

**ВЕСТНИК
ТОМСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА
БИОЛОГИЯ**

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2025

№ 70

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 редколлекцией 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 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. – редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Баранова О.Г. – редактор (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия)
Бобровский М.В. – редактор (Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пушкино, Россия)
Волокитина А.В. – редактор (Институт леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН, Красноярск)
Горошкевич С.Н. – редактор (Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия)
Громыхов Т.И. – редактор (Московский политехнический университет, Москва, Россия)
Денисов Е.В. – редактор (НИИ онкологии Томского НИМЦ РАН, Томск, Россия)
Дорогина О.В. – редактор (Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, Россия)
Зверев А.А. – редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Иванов Ю.В. – редактор (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия)
Кривец С.А. – редактор (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск)
Кулижский С.П. – редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Лойко С.В. – редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Минеева Н.М. – редактор (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН, пос. Борок)
Симакова А.В. – редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Тарасов В.В. – редактор (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия)
Франк Ю.А. – редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Шефтель Б.И. – редактор (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия)
Штерншис М.В. – 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 В.В.** (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия); **Лодыгин Е.Д.** (Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Коми научный центр УрО РАН, Сыктывкар, Россия); **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); **Оленников Д.Н.** (Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ, Россия); **Пердиссес 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; компьютерная верстка Е.В. Иванова; дизайн обложки Л.Д. Кривцова.

Подписано в печать 30.06.2025 г. Формат 70×108^{1/16}. Усл. печ. л. 15,75. Тираж 50 экз. Заказ № 6370. Цена свободная. Дата выхода в свет 10.07.2025 г.

Журнал отпечатан на полиграфическом оборудовании Издательства ТГУ. 634050, Ленина, 36, Томск, Россия. Тел. +7 (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, Pyschchino, 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. Gromovych – Editor, Moscow Polytechnic University, Moscow, Russia

Evgeny V. Denisov – Editor, Cancer Research Institute of Tomsk NRC, Tomsk, Russia

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

Alexandrovskiy 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); **Olennikov DN**, Institute of General and Experimental Biology SB RAS (Ulan-Ude, Russia); **Perdices A**, National Museum of Natural Sciences (Madrid, Spain); **Smirnova OV**, Center of Ecology and Productivity of Forests RAS (Moscow, Russia); **Sokolova YY**, Louisiana State University (Baton Rouge, Louisiana, USA); **Stepanov VA**, Research Institute of Medical Genetics SB RAMS (Tomsk, Russia); **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; computer layout EV Ivanova; cover design LD Krivtsova.

Passed for printing 30.06.2025. Format 70×108^{1/16}. Conventional printed sheets 15.6. Circulation is 50 copies. Orders No. 6370. Open price. Date of publication 10.07.2025.

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

Семенков И.Н., Николаев Е.Д., Енчилик П.Р., Конюшкова М.В. Почвенные катены лесостепи Западной Сибири	6
Соколов Д.А., Гуркова Е.А. Содержание и структура запасов углерода в углесодержащих почвах техногенных ландшафтов (на примере Горловского антрацитового месторождения)	26

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

Луценко А.В., Сопрунова О.Б. Выделение и изучение эпифитного штамма дрожжей <i>Rhodotorula mucilaginosa</i> AgIV RCAM05019 (Basidiomycota)	53
---	----

БОТАНИКА

Kotina E.L., Skvortsov K.I., Oskolski A.A. Bark anatomy of chosenia (<i>Salix arbutifolia</i> , Salicaceae): origin of cuticular cracks and mechanism of cork abscission	77
--	----

ЗООЛОГИЯ

Кидов А.А., Иванов А.А., Иволга Р.А., Никонова В.Р., Кондратова Т.Э. Возрастная структура и рост ломкой веретеницы (<i>Anguis fragilis</i> , Reptilia, Anguidae) на востоке Балтийского региона (Калининградская область, Россия)	94
Ширяева Е.Л., Ранюк М.Н., Монахов В.Г. Краниологическая изменчивость совхозного и дикого соболя	110

КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

Потапов М.А., Потапова О.Ф., Задубровский П.А., Задубровская И.В. Гетерозисный эффект в двух поколениях экспериментального скрещивания линий степной пеструшки <i>Lagurus lagurus</i> (Rodentia, Mammalia)	124
Строкова В.А., Королев А.В. Выявление вируса мешотчатого расплода в личинках пчел и меда, определение его вирулентности	143

ЭКОЛОГИЯ

Баженова О.П., Эйхвальд К.А., Генкал С.И., Тропина Е.Ф. Видовой состав, таксономическая структура и доминирующие комплексы фитопланктона рек и ручьев национального парка «Красноярские Столбы»	157
---	-----

TABLE OF CONTENTS

SOIL SCIENCE

Semenkov IN, Nikolaev ED, Enchilik PR, Konyushkova MV. Catenas at the forest-steppe in Western Siberia	6
Sokolov DA, Gurkova EA. Content and structure of carbon stocks in coal-containing soils of technogenic landscapes: a case study from the Gorlovskoe anthracite deposit)	26

