2	0	19,1	28,9	44,9	7,1	0	0	0
T3	14,1	79,5	6,2	0,2	0	64,6	22,5	11,1	9,5	1,3	0
T4	41,4	44,9	3,7	10	0	2,1	16,6	28,3	16,8	36,2	0
T2	47,4	42,5	8,9	1,2	0	0,8	10,9	53,0	25,4	8,7	1,2
T10	58	35	1	6	2	48	29	18	2	1	0
T20	70	18	2	10	0	1	10	70	8	6	5

Примечание. СК – субксерофиты, КМ – ксеромезофиты, М – мезофиты, ЭМ – эумезофиты, ГМ – гидромезофиты, СГ – субгидрофиты, АГ – аэрогидрофиты.

[Note. SC - subxerophytes, XM - xeromesophytes, M - mesophytes, EM - eumesophytes, HM - hydromesophytes, SG - subhydrophytes, AG - aerohydrophytes].

Биологические группы злаков и разнотравья в травостое были представлены в равном соотношении, значительной была доля бобовых (см. табл. 3). Среди экологических групп по отношению к увлажнению господствующими были эумезофиты, а по отношению к активному богатству почв – субэутрофы. В целом экологическая структура травостоя осоково-вейникового луга была разнородной (см. табл. 3), на что, по-видимому, повлияли не только погодные условия, но и сенокосение по соседству с пробной площадью, позволившее проникнуть в сообщество таким видам, как *Cirsium setosum* и *Elytrigia repens*.

T3. Травостой разнотравного девясилавого луга характеризовался высоким участием разнотравья, где основную долю (около 40% зеленой фитомассы) составлял девясил иволистный (*Inula salicina* L.), обильными (10–15%) были василистник простой (*Thalictrum simplex* L.) и пижма обыкновенная (*Tanacetum vulgare* L.). Сравнительно высоким (5–7%) было участие злаков – *Elytrigia repens*, *Phleum pratense* L., а из группы бобовых растений – люпинника пятилистного *Lupinaster pentaphyllus* Moench. В меньшем обилии (1–3%) в составе травостоя участвовали *Poa angustifolia*, *Hieracium umbellatum* L., *Linaria vulgaris* Mill. Всего в травостое было отмечено 38 видов, большинство из них встречались единично.

Господствующей биологической группой в фитоценозе было разнотравье (см. табл. 3), среди экологических групп по увлажнению доминировали

ксеромезофиты и мезофиты, на третьем месте были эумезофиты. Экологическая структура травостоя была в целом разнородной (5 групп), однако участие представителей других групп было небольшим. Обилие крупных видов ксеромезофильного разнотравья обеспечило высокую надземную фитомассу в этом году с сухой и холодной весной.

Т4. Разнотравно-дернистоосоковый луг отличается развитием кочкарного микрорельефа. Кочки осоки дернистой занимали 20–25% площади, высота их и диаметр составляли от 5 до 10 см. Однако листья осоки дернистой были развиты слабо – *C. cespitosa* составила всего 8% от общей массы травостоя. Злаки-доминанты и разнотравье, чья доля составляла 10–20% фитомассы (*Calamagrostis purpurea* и *Phalaroides arundinacea*, *Cirsium setosum*), были распространены в межкочьях. Кроме того, обильно (5–7%) в травостое были представлены другие виды злаков (*Alopecurus pratensis*) разнотравья (*Veronica longifolia*, *Galium boreale*). В меньшем обилии (1–3%) встречены *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Calystegia sepium*, *Elytrigia repens*, *Carex disticha* Huds., *Serratula coronata* L. В травостое также в малом обилии (1–3%) были представлены бобовые растения (*Vicia cracca*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia megalotropis*). Всего в травостое отмечено 34 вида.

Биологическая структура травостоя характеризовалась равным соотношением злаков и разнотравья, доля осок была сравнительно невелика – около 10%. Экологическая структура была разнородной, в травостое участвовали представители пяти групп по увлажнению, причем четыре из них в каждом случае достигали доминантного обилия (см. табл. 3). Недостаток увлажнения местообитания в 2023 г. определил низкую надземную фитомассу.

Сенокосы. Т10. Пырейно-мятликовый сенокос на высокой гриве, не затопляемой паводковыми водами, выбран как аналог Т1. Высота травостоя в среднем около 50 см, общее проективное покрытие 60%. Травостой неравномерный, в микропонижениях в группировках доминируют (10–15%) *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Equisetum arvense* L.). На основной площади луга доминируют (10–30%) *Poa angustifolia* и *Inula salicina*. В меньшем обилии (3–5%) представлены осока ранняя (*Carex praecox* Schreb.), звездчатка злачная (*Stellaria graminea* L.), *Equisetum pratense* Ehrh., *Thalictrum simplex* L., *Dactylis glomerata*, *Cirsium setosum*. Рассеянно в малом обилии встречены *Phlomis tuberosa*, *Geranium pratense*, *Delphinium elatum* L., *Archangelica decurrens* Ledeb., *Rumex pseudonatronatus* (Borbas) Borbas ex Murb., *Achillea millefolium* и др. Всего в травостое выявлено 24 вида.

Основную часть травостоя составляют злаки, однако их участие ниже, чем на пробной площади Т1, где сенокосение отсутствует, участие разнотравья выше, доля осок несколько выше за счет распространения засухоустойчивой осоки ранней, бобовые растения единичны (см. табл. 3). Среди экологических групп по отношению к увлажнению доминируют ксеромезофиты, однако участие мезофитов и эумезофитов также значительное. В целом экологическая структура травостоя более разнородна, чем на Т1, однако доминантные группы те же (см. табл. 2). Видовой состав беднее, чем на некосимом участке, масса травостоя примерно одинаковая (см. табл. 1).

Т20. Разнотравно-пырейный сенокос отличается высоким и густым травостоем (см. табл. 2), в его составе преобладает (70% проективного покрытия) *Elytrigia repens*. В микропонижениях в группах доминирует (30% покрытия) *Carex atherodes*. Ряд видов (*Calamagrostis purpurea*, *Thalictrum flavum*, *Urtica dioica* L. и *Galium boreale*) также образуют группировки (5–7% покрытия). Равномерно и обильно (3–5% покрытия) распространены *Cirsium setosum*, *Veronica longifolia*, *Achillea millefolium*. С меньшим покрытием (1–2%) рассеянно встречаются *Geranium pratense*, *Filipendula ulmaria*, *Carex vesicaria*, *Phalaroides arundinacea*. Прочие виды распространены единично, а всего в травостое отмечено 24 вида.