BIOTECHNOLOGY AND MICROBIOLOGY

Lutsenko AV, Soprunova OB. Isolation and study of the epiphytic yeast strain <i>Rhodotorula mucilaginosa</i> AgIV RCAM05019 (Basidiomycota)	53
---	----

BOTANY

Kotina EL, Skvortsov KI, Oskolski AA. Bark anatomy of chosenia (<i>Salix arbutifolia</i> , Salicaceae): origin of cuticular cracks and mechanism of cork abscission	77
---	----

ZOOLOGY

Kidov AA, Ivanov AA, Ivolga RA, Nikonova VR, Kondratova TE. Age structure and growth of the common slow worm (<i>Anguis fragilis</i> , Reptilia, Anguidae) in the eastern Baltic region (Kaliningrad Oblast, Russia)	94
Shiriaeva EL, Ranyuk MN, Monakhov VG. Craniological variability of farm and wild sable	110

CELL BIOLOGY AND GENETICS

Potapov MA, Potapova OF, Zadubrovskiy PA, Zadubrovskaya IV. Heterotic effect in two generations of experimental crossing of lines of steppe lemming, <i>Lagurus lagurus</i> (Rodentia, Mammalia)	124
Strokova VA, Korolev AV. Detection of the sacbrood virus in bee larvae and honey, determination of its virulence	143

ECOLOGY

Bazhenova OP, Eichvald KA, Genkal SI, Tropina EF. Species composition, taxonomic structure and dominant phytoplankton complexes of rivers and streams of the Krasnoyarsk Pillars National Park	157
---	-----

ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Научная статья

УДК 631.44.06

doi: 10.17223/19988591/70/1

Почвенные катены лесостепи Западной Сибири

Иван Николаевич Семенков¹, Егор Дмитриевич Николаев²,
Полина Романовна Енчилик³, Мария Валерьевна Конюшкова⁴

^{1, 2, 3, 4} *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Москва, Россия*

¹ *semenkov@geogr.msu.ru*

² *alkan001@mail.ru*

³ *polimail@inbox.ru*

⁴ *mkon@inbox.ru*

Аннотация. Закономерности миграции в сопряженном ряду почв можно оценить на основе данных о латеральной дифференциации веществ и почвенных свойств. Для этого необходимо обозначить центральные образы катен, т. е. произвести типизацию. Изучение катен в различных условиях позволяет лучше понять процессы почвообразования, миграции веществ и их зависимость от внешних факторов. Понимание особенностей миграции и аккумуляции веществ в зависимости от природных факторов способствует более эффективному управлению ресурсами и охране окружающей среды. В статье рассмотрены основные и наиболее известные принципы классификации катен. Базируясь на подходах И.С. Урусевской и М.Д. Богдановой с использованием геоинформационного анализа и серии мелкомасштабных карт (рельефа, почвообразующих пород, почв и растительности), систематизированы ландшафтные катены лесостепи Западной Сибири. В пределах рассматриваемого региона выделено 38 вариантов катен. По занимаемой площади доминируют катены, в которых выровненные позиции междуречья занимают черноземы под разнотравно-злаковыми лугами или темно-серые почвы под разнотравно-злаковыми лугами и подтаежными осиново-березовыми лесами. Разнообразие катен максимально на наклонных и ступенчатых равнинах и минимально на наиболее приподнятых восточной и западной частях лесостепи Западной Сибири. Среди трех пар катен со сходным набором и последовательностью почв типологические отличия связаны с рельефом местности или литологией (генезисом или гранулометрическим составом почвообразующих пород). Составы растительности и почв очень тесно коррелируют друг с другом: только 3 пары катен с одинаковым почвенным покровом отличаются по составу растительности. Различие заключается в формировании более сложных сопряжений в центральной и западной части региона. Здесь в локальных понижениях рельефа формируются солоды под березняками или осинниками. В восточной части региона повышенные элементы рельефа занимают подтаежные высокотравные леса на серых почвах. Разработанная типизация катен верифицирована данными полевых исследований на 7 ключевых участках.

Ключевые слова: лессовидные суглинки, рельеф, мелкомасштабное картографирование, почвенный покров, растительность

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (проекты № 22-27-00329 и 17-77-20072).

Для цитирования: Семенов И.Н., Николаев Е.Д., Енчилик П.Р., Конюшкова М.В. Почвенные катены лесостепи Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 70. С. 6–25. doi: 10.17223/19988591/70/1

Original article

doi: 10.17223/19988591/70/1

Catenas at the forest-steppe in Western Siberia

Ivan N. Semenov¹, Egor D. Nikolaev², Polina R. Enchilik³,
Mariya V. Konyushkova⁴

^{1, 2, 3, 4} *Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation*

¹ *semenkov@geogr.msu.ru*

² *alkan001@mail.ru*

³ *polimail@inbox.ru*

⁴ *mkon@inbox.ru*

Summary. To simulate the downward movement of pollutants across landscape catenas, it is essential to gather information regarding the chemical properties of soils along the migration pathways of these substances. Consequently, the classification of catenas becomes challenging due to the necessity of considering numerous factors.

In this article, we discuss the primary and most well-known principles for classifying catenas (*see Table 1 and Tables 1-4 in the Supplement 1*). To investigate the catenas of the forest-steppe region in Western Siberia, we employed GIS analysis to integrate soils and soil-forming factors, along with a series of thematic maps (*see Fig. 1 in the Supplement 2*). Utilizing the methodologies developed by Inga S. Uru-sevskaya and Maria D. Bogdanova, as well as GIS analysis and a collection of small-scale maps depicting relief, parent materials, soils, and vegetation, we cataloged the landscape catenas in the forest-steppe of Western Siberia. From these combinations, we compiled a matrix, with its columns and rows containing information about relief and parent materials, which vary in texture, the content of carbonates, gypsum, and easily soluble salts (*see Fig. 2 in the Supplement 2*). The typification of catenas in the forest-steppe of Western Siberia was validated through field research conducted in seven key areas (*see Table 2 and Table 5 in the Supplement 1*). The soils and vegetation identified in the field studies corresponded to the dominant landscape catenas of the target territories.

Within the region under consideration, 38 variants of landscape catenas have been identified. Among these, catenas featuring Chernozems under herbaceous grass meadows and Phaeozems under herbaceous grass meadows and subtaiga aspen-birch forests predominantly occur in elevated topography on loess plains (*see Fig. 1*). In the slopes, these soils are replaced by clay-illuvial Chernozems (Haplic Chernozems) or gray gleyic soils (Phaeozems), as well as solonetz (which can also be found in the summit position) and marsh soils (Histic Gleysols). From west to east, the prevalence of catenas with Phaeozems in the summit position diminishes; west of the Irtysh River, they are nearly entirely supplanted by catenas with Chernozems. The northeastern part of the Ob-Irtysh interfluvium (located in the southern Vasyugan Plain and northern Baraba Lowland) experiences considerable soil waterlogging, resulting in the formation of Planosols and Gleysols even on watersheds. To the east, Gleysols and Pla-

nosols (exhibiting signs of salinity and solonchetsity) occupy a predominantly subordinate position in the topography. The least contrasting catenas are characteristic of the extreme eastern and western parts of the Western Siberian forest-steppe. In the flat areas of the Western Siberian forest-steppe, herbaceous grass communities predominantly occur on Phaeozems and Chernozems. The smallest territories, located in the extreme northeast, are occupied by subtaiga pine forests with tall grasses, which are confined to catenas with Phaeozems. The diversity of landscape catenas is greatest on inclined and stepped plains and least in the elevated eastern and western parts of the forest-steppe in Western Siberia. Three pairs of catenas were identified, each exhibiting a similar set and sequence of soils, but differing in the genesis of parent materials or topography (two pairs) and texture (one pair). The composition of vegetation and soils is closely correlated. Only three pairs of catenas with identical soil cover differ in their vegetation composition. This variation is attributed to the absence of birch-aspen associations in catenas located in depressions occupied by Planosols, or it resulted from the presence of subtaiga forests with tall grasses on catenas with Phaeozems situated on elevated topography in the eastern part of the forest-steppe in Western Siberia.

The article contains 1 Figure, 2 Tables, 2 Supplements, 45 References.

Keywords: Arenosols, black soils, loess-like loams, salinization, Phaeozems, Planosols, small-scale mapping, soil cover, toposequence

Fundings: the work was supported by the Russian Science Foundation (project No. 22-27-00329 and 17-77-20072).

For citation: Semenov IN, Nikolaev ED, Enchilik PR, Konyushkova MV. Catenas at the forest-steppe in Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;70:6-25. doi: 10.17223/19988591/70/1

Введение

Закономерности миграции в сопряженном ряду почв можно оценить на основе данных о латеральной дифференциации веществ и почвенных свойств. Для этого необходимо обозначить центральные образы катен, т. е. произвести типизацию. Изучение катен в различных условиях позволяет лучше понять процессы почвообразования, миграции веществ и их зависимость от внешних факторов. Эти знания могут быть использованы для моделирования процессов массообмена между участками, располагающимися на разных гипсометрических отметках. Понимание особенностей миграции и аккумуляции веществ в зависимости от природных факторов способствует более эффективному управлению ресурсами и охране окружающей среды. Одним из современных подходов в исследованиях моделирования перемещения потенциальных и реальных загрязнителей по элементам рельефа является анализ катен, объединяющих почвы сопряженного ряда ландшафтов внутри геохимических арен, соответствующих соле- и водосборным бассейнам различного уровня [1–3].

Термин «почвенная catena» ввел в литературу Г.А. Милн в 1936 г. [4], хотя закономерную смену в пространстве сопряженных по элементам рельефа почв впервые описал С.С. Неуструев в 1915 г. [5]. Позднее стали выделять почвенные [6, 7], почвенно-геохимические [1, 8], ландшафтные [9]

и ландшафтно-геохимические катены [1–3, 10]. Классифицирование катен сложно за счет необходимости учета множества разнообразных факторов. В ряде случаев существующие группировки катен являются не классификациями в строгом понимании, а выполняют роль легенды к картам.

На данный момент в пределах России систематизированы почвенные катены российского Нечерноземья [7] и почвенно-геохимические катены Восточно-Европейской [10] равнины, тундр и тайги бассейна Оби [11]. Для лесостепи Западной Сибири такая каталогизация отсутствует. Хотя катены лесостепных ландшафтов этого [12–16] и других регионов [1], включая Восточно-Европейскую равнину [17–21], являются наиболее изученными, что позволяет рассчитывать на скорое обоснование обобщенной модели миграции веществ в этих объектах [22, 23].