Основную часть травостоя составляют биологические группы злаков и разнотравья, а из экологических групп – эумезофиты и гидромезофиты, в этом пробные площади Т2 и Т20 схожи. Если на Т2 среди эумезофитов преобладает грубое разнотравье (бодяк), развитие которого связано с сухими погодными условиями и нарушением естественного осоково-вейникового сообщества, то на пробной площади Т20 поверхность луга выровнена, что связано с сенокосением, и травостой злаковый, более равномерный. Достаточное увлажнение обуславливает высокую фитомассу, т.е. сенокосение сказывается на состоянии луга благоприятно.

В целом луга характеризуются высоким содержанием в травостое злаков и разнотравья, разнородны по экологической структуре, масса травостоя колеблется от 238 до 406 г/м², наиболее продуктивны сенокосы с богатой экологической структурой. Низкая фитомасса влажных лугов (Т2, Т4) обусловлена погодными условиями и отсутствием затопления, а соответственно, слабым развитием крупных осок и злаков.

Результаты исследования сезонной динамики надземной фитомассы лугов. В течение вегетационного сезона 2023 г. проводилось исследование закономерностей сезонной динамики надземной фитомассы лугов по фракциям: зеленая фитомасса, подстилка, ветошь. Целью такого анализа было выявление периодов, когда происходит наиболее активное развитие травостоя, его отмирание и начинается деструкция надземной фитомассы. Результаты исследований представлены на рис. 2.

Для всех луговых фитоценозов характерно наличие двух максимумов количества ветоши (сухих растений, стоящих на корню) – в мае и в октябре, в это же время наблюдается минимальное количество зеленой фитомассы. Максимум зеленой фитомассы и минимум количества ветоши приходится на конец июля. По другим показателям в ходе сезонной динамики надземной фитомассы установлены некоторые отличия.

Количество подстилки разнотравно-злакового фитоценоза (Т1) во все сроки наблюдений превышает величину зеленой фитомассы, однако наблюдаются ее небольшие колебания: оно большое в начале вегетационного сезона, максимальное – в конце июля – начале августа, к первой декаде сентября и к октябрю оно начинает снижаться, что свидетельствует об активно идущих процессах разложения напочвенных растительных остатков. Максимум массы подстилки на разнотравно-злаковом лугу в конце июля –

начале августа отличает эту пробную площадь от всех прочих и свидетельствует о слабо протекающих процессах разложения и минерализации растительных остатков.

На пробных площадях Т2 и Т3 отчетливо выявились два максимума количества подстилки – в начале июля и в сентябре, а максимум зеленой фитомассы проявился не в начале июля, а в конце (однако различия недостоверные). Такой характер динамики зеленой фитомассы, по-видимому, обусловлен погодными условиями вегетационного сезона 2023 г., а именно, затяжной, холодной и сухой весной, сухим началом июня. Что касается количества подстилки, то первый максимум очевидно связан с перемещением ветоши предыдущего года в подстилку. Второй максимум в сентябре связан с начавшимся отмиранием и перемещением в подстилку видов разнотравья и бобовых из травостоя текущего года. Причем на Т3 (девясильный луг) этот процесс начался раньше, поскольку в сентябре, в отличие от Т2, здесь зафиксирован подъем содержания ветоши в травостое.

Пробная площадь Т4 – разнотравно-дернистоосоковый луг, отличается от других ПП наиболее существенно.

Максимум зеленой фитомассы здесь, как и на других ПП, зафиксирован в конце июля – начале августа. Осеннее увеличение количества ветоши в травостое началось уже в сентябре (как у девясильного луга). В отличие от других сообществ, здесь в мае было очень высокое количество подстилки и ветоши. К началу июля количество ветоши достигло минимальных значений, т.е. она вся переместилась в подстилку. Однако июльский максимум количества подстилки здесь не проявился, что свидетельствует об активно идущих процессах минерализации растительных остатков, для чего, вероятно, условия увлажнения были благоприятными.

Минимальное количество подстилки на поверхности почвы наблюдалось к началу августа, затем начался новый подъем, связанный с началом отмирания травостоя 2023 г. В октябре произошел переход зеленой фитомассы в ветошь, уменьшилась масса подстилки. Распределение зеленой фитомассы и мортмассы по сезонам в целом представлено на рис. 3.

Интерес представляют также данные, полученные по сенокосам – пробные площади Т10 и Т20 в конце июля – начале августа (рис. 4).

Масса травостоя (зеленая фитомасса) сенокосов и количество ветоши имели близкие значения к фитомассе травостоев аналогичных не выкашиваемых лугов, а количество подстилки было относительно небольшим, т.е. на косимых лугах не происходит возврата питательных веществ (и углерода) в биологический круговорот.

Анализ распределения подземных органов лугов полигона. В течение вегетационного сезона 2023 г. почвенные монолиты для определения подземной фитомассы отбирались три раза – в июле, сентябре, октябре, кочки изучали в июле и сентябре. Эти данные представлены в табл. 4 и на рис. 5, 6.

В фазу максимального развития травостоя живая подземная фитомасса под лугами Кайбасовского полигона в июле изменялась от 774,4 до 2 511,4 г/м², мортмасса – от 182,2 до 1 013,6 г/м². В сентябре соотношение изменилось – от 636,2 до 2 793,2 г/м² живой массы и от 338,4 до 1 395,2 г/м² – мертвой. В начале

октября живая подземная масса колебалась от 752 до 2 770,3 г/м², а количество мортмассы – от 219,7 до 979,3 г/м². Во всех случаях минимальное количество подземной фитомассы было под разнотравно-злаковым, а максимальное – под разнотравно-дернистоосоковым лугом.

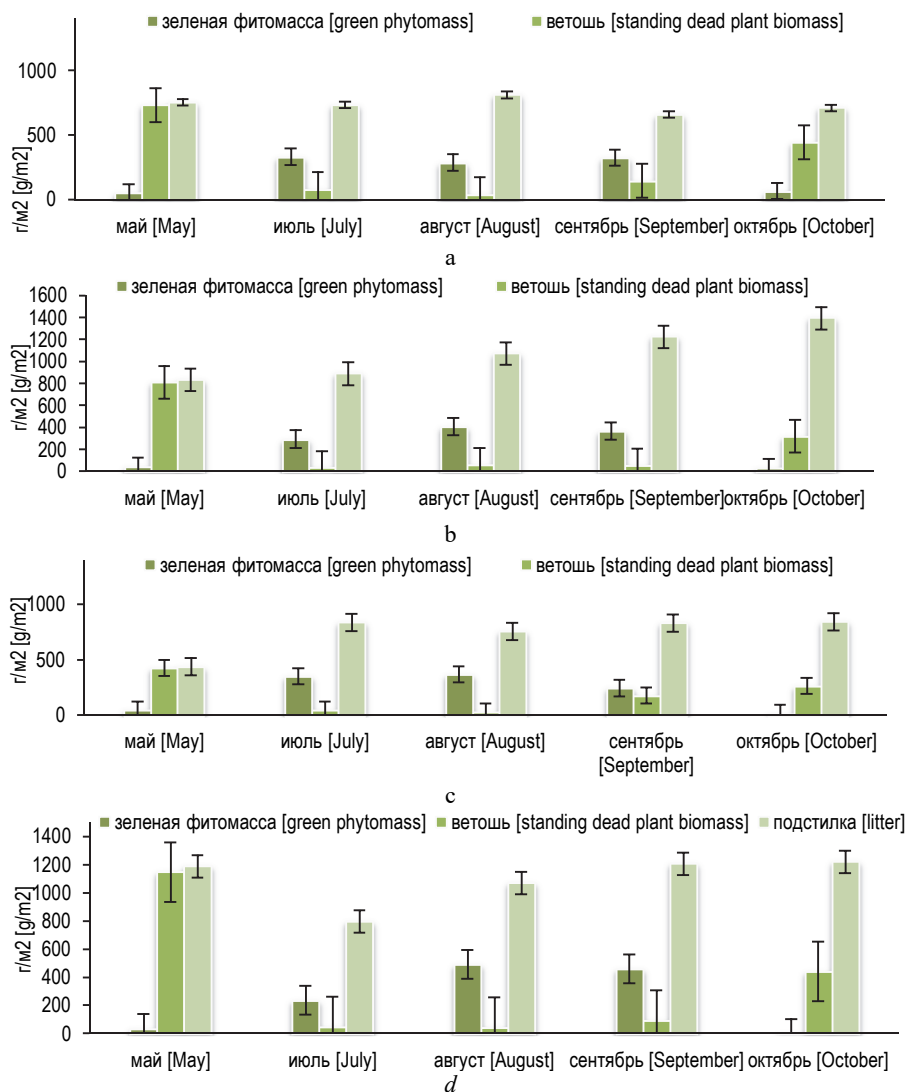


Рис. 2. Сезонные изменения надземной фитомассы: а – разнотравно-злаковый луг (T1); б – веериково-осоковый луг (T2); в – разнотравный девясиловый луг (T3); г – разнотравно-дернистоосоковый луг (T4)

[Fig. 2. Seasonal changes in the above-ground phytomass: а - forb-grass meadow (T1); б - sedge-reed meadow (T2); в - mixed-herb elecampane meadow (T3); г - forb-sedge meadow (T4)]

1 - standing dead plant biomass is slightly decomposed plant organic matter that remains the structure of original plant materials and still connected with plants

Чем более влажным является местообитание, тем выше подземная фитомасса, что свидетельствует о более медленно идущих процессах отмирания и минерализации корней в этих условиях. Конечно, в полученных данных существенную роль играют кочки злаков и осок, образованные корневищами и корнями, развитыми выше уровня почвы, масса которых, строго говоря, не является подземной.

Необходимо отметить существенное превышение запасов живой подземной массы над мортмассой на всех лугах (см. рис. 5). Различие масс (В и V) в июле достигает от 1,6 (осоково-вейниковый луг – T2) до 4,3 раза (разнотравно-злаковый луг – T1). Различия несколько сглаживаются в сентябре за счет увеличения массы мертвых корней.

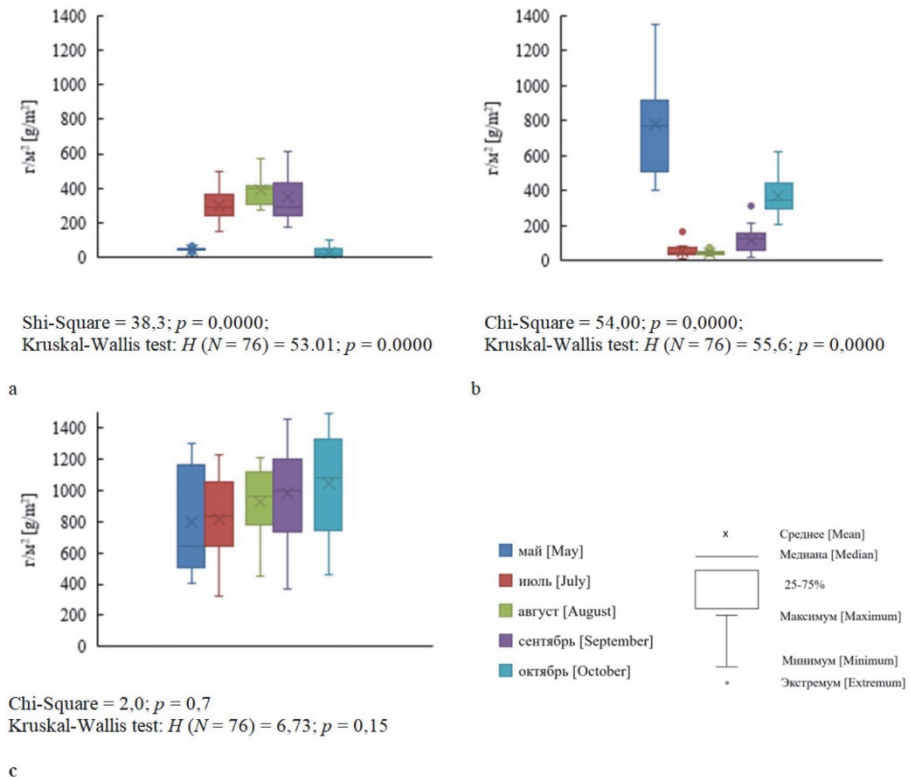


Рис. 3. Распределение по сезонам зеленой фитомассы и мортмассы:
 а – зеленая масса; б – ветошь; с – подстилка

[Fig. 3. Seasonal distribution of green phytomass and mortmass, g/m^2 :
 a - green phytomass; b - standing dead plant biomass; c - litter.
 On the X-axis - Month; on the Y-axis - Phytomass, g/m^2]

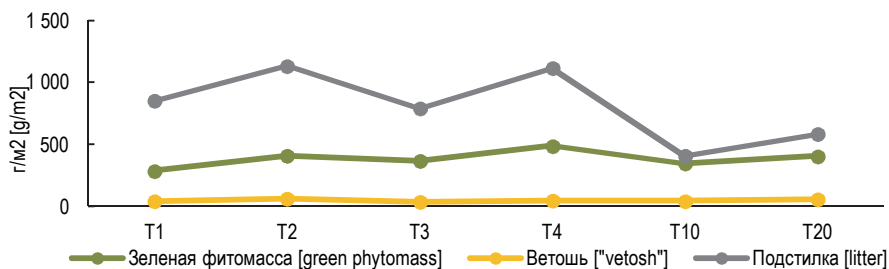


Рис. 4. Структура надземной фитомассы лугов карбонового полигона Кайбасово в конце июля 2023 г.