Цель работы – провести обзор существующих подходов к типизации катен, систематизировать ландшафтные катены лесостепи Западной Сибири на основе одного из выбранных подходов и верифицировать полученную типизацию на основе полевых исследований.

М.А. Глазовская связала типы катен с почвенно-геохимическими полями – территориями господства геохимической ассоциации (сочетаний ассоциаций) почв (табл. 1 в Приложении 1), выделяемых по сходству щелочно-кислотных и окислительно-восстановительных условий [8]. Названия геохимических полей иллюстрируют направление выветривания, состав гумусовых веществ в почвах автономных позиций, окислительно-восстановительные и щелочно-кислотные условия и включают преобладающий тип миграции. Н.С. Касимов совместно с А.И. Перельманом [24] и О.А. Самоновой [23] разработали иерархическую классификацию ландшафтно-геохимических катен на основе ландшафтных и почвенно-геохимических подходов (табл. 2 в Приложении 1). В мире можно насчитать около 200 млн разновидностей ландшафтно-геохимических катен.

Существует несколько подходов к классификации почвенных катен на основе баланса веществ. М. Sommer, Е. Schlichting [6] выделили три архетипа: трансформационные, где фиксируется лишь перераспределение веществ без значимых потерь; катены выщелачивания с выносом веществ из верхней части почв; катены аккумуляции с накоплением вещества в верхней части почв. А.Н. Геннадиев и А.П. Жидкин [25] разработали классификацию лесных и лесостепных катен центра Восточно-Европейской равнины и равнин Среднего Запада США, сопоставив интенсивность и характер смыва и место аккумуляции материала, выделив 21 тип почвенных катен. Косвенной характеристикой баланса веществ может служить соотношение радиальных и латеральных потоков в катенах, оцениваемое по расчлененности рельефа и коэффициенту увлажнения территории [26].

А.Дж. Джеррард [22] сгруппировал почвенные катены на основе общепланетарных климатических зон, предполагая почвенную зональность. При обосновании центральных образов катен выбраны характеристики материнских пород и рельефа – главных предикторов интенсивности перераспределения веществ. Растительность, климат, антропогенное воздей-

ствие, состав и положение грунтовых вод рассмотрены как факторы, осложняющие дифференциацию.

И.С. Урусевская [7] систематизировала почвенные сопряжения (всего 39 вариантов с максимально возможным набором автономных и подчиненных почв) внутри почвенных округов российского Нечерноземья на Восточно-Европейской равнине с учетом состава почвенного покрова в зависимости от литологических особенностей и генетических типов рельефа, степени гидроморфизма (табл. 3 в Приложении 1). Для тундр и тайги Обского бассейна [11] оценено разнообразие геохимических условий, определяющих состав почвенных сопряжений и распределение миграционных полей элементов с выделением 21 типа катен (табл. 4 в Приложении 1). Для мелкомасштабного картографирования [2, 26] М.Д. Богданова [10] расширила классификацию [7], включив катены тундр, степей и полупустынь Европейской территории России и максимально полно используя информацию о геохимической обстановке, направленности и длительности миграции веществ на основе интерпретации данных о степени увлажнения территории, расчлененности рельефа, продолжительности безморозного периода, морфометрии склонов, проницаемости пород. Этот подход использован при создании «Ландшафтно-геохимической карты России» [26]. По сочетанию градаций потенциальной интенсивности миграционных процессов и продолжительности безморозного периода выделено 6 вариантов климатического потенциала миграции, обоснована миграционная геохимическая структура ландшафтов России. Кроме того, охарактеризовано наличие радиальных и латеральных геохимических барьеров и степень контрастности структуры почвенного покрова [10].

В большинстве рассмотренных классификаций таксономическими критериями разделения катен являются особенности почвообразующих пород, баланс или миграция веществ, реже – окислительно-восстановительные и щелочно-кислотные условия (табл. 1). Собственно почвы напрямую задействованы лишь в классификациях [7, 11]. В остальных подходах интерпретируются свойства почв, условия миграции и распределение веществ.

В работах [6, 23, 24] представлены обобщенные модели, а классификации [7, 10, 11] основаны на систематизации реальных объектов. Первые классификации катен [8, 22] охватывают только один блок параметров: почвенно-геохимический или литолого-геоморфологический. Позднее [7, 10, 11, 23, 24] сделаны попытки вывести универсальный ландшафтно-геохимический показатель для комплексной характеристики катен, что требуется для понимания условий миграции и почвенно-геохимической структуры территории. Созданы классификации, разделяющие катены по характеру и направлению миграции вещества [6, 25], что актуально для выявления географических закономерностей водной эрозии. Отдельно стоит отметить, что ни одна из разработанных классификаций не вошла в широкое научное использование.