[Fig. 4. Structure of aboveground phytomass of meadows of the Kaibasovo carbon polygon at the end of July 2023. On the X-axis - Site; on the Y-axis - Phytomass, g/m²]

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

Сезонные изменения подземной фитомассы в верхнем слое почв лугов Кайбасовского карбонового полигона (пойма Средней Оби) в течение вегетационного сезона 2023 г.

[Seasonal changes in underground phytomass in the upper soil layer of the meadows of the Kaibasovsky carbon polygon (floodplain of the middle Ob) during the growing season of 2023]

2023	Подземная фитомасса в слое почв 0–20 см [Underground phytomass in the soil layer 0–20 cm]							
ПП [site]	T1		T2		T3		T4	
Слой, см [soil layer, cm]	0–10	10–20	0–10	10–20	0–10	10–20	0–10	10–20
Июль [July]								
B, г/м ²	628,4 ± 76,23	146,0 ± 15,48	670,8 ± 112,74	64,5 ± 8,35	949,8 ± 155,16	112,2 ± 49,88	1307 ± 148,84	204,2 ± 71,63
V, г/м ²	129,2 ± 24,94	53 ± 15,86	349,8 ± 71,16	107 ± 29,32	262,4 ± 55,65	79,4 ± 24,69	669 ± 352,56	96,6 ± 43,16
B+V, г/м ²	757,6 ± 90,32	199 ± 18,04	1020,6 ± 136,86	171,5 ± 26,33	1212,2 ± 157,09	191,6 ± 68,43	1976 ± 431,71	300,8 ± 114,62
Сентябрь [September]								
B, г/м ²	550,2 ± 131,51	86 ± 14,57	1123,6 ± 240,16	215 ± 82,97	1179,2 ± 361,81	127 ± 45,64	1498,8 ± 932,5	322,4 ± 82,56
V, г/м ²	300,6 ± 83,23	37,8 ± 11,04	396,8 ± 204,20	36,2 ± 12,20	494,8 ± 120,12	111,6 ± 33,57	897,4 ± 381,46	242,2 ± 64,45
B+V, г/м ²	850,8 ± 154,17	123,8 ± 20,77	1520,4 ± 404,17	251,2 ± 92,65	1674 ± 295,84	238,6 ± 56,64	2396,2 ± 1085	564,6 ± 139,25
Октябрь [October]								
B, г/м ²	578,3 ± 132,71	173,7 ± 61,58	1269,3 ± 175,62	96,3 ± 24,71	1010 ± 274,24	89 ± 10,42	1805,3 ± 121,1	965 ± 476,55
V, г/м ²	193,7 ± 51,05	26 ± 9,90	484,3 ± 77,22	37 ± 2,86	881 ± 120,05	98,3 ± 50,56	713,7 ± 631,94	131,3 ± 88,65
B+V, г/м ²	772 ± 183,72	199,7 ± 53,09	1753,6 ± 229,23	133,3 ± 27,46	1891 ± 392,72	187,3 ± 40,40	2519 ± 750,16	1096,3 ± 560,7

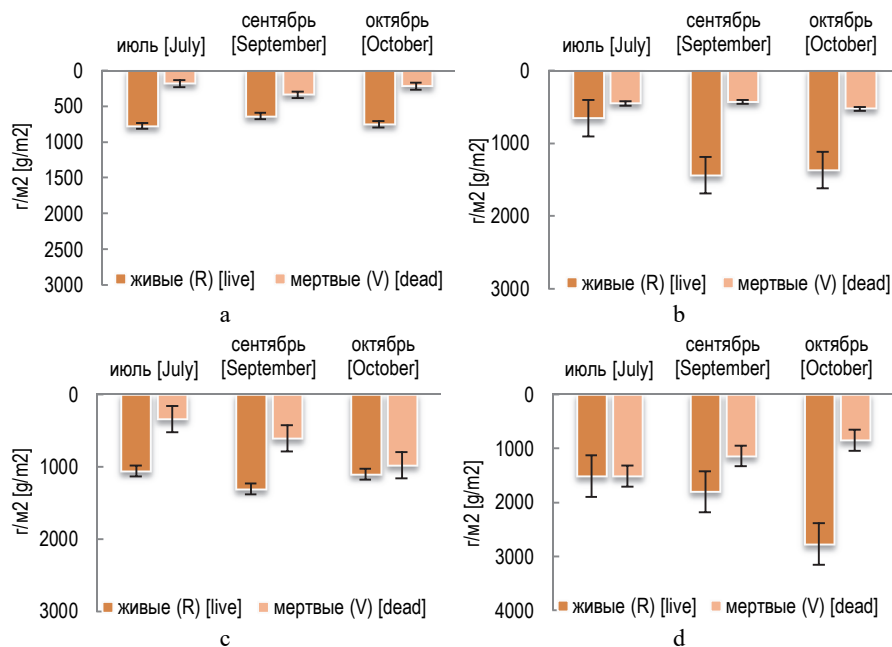


Рис. 5. Сезонная динамика подземной массы лугов карбонового полигона Кайбасово (Средняя Обь): а – разнотравно-злаковый, b – разнотравный девясиловый, c – веиниково-осоковый, d – разнотравно-дернистоосоковый
[Fig. 5. Seasonal dynamics of the underground mass of meadows of the Kaibasovo carbon landfill (middle Ob): a - forb-grass meadow, b - sedge-reed meadow, c - mixed-herb elecampane meadow, d - forb-sedge meadow]

Наибольшее количество живых и мертвых корней выявлено в верхнем слое почв 0–10 см. На глубине 10–20 см масса корней снижается в несколько раз. Так, в июле в слое 10–20 см живая подземная фитомасса разнотравно-злакового луга (Т1) уменьшилась в 4,3 раза, мертвая – в 2,4 раза, девясилового луга (Т3) – в 8,5 раза, а мортмасса – в 3,3 раза. На пробных площадях Т4 и Т2 развит кочкарный микрорельеф, что увеличивает корневую массу верхнего слоя. В целом на Т4 (разнотравно-дернистоосоковый луг) живая масса корней в слое 10–20 см уменьшилась в 11,3 раза, а мертвых – в 9,5 раза и на Т2 (осоково-веиниковый луг) – в 16,2 и 5,5 раза соответственно.

Начало сентября характеризовалось снижением живой подземной фитомассы, увеличением количества мортмассы под разнотравно-злаковым лугом (Т1), тогда как под разнотравным девясиловым (Т3) лугом продолжился рост живой массы и в слое 0–10 и в слое 10–20 см, одновременно увеличилось количество мортмассы. На сырых лугах Т2, Т4 (см. табл. 4) тоже продолжался рост живой подземной фитомассы в слое 0–20 см при увеличении участия мортмассы, в то же время наблюдалось частичное разрушение кочек (снижение живой массы и рост мортмассы).

В октябре для разнотравно-злакового, веяниково-осокового и разнотравно-дернистоосокового фитоценозов характерно уменьшение количества мортмассы, что свидетельствует об активной ее минерализации в течение сентября (см. рис. 6).