Таблица 1 [Table 1]

Критерии, используемые в классификациях катен
[Catena classification criteria]

Критерии [Criteria]	Катены [Catena]							
	Почвенные [Soil]		Почвенно-геохимические [Soil-geochemical]					Ланд- шафт- но- геохи- ми- ческие [Land- scape- geoche- mical]
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Свойства поч- вообразующих пород [Properties of parent material]	+	–	–	+	–	+	+	+
Рельеф [Relief]	+	–	–	+	–	+	–	–
Климатические условия [Climatic conditions]	–	–	–	+	–	+	–	+
Окислительно- восстанови- тельные условия [Redox potential]	–	–	+	–	–	+	+	+
Кислотно- щелочные условия [Acid-base conditions]	–	–	+	–	–	+	+	+
Почвенные комбинации [Soil combinations]	+	–	+	–	–	+	+	–
Названия почв [Soils]	+	–	–	–	–	–	+	–
Миграция вещества [Migration]	–	+	+	–	+	+	–	+

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Распреде- ление хи- мических элементов [Chemical element differentia- tion]	–	–	–	–	–	+	–	+
Интенсив- ность ми- грации [Migration intensity]	–	+	–	–	–	+	–	–
Локализа- ция акку- муляции [Place of accumula- tion]	–	+	–	–	+	–	–	–
Регион [Region]	Нечер- ноземье РСФСР [Non- Cherno- zem regions at the RSFSR]	(Лесо) степь Восто- чно-Ев- ропей- ской равнины и Сред- него Запада США [(Forest) steppe of the East European and the Midwest- ern USA plains]	Мир [World]	–	–	Евро- пейс- кая терри- тория Рос- сии [Euro- pean Russia]	Тундра и тайга Обско- го бас- сейна [Tundra and taiga of the Ob River basin]	–
Источник [References]	[7]	[25]	[8]	[22]	[6]	[10]	[11]	[23, 24]

Материалы и методики исследования

Занимающая более 400 тыс. км² лесостепь Западной Сибири с преимуще-
ственно плосководораздельным, равнинным, слабо расчлененным релье-
фом с абсолютными отметками 100–150 м протягивается от Зауральского
пенеблена до предгорий Алтая и Саян. Реки врезаются на глубину до 10–15 м
за исключением Иртыша с берегами высотой до 40 м [27]. Территория ис-
пещрена мелкими озерами и западинами [27]. В составе почвенного покро-

ва высоко участие гидроморфных почв, что в совокупности с близким к поверхности залеганием минерализованных грунтовых вод и значительной испаряемостью приводит к формированию почв засоленного ряда [28–31]. Несмотря на относительно однородный рельеф и состав почвообразующих пород, лесостепь Западной Сибири отличается сложным почвенным покровом за счет влияния грунтовых вод различного состава, минерализации и обилия замкнутых мезопонижений разной степени обводненности [12, 29, 32]. На большей части рассматриваемой территории ввиду относительно слабой расчлененности рельефа и достаточного увлажнения соотношение радиальных и латеральных потоков близко, доминируют ландшафтно-геохимические процессы водной миграции умеренной интенсивности с высоким вкладом зоогенных процессов внутрипочвенного перемещения твердой фазы [26]. На западе и востоке западносибирской лесостепи (в предгорьях Урала и Алтае-Саянского региона соответственно) усиливается роль латеральной миграции и склоновых процессов миграции. В Барабе, напротив, интенсивность радиальных и латеральных миграционных потоков снижается.

Для исследования катен лесостепи Западной Сибири использованы подходы [7, 10], ГИС-анализ для сопряженного рассмотрения почв и факторов почвообразования, а также серия тематических карт масштаба 1 : 2 500 000–1 : 16 000 000 [32–35]. Состав почвенного покрова интерпретирован по материалам [16, 31, 34, 36–39]. Почвенную карту РСФСР [34] использовали для представления о взаимном расположении почв и характере геохимических связей между ними. Совместив слои карт рельефа и пород, мы получили набор ареалов с однородными литолого-геоморфологическими свойствами, которые наложили на почвенную карту [34] для определения наиболее характерного набора почв и комбинаций. По результатам совмещений составили матрицу, в столбцах которой расположены типы рельефа, а в строках – почвообразующие породы, различающиеся по гранулометрическому составу, содержанию карбонатов, гипса и легкорастворимых солей (рис. 2 в Приложении 2). В ячейках матриц представлены схемы ландшафтных катен. Считанный с [34] набор почв в большинстве случаев представлял «неполные катены» по [7]. «Полные» катены (т. е. наиболее ярко отражающие характерные особенности, свойственные конкретному сочетанию ландшафтных условий по [7]) сформированы на основе знаний о региональных особенностях распределения почв по элементам рельефа [16, 31, 36] и полевым материалам. Далее для каждой катены указано растительное сообщество, информация о которых взята в [35, 37–39].

Хотя авторы и понимают проблему несводимости масштабов, разработанная типизация верифицирована с использованием данных с 7 ключевых участков (табл. 5 в Приложении 1 и рис. 1 в Приложении 2), подробно описанных в [14, 15, 40, 41]. Выбранные участки характеризуют катены в пределах небольших речных или озерных водосборов первого порядка и расположены от предгорий Урала на западе до юго-восточной части Барабы на востоке. В пределах каждого участка в наиболее типичных позициях

рельефа закладывали почвенные разрезы и описывали растительность (табл. 2).