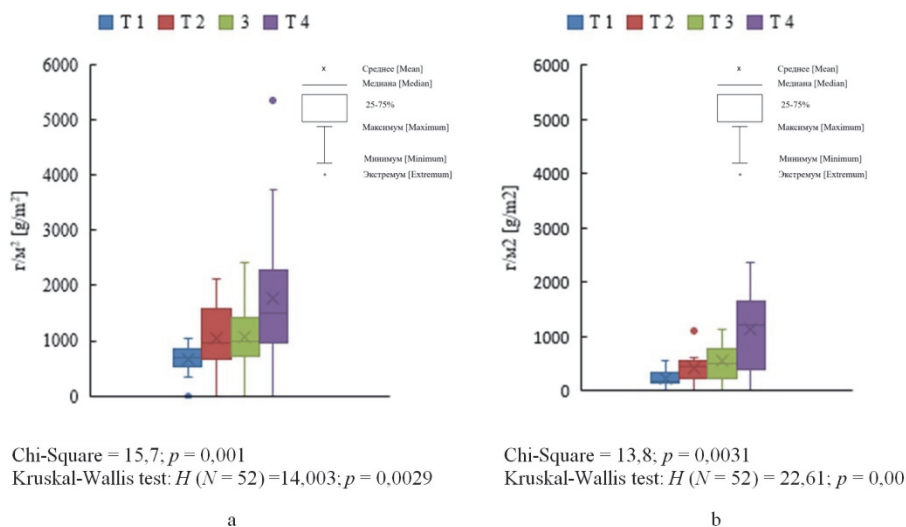


Рис. 6. Распределение массы корней по площадкам, г/м²:
а – живые; б – мертвые

[Fig. 6. Distribution of root mass by sites, g/m²: a - living; b - dead
On the X-axis - Sites; on the Y-axis - Root mass, g/m²]

Разнотравный девясиловый фитоценоз (Т3) наиболее высоким количеством мортмассы отличался в начале октября, т.е. здесь только в это время началось активное отмирание корневых систем разнотравья.

По количеству живой подземной фитомассы в октябре фитоценозы различались. На разнотравно-злаковом (Т1) и разнотравно-дернистоосоковом (Т4) лугах происходило увеличение живой массы как в слое 0–10, так и в слое 10–20 см. Разнотравный девясиловый луг отличался снижением массы живых корней во всем слое 0–20 см при одновременном увеличении мортмассы, особенно в слое 0–10 см. В подземной части веяниково-осокового луга (Т2) наблюдалось увеличение как живой, так и мертвой масс в слое 0–10 см при снижении количества живой массы в нижнем слое. Таким образом, в это время существенную роль в динамике подземной фитомассы играли индивидуальные особенности слагающих сообщества видов доминантов.

В целом по динамике живой подземной массы существенно отличается только разнотравно-злаковый фитоценоз (Т1), где отмечен её сентябрьский спад. В других сообществах рост живой подземной фитомассы продолжился до октября. Динамика мортмассы сходна у Т1 и Т4, где максимум приходился на сентябрь, фитоценозы Т2 и Т3 максимум мортмассы имели в октябре.

Нам не удалось выявить статистически значимых различий корневой фитомассы в течение сезона в целом, более значимым оказалось распределение по площадкам (см. рис. 6).

Известно [18, 28–29], что на настоящих лугах в сезонной динамике обычно бывает два подъема массы травостоя – 1) максимальный, в фазу цветения и плодоношения большинства злаков (обычно перед сенокошением); 2) осенний, связанный с закладкой узлов кущения. Эти два подъема зеленой фитомассы слабо, но проявились на разнотравно-злаковом лугу (Т1). Осоковые, вейниковые и разнотравные (девясильный луг) луга (Т2, Т3, Т4) имели только один максимум зеленой фитомассы, в целом приходящийся на конец июля. Возможно, это связано с индивидуальной ритмикой развития доминантов, поскольку среди многолетнего разнотравья преобладают летнезеленые виды [22]. Отрастание молодых побегов осоки дернистой и вейника пурпурного также происходит весной.

Полученный результат имеет методическое значение. В условиях отсутствия затопления отбор образцов фитомассы некосимых лаковых лугов для определения ее запасов достаточно проводить два раза – в начале июля и сентября, а разнотравных, осоковых и вейниковых – один раз (в августе).

Большое количество подстилки на некосимом разнотравно-злаковом лугу свидетельствует об условиях, способствующих замедлению ее деградации, обусловленных как сухостью местообитания, так и преобладанием злаков в травостое. Разложению подстилки на вейниково-осоковом и разнотравно-дернистоосоковом лугах способствует относительно высокая влажность, обусловленная низинным расположением пробных площадей. В составе травостоя девясилавого луга преобладает разнотравье, листья которого разлагаются быстрее, чем злаки [18].

В середине вегетационного сезона (июль – начало августа) на лугах наблюдается минимальное количество подстилки. Затем оно снова начинает увеличиваться, что связано уже с отмиранием травостоя текущего года. Таким образом, осенью в составе подстилки присутствуют растительные остатки двух лет (а может, и трех – в зависимости от условий разложения, которые не каждый год бывают благоприятными).

В целом значения зеленой фитомассы на лугах в фазу максимального развития травостоя варьируют от 293 до 406 г/м², что в 2–3 раза ниже, чем получено Н.П. Косых с соавт. по катене Тебенак [15]. Органическое вещество отмерших растений (D + L) также варьирует в течение сезона. Доля ветоши в июле колеблется от 38 г/м² (девясильный) до 80 (разнотравно-злаковый), а доля подстилки в тех же фитоценозах – от 731 до 889 г/м², осоковые и вейниковые луга характеризуются промежуточными значениями. По сравнению с опубликованными данными доля ветоши на лугах полигона Кайбасово ниже, а подстилки – выше.

Общая подземная растительная масса увеличивается с продвижением от верхних точек профиля поймы к нижним, в июле это варьирование составляет от 956 до 3 255 г/м², что значительно ниже опубликованных [15] по катенам Тебенак (район г. Колпашево) данных.

Общая масса живых подземных частей растений преобладает над массой мертвых остатков, что согласуется с данными, полученными для естественных лугов [15]. Колебания доли живых корней в июле – от 774,4 до 2511,4 г/м², мортмассы – от 182,2 до 1013,6 г/м².

Общая масса живых подземных частей растений преобладает над массой мертвых остатков, что согласуется с данными, полученными для естественных лугов [15]. Колебания доли живых корней в июле – от 774 г/м² до 2 759 г/м², мортмассы – от 182 до 766 г/м².

Полученные нами результаты близки по величине живой массы корней к данным А.А. Титляновой и соавт [13], полученным по расположенной севернее (в районе г. Колпашево) катене Тебенак. Однако количество подземной мортмассы значительно меньше, т.е. на полигоне Кайбасово в 2023 г. процессы минерализации растительных остатков происходили интенсивнее.

Заключение

В целом соотношение фракций подстилки, ветоши, зеленой массы пойменных лугов при отсутствии затопления зависит от погодных условий и состава доминантов. Под влиянием меняющихся гидроклиматических условий в сообществах происходят изменения фитомассы в течение сезона, причем основная часть растительного вещества аккумулируется в мортмассе. При недостатке влаги на лугах происходит снижение массы травостоя и накопление подстилки. С ростом количества осадков надземная масса увеличивается, при этом доля мортмассы уменьшается.

Для разных лугов имеются различия в колебаниях зеленой фитомассы в течение вегетационного сезона: на разнотравно-злаковом лугу наблюдаются подъемы зеленой массы в июле и августе – сентябре, на вейниково-осоковом и разнотравно-дернистоосоковом лугах установлен только один максимум – в августе. Формирование ветоши происходит два раза – весной и осенью. Разложение подстилки на относительно сырых девясиловом, вейниково-осоковом и разнотравно-дернистоосоковом лугах происходит активно в августе, а на сухом разнотравно-злаковом лугу разложение подстилки начинается позднее – в сентябре.

Запас фитомассы изученных сообществ составляет от 1 288 (Т1) до 3 763 (Т4) г/м². Отношение зеленой биомассы к биомассе живых корней составляет 0,3–0,4 при высоких положениях рельефа и от 0,1 до 0,3 – при низких положениях. Эти низкие величины свидетельствуют о значительном превышении подземной массы над надземной, что отражает особенности функционирования пойменных травяных экосистем.

Процессы отмирания живой подземной фитомассы в условиях достаточного увлажнения протекают интенсивнее, чем в условиях более сухих фитоценозов. Распределение подземной фитомассы в верхних и нижних слоях почвы может зависеть от влажности местообитания в связи с местоположением, а также от структуры растительного сообщества. Наибольшее сосредоточение подземной фитомассы наблюдается в верхнем горизонте почвы.

Список источников

1. Jaramillo V.J., Kauffman J., Renteria-Rodríguez L., Cummings D.L., Ellingson L.J. Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes // *Ecosystems*. 2003. Vol. 6. PP. 609–629. doi: 10.1007/s10021-002-0195-4
2. Schulze E.D., Beck E., Müller-Hohenstein K. *Plant Ecology*. Berlin/Heidelberg : Springer, 2005. 702 p.
3. Cole J.J., Prairie Y.T., Caraco N.F., McDowell W.H., Tranvik L.J., Striegl R.G., Duarte C.M., Kortelainen P., Downing J.A., Middelburg J.J., Melack J. Plumbing the global carbon cycle: integrating inland waters into the terrestrial carbon budget // *Ecosystems*. 2007. Vol. 10. PP. 172–185. doi: 10.1007/s10021-006-9013-8
4. Walter R.C., Merritts D.J. Natural streams and the legacy of atterpoweredmills // *Science*. 2008. Vol. 319. PP. 299–304. doi: 10.1126/science.1151716
5. Kayranli B., Scholz M., Mustafa A., Hedmark Å. Carbon storage and fluxes within freshwater wetlands: a critical review // *Wetlands*. 2010. Vol. 30. PP. 111–124. doi: 10.1007/s13157-009-0003-4
6. Cierjacks A., Kleinschmit B., Babinsky M., Kleinschroth F., Markert A., Menzel M., Ziechmann U., Schiller T., Graf M., Lang F. Carbon stocks of soil and vegetation on Danubian floodplains // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2010. Vol. 173. PP. 644–653. doi: 10.1002/jpln.200900209
7. Hoffmann T., Mudd S.M., van Oost K., Verstraeten G., Erkens G., Lang A., Middelkoop H., Boyle J., Kaplan J.O., Willenbring J., Aalto R. Short Communication: Humans and the missing C-sink: erosion and burial of soil carbon through time // *Earth Surface Dynamics Discussions*. 2013. Vol. 1. PP. 93–112. doi: 10.5194/esurf-d-1-93-2013
8. Sutfin N.A., Wohl E.E., Dwire K.A. Banking carbon: a review of organic carbon storage and physical factors influencing retention in floodplains and riparian ecosystems // *Earth surface processes and landforms*. 2016. Vol. 41. PP. 38–60. doi: 10.1002/esp.3857
9. Козлова Г.И. Продукция надземной и подземной частей луговых фитоценозов в разных экологических условиях поймы / под ред. Н.И. Базилевич, Л.Е. Родин // *Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах*. Л. : Наука, 1971. С. 92–96.
10. Самбуу А.Д. Изменение чистой первичной продукции экосистем Тувы в связи с различным использованием земель // *Вестн. Том. гос. ун-та*. 2010. № 339. С. 172–177.
11. Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. 2-е изд. Новосибирск : ИПА СО РАН, 2018. 110 с.
12. Титлянова А.А., Шибарева С.В. *Продуктивность травяных экосистем: справочник*. М. : ООО «Издательство МБА», Почвенный институт имени В.В. Докучаева, Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, 2020. 100 с.
13. Титлянова А.А., Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П. *Подземные органы растений в травяных экосистемах*. Новосибирск : Наука, 1996. 128 с.
14. Шепелева Л.Ф., Пудова М.С., Леденева Е.А., Колесниченко Л.Г. Надземная и подземная фитомассы луговых сообществ поймы Средней Оби (Кривошеинский район Томской области) // *Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология*. 2023. №16 (4). С. 454–470.
15. Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P., Peregon A.M. Productivity of Water Meadows under Haymaking in the Mid-Stream of the Ob River // *Water*. 2023. Vol. 15 (6). P. 1083. doi: 10.3390/w15061083
16. Вагина Т.А., Шатохина Н.Г. Динамика запасов надземной и подземной органической массы степных, луговых и болотных фитоценозов / ред. Р.В. Ковалев // *Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы*. Новосибирск : Наука, 1976. Т. 2. С. 217–265.
17. Шатохина Н.Г. *Луговые степи и остепненные луга Западной Сибири*, Новосибирская область/ ред. В.Б. Ильин // *Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности*. Новосибирск: Наука, 1988. С. 30–38.