В пределах лесостепи Западной Сибири встречается 13 вариантов почвообразующих пород, которые образуют 93 ареала и разделяются по генезису, гранулометрическому составу и засолённости на 6, 4 и 4 группы соответственно. Большая часть территории (более 80%) сложена лёссами, различающимися по степени засоления и гранулометрическому составу (от легких до тяжелых суглинков). Делювиальные отложения занимают 6% территории и распространены в Зауралье и на востоке лесостепи Западной Сибири. Аллювиальные отложения приурочены к руслам крупных рек (Тобол, Ишим, Иртыш, Обь). Эоловые пески выделяются фрагментарно в виде небольших ареалов на востоке региона и в виде протяженных песчаных гряд на юго-востоке, а также ложбин стока ледниковых вод. Озерные глины встречаются совместно с другими породами, образуя контуры сложного строения на востоке рассматриваемого региона.

В пределах лесостепи Западной Сибири выделяют 8 типов рельефа при абсолютном доминировании равнин (более 90% территории), среди которых преобладают субгоризонтальные, слабо расчлененные с пологими протяженными склонами [42]. Равнины занимают центральную часть рассматриваемой территории и ограничены с запада ступенчатыми и ступенчато-ярусными, а с востока – наклонными равнинами, переходящими в горы Урала и Южной Сибири (Алтай, Салаирский кряж и Саяны) соответственно.

Согласно почвенно-геоморфологическому районированию [43], в лесостепи Западной Сибири четыре округа входят в состав зоны серых лесных почв и черноземов (типичных, выщелоченных и оподзоленных) и один – зоны черноземов (обыкновенных и южных) степи.

Результаты исследования и обсуждение

Почвы и растительность, обнаруженные по результатам полевых исследований, соответствуют доминирующим ландшафтным катенам соответствующих территорий (табл. 2, рис. 1). На доминирующих лёссовых равнинах расположены катены с черноземами или серыми почвами в автомных позициях. Эти почвы на присклоновых участках сменяются черноземами глинисто-иллювиальными или серыми глееватыми почвами, а также солонцами (могут также встречаться и на междуречье) и солодами.

Горизонтальные размеры катен могут достигать нескольких километров, а вертикальные – десятков метров в зависимости от степени расчлененности территории, развития дренажной сети и наличия крупных замкнутых понижений. Разнообразие катен, обусловленное геоморфологическими факторами, выше на наклонных и ступенчатых равнинах.

С запада на восток уменьшается число катен с серыми почвами на междуречье: восточнее Иртыша их практически полностью вытесняют катены с черноземами. Однако за Обью наблюдается обратная тенденция

Таблица 2 [Table 2]

Характеристика почв и растительности катен ключевых участков
[Soils and vegetation in catenas of key areas studied]

Уча- сток, длина, кру- тизна [Key area, length, steep- ness]	Положение [Position]		Почвы элементарных ландшафтов катен ключевых участков [Soils of the main positions at the catenas]		Растительность катен ключевых участков [Vegetation of the main positions at the catenas]	
			Авто- номные [Auto- nomous]	Подчинен- ные [Subordinate]	Между- речье и склоны [Interfluv- e and slopes]	Мезопони- жения рельефа [Mesodepres- sion]
1	2	3	4	5	6	7
1 0,96 м, 3°	N54°36' E81°42'	Юго- восток Бара- бин- ской низ- менно- сти [South- east of the Baraba steppe]	Агро- черно- земы [Cherno- zems]	Солончаки темные [Mollic Solonchaks]	Агроценоз [Agrocenosis]	Солянковое- разнотравное [Saltwort-herb community]
2 0,34 м, 5°	N55°20' E78°08'	Север Бара- бин- ской низ- менно- сти [North of the Baraba steppe]	Черно- земы и солон- цы тем- ные [Cherno- zems and Mollic Solonetz]	Солончаки торфяные [Histic Solonchaks]	Разнотрав- но-злаково- бобовое сообщество и белопо- лынник [Herb-grass- legume and sagebrush communities]	(Злаково-) солянковое и тростниковое [(Grass-) saltwort and cane community]
3 1,0 м, 9°	N55°20' E76°48'	Северо- запад Бара- бин- ской низ- менно- сти [North- West of the Baraba steppe]	Черно- земы и солон- цы тем- ные [Cherno- zems and Mollic Solonetz]	Солончаки торфяные [Histic Solonchaks]	Разно- травно- злаковое сообщество и злаковое [(Herb-) grass community]	(Разнотравно-) солянковое и тростниковое [(Mixed-herb) saltwort and reed community]