18. Понятовская В.М., Макаревич В.Н., Карпенко В.Н. и др. Продуктивность луговых сообществ. Л. : Наука, 1978. 287 с.
19. Петров И.Б. Обь-Иртышская пойма (типизация и качественная оценка земель) / ред. Л.Н. Ивановский, Г.В. Бачурин. Новосибирск : Наука, 1979. 136 с.
20. Vorobyev S.N., Pokrovsky O.S., Kirpotin S.N., Kolesnichenko L.G., Shirokova L.S., Manasypov R.M. Flood zone biogeochemistry of the Ob River middle course // *Applied Geochemistry*. 2015. Vol. 63. PP. 133–145. doi: 10.1016/j.apgeochem.2015.08.005
21. Львов Ю.А. К характеристике растительности поймы реки Оби / ред. Б. Г. Иоганзен // *Природа поймы реки Оби и ее хозяйственное освоение*. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1963. С. 258–267.
22. Шепелева Л.Ф. Структура и динамика луговых сообществ поймы Средней Оби / ред. А. С. Ревушкин. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 2019. 348 с.
23. Таран Г.С. Синтаксономия лугово-болотной растительности поймы Средней Оби (в пределах Александровского района Томской области) / под ред. В.П. Седельникова. Препринт. Новосибирск : Сибирское отделение Российской академии наук, Центральный сибирский ботанический сад, 1995. 79 с.
24. Программы и методы биогеоэкологических исследований / под ред. В.Н. Сукачева. М. : Наука, 1966. 220 с.
25. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижилов О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Сельхозгиз, 1956. 472 с.
26. Львов Ю.А., Шепелева Л.Ф., Лапшина Е.Д. Оценка пойменных лугов по флуктуационной способности их растительного покрова // *Ботанический журнал*. 1987. № 72 (5). С. 599–609.
27. Определитель растений Томской области. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2014. 464 с.
28. Работнов Т.А. Луговедение. М. : Московский университет [МГУ] им. М.В. Ломоносова, 1984. 320 с.
29. Серебрякова Т.И. Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов Средней Оби // *Ученые записки МГПИ им. В.И. Ленина*. 1956. Т. 97, № 3. С. 43–119.

References

1. Jaramillo VJ, Kauffman JB, Rentería-Rodríguez L, Cummings DL, Ellingson LJ. Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems*. 2003;6:609-629. doi: 10.1007/s10021-002-0195-4
2. Schulze ED, Beck E, Müller-Hohenstein K. *Plant Ecology*. Berlin/Heidelberg: Springer; 2005. 702 p.
3. Cole JJ, Prairie YT, Caraco NF, McDowell WH, Tranvik LJ, Striegl RG, Duarte CM, Kortelainen P, Downing JA, Middelburg JJ, Melack J. Plumbing the global carbon cycle: integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems*. 2007;10:172-185. doi: 10.1007/s10021-006-9013-8
4. Walter RC, Merriitts DJ. Natural streams and the legacy of atepoweredmills. *Science*. 2008;319:299-304. doi: 10.1126/science.1151716
5. Kayranli B, Scholz M, Mustafa A, Hedmark Å. Carbon storage and fluxes within freshwater wetlands: a critical review. *Wetlands*. 2010;30:111-124. doi: 10.1007/s13157-009-0003-4
6. Cierjacks A, Kleinschmit B, Babinsky M, Kleinschroth F, Markert A, Menzel M, Ziechmann U, Schiller T, Graf M, Lang F. Carbon stocks of soil and vegetation on Danubian floodplains. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2010;173:644-653. doi: 10.1002/jpln.200900209
7. Hoffmann T, Mudd SM, van Oost K, Verstraeten G, Erkens G, Lang A, Middelkoop H, Boyle J, Kaplan JO, Willenbring J, Aalto R. Short Communication: Humans and the missing C-sink: erosion and burial of soil carbon through time. *Earth Surface Dynamics Discussions*. 2013;1:93-112. doi: 10.5194/esurfd-1-93-2013

8. Sutfin NA, Wohl EE, Dwire KA. Banking carbon: a review of organic carbon storage and physical factors influencing retention in floodplains and riparian ecosystems. *Earth surface processes and landforms*. 2016;41:38-60. doi: 10.1002/esp.3857
9. Kozlova GI. Produktiya nadzemnoj i podzemnoj chastej lugovyx fitocenzov v raznyx e'kologicheskix usloviyax pojmy [Production of aboveground and underground parts of meadow phytocenoses in different ecological conditions of the floodplain]. In: *Biologicheskaya produktivnost' i krugovorot ximicheskix e'lementov v rastitel'nyx soobshhestvax* [Biological productivity and the cycle of chemical elements in plant communities]. Bazilevich NI, Rodin LE, editors. Leningrad: Nauka Publ.; 1971. pp. 92-96. In Russian
10. Sambuu AD. Izmenenie chistoy pervichnoy produktcii ekosistem Tuvy v svyazi s razlichnym ispol'zovaniem zemel' [Changes in net primary production of Tuva ecosystems due to different land uses], *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2010;339:172-177 pp. In Russian
11. Titlyanova AA, Bazilevich NI, Shmakova EI, Snytko VA, Dubynina SS, Magomedova LN, Nefed'eva LG, Semenyuk NV, Tishkov AA, Ti Tran, Xakimzyanova FI, Shatovina NG, Kyrgys ChO, Sambuu AD, Titlyanova AA, Bazilevich NI, Shmakova EI, Snytko VA, Dubynina SS, Magomedova LN, Nefed'eva LG, Semenyuk NV, Tishkov AA, TI Tran, Xakimzyanova FI, Shatovina NG, Kyrgys ChO, Sambuu AD. Biologicheskaya produktivnost' travnyanx e'kosistem. Geograficheskie zakonomernosti i e'kologicheskie osobennosti [Biological productivity of grass ecosystems. Geographical patterns and environmental features]. 2nd ed. Novosibirsk: IPA SO RAN Publ.; 2018. 110 p. In Russian
12. Titlyanova AA, Shibareva SV. Produktivnost' travnyanx e'kosistem: spravochnik [Productivity of grass ecosystems: handbook]. Moscow: OOO "Izdatel'stvo MBA", Pochvennyy institut imeni V.V. Dokuchaeva, Institut pochvovedeniya i agrokhimii SO RAN Publ.; 2020. 100 p. In Russian
13. Titlyanova AA, Kosyx NP, Mironycheva-Tokareva NP, Romanova IP. Podzemnye organy rastenij v travnyanx e'kosistemax [Underground organs of plants in grass ecosystems]. Novosibirsk: Nauka Publ.; 1996. 128 p. In Russian
14. Shepeleva LF, Pudova MS, Ledeneva EA, Kolesnichenko LG. Aboveground and Belowground Phytomass of Meadow Communities of the Middle Ob Floodplain (the Krivosheinsky District of the Tomsk Region). *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2023;16(4):454-470. In Russian, English summary
15. Kosykh NP, Mironycheva-Tokareva NP, Peregon AM. Productivity of Water Meadows under Haymaking in the Mid-Stream of the Ob River. *Water*. 2023;15(6):1083. doi: 10.3390/w15061083
16. Vagina TA, Shatovina NG. Dinamika zapasov nadzemnoj i podzemnoj organicheskoy massy stepnyx, lugovyx i bolotnyx fitocenzov [Dynamics of reserves of aboveground and underground organic matter of steppe, meadow and marsh phytocenoses]. In: *Struktura, funkcionirovanie i e'voluciya sistemy biogeocenzov Baraby* [Structure, functioning and evolution of the Baraba biogeocenosis system]. Kovalev RV, editor. Novosibirsk: Nauka. Sib. Otdelenie Publ.; 1976. pp. 217-265. In Russian
17. Shatovina NG. Lugovye stepi i ostepnnyye luga Zapadnoj Sibiri, Novosibirskaya oblast' [Meadow steppes and settled meadows of Western Siberia, Novosibirsk region]. In: *Biologicheskaya produktivnost' travnyanx e'kosistem. Geograficheskie zakonomernosti i e'kologicheskie osobennosti* [Biological productivity of grass ecosystems. Geographical patterns and environmental features]. Il'in VB, editor. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie Publ.; 1988. pp. 30-38. In Russian
18. Ponyatovskaya VM, Makarevich VN, Karpenko VN i dr. Produktivnost' lugovyx soobshhestv [Productivity of meadow communities]. Leningrad: Nauka Publ.; 1978; 287 p. In Russian
19. Petrov IB. Ob'-Irtyskaya pojma (tipizaciya i kachestvennaya ocenka zemel') [Ob-Irtys floodplain (typification and qualitative assessment of lands)]. Ivanovskiy LN, Bachurin GV, editors. Novosibirsk: Nauka Publ.; 1979. 136 p. In Russian