1	2	3	4	5	6	7
4 0,8 м, 7°	N54°55' E71°15'	Юго- восток Ишим- ской рав- нины [Southeast of the Ishim steppe]	Агро- чернозе- мы ти- пичные [Cherno- zems]	Солоди серогуму- совые, пе- регноино- глеевые [Planosols, Histic Gleysols]	Агроценоз [Agrocenosis]	Разно- травно- хвощовое [Herb- horsetail community]
5 0,3 м, 10°	N55°00' E67°59'	Юго- запад Ишим- ской рав- нины [Southwest of the Ishim steppe]	Черно- земы [Cherno- zems]	Солончаки сульфид- ные [Solonchaks (Sulfidic)]	Разнотравно- злаковое [Herb-grass community]	(Разно- травно-) солянковое и тростни- ковое [(Mixed- herb) saltwort and reed communities]
6 0,6 м, 5°	N56°31' E67°32'	Север Ишим- ской рав- нины [North of the Ishim steppe]	(Агро-) темно- серые и (дерно- во-) со- лоди [Phaeozems and Planosols]	Агро- солоди, в т.ч. темно- гумусовые [(Mollic) Planosols]	Березовый разнотрав- ный лес или агроценоз и осиновый мертвопо- кровный лес [Birch herb forest or agrocenosis and aspen forest]	Агроценоз [Agrocenosis]
7 0,3 м, 7°	N56°02' E63°35'	Запад Ишим- ской рав- нины [West of the Ishim steppe]	Агро- черно- земы [Cherno- zems]	Агро- солоди темногуму- совые [Mollic Planosols]	Агроценоз [Agrocenosis]	Агроценоз [Agrocenosis]

с исчезновением катен с черноземами до полного доминирования серых почв на возвышенностях и хребтах, что связано с усилением увлажнения за счет орографического эффекта на подветренных склонах гор [38]. За счет предгорного эффекта здесь фактически не лесостепь, а предгорная подтайга – первая ступень высотной поясности [44].

Северо-восток Обь-Иртышского междуречья (в пределах юга Васюганской равнины и севера Барабинской низменности) испытывает интенсивное грунтовое переувлажнение [45], что проявляется в формировании перегноино-глеевых почв даже на междуречьях. Восточнее от него перегноино-глеевые почвы занимают преимущественно подчиненное положение в рельефе, но с признаками засоления и солонцеватости. Несмотря на большую глубину залегания грунтовых вод, почвы юго-западной части лесостепи Западной Сибири также переувлажнены, что проявляется в наличии перегноино-глеевых почв в понижениях рельефа.