20. Vorobyev SN, Pokrovsky OS, Kirpotin SN, Kolesnichenko LG, Shirokova LS, Manasypov RM. Flood zone biogeochemistry of the Ob River middle course. *Applied Geochemistry*. 2015;63:133-145. doi: 10.1016/j.apgeochem.2015.08.005
21. L'vov YuA. K xarakteristike rastitel'nosti pojmy reki Obi. [To characterize the vegetation of the floodplain of the Ob River]. In: Priroda pojmy reki Obi I ee xozyajstvennoe osvoenie [The nature of the floodplain of the Ob River and its economic development]. Ioganzen BG, editor. Tomsk: Izdatel'stvo Tomskogo universiteta Publ.; 1963. pp. 258-267. In Russian
22. Shepeleva LF. Struktura i dinamika lugovyx soobshhestv pojmy Srednej Obi [Structure and dynamics of meadow communities of the Middle Ob floodplain]. Revushkin AS, editor. Tomsk: Izdatel'stvo Tomskogo universiteta Publ.; 2019. 348 p. In Russian
23. Taran GS. Sintaksonomiya lugovo-bolotnoj rastitel'nosti pojmy Srednej Obi (v predelax Aleksandrovsogo rajona Tomskoj oblasti) [Syntaxonomy of meadow-marsh vegetation of the floodplain of the Middle Ob (within the Alexandrovsky district of the Tomsk region)]. Sedel'nikov VP, editor. Preprint. Novosibirsk; 1995. 79 p. In Russian
24. Programmy i metody biogeocenoticheskix issledovanij [Programs and methods of biogeocenotic research]. Sukachev VN, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1966. 220 p. In Russian
25. Ramenskij LG, Cacenkin IA, Chizhikov ON, Antipin NA. E'kologicheskaya ocenka kormovyx ugodij po rastitel'nomu pokrovu [Environmental assessment forage lands by vegetation cover]. Moscow: Sel'xozgiz Publ.; 1956. 472 p. In Russian
26. L'vov YuA, Shepeleva LF, Lapshina ED. Ocenka pojmennyx lugov po fluktuacionnoj sposobnosti ix rastitel'nogo pokrova [Assessment of floodplain meadows by the fluctuation ability of their vegetation cover]. *Botanicheskij zhurnal*. 1987;72(5):599-609 pp. In Russian
27. Opredelitel' rastenij Tomskoj oblasti [The determinant of plants of the Tomsk region]. Tomsk: Izdatel'stvo Tomskogo universiteta Publ.; 2014. 464 p. In Russian
28. Rabotnov TA. Lugovedenie [Meadow science]. Moscow: Moskovskiy universitet [MGU] im. M.V. Lomonosova Publ.; 1984. 320 p. In Russian
29. Serebryakova TI. Pobegoobrazovanie i ritm sezonnogo razvitiya rastenij zalivnyx lugov Srednej Oki [Shoot formation and the rhythm of seasonal development of plants in flood meadows the middle Oka]. *Uchenye zapiski MGPI im. V.I. Lenina*. 1956;97(3):43-119. In Russian

Информация об авторах:

Шепелева Людмила Федоровна, д-р биол. наук, профессор, с.н.с. лаборатории биологии и почвоведения Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8805-469X>

E-mail: shepelevalf@mail.ru

Колесниченко Лариса Геннадьевна, канд. биол. наук, доцент, с.н.с. лаборатории биоразнообразия и экологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9797-8985>

E-mail: klg7777@mail.ru

Чураков Егор Евгеньевич, м.н.с. лаборатории биоразнообразия и экологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: georgy-chaika@yandex.ru

Пудова Марина Сергеевна, м.н.с. лаборатории биоразнообразия и экологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: marina.teslinova@gmail.com

Рожкова-Тимина Инна Олеговна, канд. биол. наук, с.н.с. Берегового научно-технологического центра Сахалинского государственного университета (Южно-Сахалинск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8995-6062>

E-mail: inna.timina@mail.ru

Воробьев Сергей Николаевич, канд. биол. наук, директор ЦКП «Кайбасово» Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7884-2433>,

E-mail: soil@green.tsu.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Ludmila F. Shepeleva, Dr. Sci (Biol.), Professor, Senior Researcher, Laboratory of biology and soil science National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8805-469X>

E-mail: shepelevalf@mail.ru

Larisa G. Kolesnichenko, Cand. Sci (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Biodiversity and Ecology, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9797-8985>

E-mail: klg7777@mail.ru

Egor E. Churakov, Junior Researcher, Laboratory of Biodiversity and Ecology, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: georgy-chaika@yandex.ru

Marina S. Pudova, Junior Researcher, Laboratory of Biodiversity and Ecology, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: marina.teslinova@gmail.com

Inna O. Rozhkova-Timina, Cand. Sci (Biol.), Senior Researcher, Coastal Scientific and Technological Center, Sakhalin State University (Yuzhno-Sakhalinsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8995-6062>

E-mail: inna.timina@mail.ru

Sergey N. Vorobyev, Cand. Sci (Biol.), director of the Kaibasovo Center for Collective Use of Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7884-2433>

E-mail: soil@green.tsu.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 11.05.2024;
одобрена после рецензирования 15.06.2024; принята к публикации 28.12.2024.*

*The article was submitted 11.05.2024;
approved after reviewing 15.06.2024; accepted for publication 28.12.2024.*