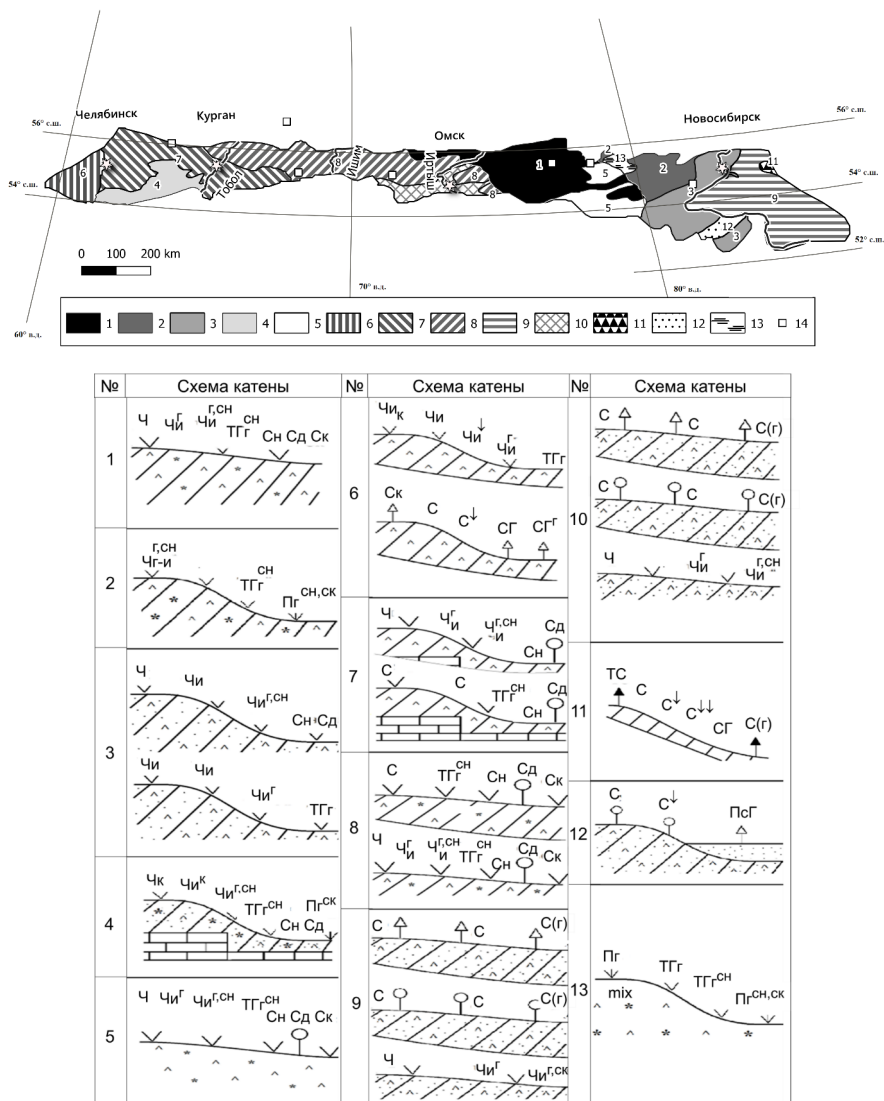


Рис. 1. Карта катен (1–13). 14 – местоположение ключевых участков (см. табл. 1 и 5 в Приложении 1). Почвы: Ч – чернозем, Чи – чернозем глинисто-иллювиальный, Чи^г – чернозем глинисто-иллювиальный глееватый, С – серая, ТС – темно-серая, ТГ_г – темно-гумусово-глеевая, СГ – серогумусовая и темногумусовая, П_г – перегнойно-глеевая, Сд – солодь темногумусовая и дерново-солодь, Сн – солонец, Ск – солончак, ПсГ – псаммозем гумусовый (боровые пески). Дополнительные почвенные характеристики: ↓ – смелость; сн – солонцеватость, ск – солончаковатость. Почвообразующие породы: □ – различный гранулометрический состав, // – глины и тяжелые суглинки, / / / – средние и легкие суглинки, * – супеси и пески, ^ – (высоко) карбонатные, * – заглинованные и засоленные. Растительность: ✓ – разнотравно-злаковые степи, ○ – берзовые, осиново-берзовые подтаежные леса (*Betula pendula*, *Populus tremula*), △ – сосновые подтаежные леса (*Pinus sylvestris*), ↑ – таежные леса с высокотравьем (*Abies sibirica*, *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*), ∨ – болотная растительность

[Fig. 1. Catena (1-13) map. 14 - key areas (see table 1 and table 5 in the Supplement 1). Soils: Ч - Chernozems, Ч_л - Luvic Chernozems, Ч_л^г - Luvic Gleyic Chernozems, С - Luvic Phaeozem, ТС - Phaeozem, ТГ_г - Gleyic Phaeozem, СГ - Umbrisols, П_г - Gleysols, Сд - Humic Planosols, Сн - Solonetz, Ск - Solonchaks, ПсГ - Psammozems. Additional soil characteristics: ↓ - washed away; сн - solonetzity, ск - solonchakity. Parent material: □ - different texture, ▨ - clay, ▩ - loam, ▩ - sand, ^ - carbonated, * - containing gypsum and salts. Vegetation: √ - herb-grass steppes, ♀ - birch, aspen-birch subtaiga forests (*Betula pendula*, *Populus tremula*), ⬆ - pine subtaiga forests (*Pinus sylvestris*), ⬆ - taiga forests with tall grasses (*Abies sibirica*, *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*), √ - swamp vegetation]

Наименее контрастные катены характерны для крайних восточных и западных территорий западносибирской лесостепи – кряжей и денудационных равнин. Также к ним можно отнести и катены наклонных и субгоризонтальных пластово-аккумулятивных равнин (северо-восток рассматриваемой территории).

Механизмы эолового переноса проявляются очагово – в местах распространения псаммоземов гумусовых (боровых песков): на юго-востоке (древние террасы на правобережье Оби между Бийском и Барнаулом) и фрагментарно – в центральной части лесостепи Западной Сибири.

В каждом округе имеются неполные катены, как и в классификациях [7, 11]. Среди 38 выделенных катен всего 3 повторяются в пространстве. Две приурочены к пескам и супесям, третья – к высококарбонатным легким и средним суглинкам. Такая конвергенция связана с очень легким гранулометрическим составом, определяющим высокую водопроницаемость грунтов, преобладание радиальной миграции [26], отсутствие застоя влаги и, соответственно, низкое разнообразие почв ввиду невыраженного гидроморфизма в подчиненных участках катен. В третьей паре, в отличие от других катен на эоловых легких и средних лёссах, отсутствуют сильногидроморфные звенья. Так, подчиненные позиции катен занимают черноземы глинисто-иллювиальные глееватые, поэтому можно предположить, что причина сходства состоит в отсутствии в рельефе выраженных отрицательных форм – западин и замкнутых озерных впадин, где могли бы протекать интенсивное глееобразование или аккумуляция солей.

На равнинной части западносибирской лесостепи [35] преобладают разнотравно-злаковые сообщества на серых почвах и черноземах (23 катены из 38). Тем не менее во многих катенах ступенчатых равнин присутствуют осиново-березовые леса (колки) на солодах в понижениях рельефа. На отдельных катенах с серыми почвами также произрастают сосновые и осиново-березовые леса. При этом последняя группа катен отмечена на крайнем западе, где распространены делювиальные отложения, и восточнее Оби. Сосновые леса характерны для катен в северной части лесостепи. Одновременно оба типа сообществ (осиново-березовые и сосновые леса) слагают катены с псаммоземами центральной части западносибирской лесостепи. Наименьшие территории (на крайнем северо-востоке) занимают подтаежные сосновые леса с высокотравьем, приуроченные к катенам с серыми почвами. Таким образом, состав растительности и почв очень тесно коррелирует друг с другом: только 3 пары катен с одинаковым набором почв отличаются по составу растительности.

Заключение

Классификации катен прошли путь от концептуальных представлений о глобальных особенностях миграции веществ к сложным региональным обобщениям с комплексным подходом. Тем не менее узкоспециализированные классификации остаются все также актуальными и востребованными.

В лесостепи Западной Сибири выделено 38 вариантов ландшафтных катен, отличающихся по литологическому составу пород, строению рельефа, растительного и почвенного покрова. На доминирующих лёссовых равнинах распространены катены с черноземами под луговой растительностью и серыми почвами под лиственными (березняками или липняками) лесами. Нижние звенья катен с черноземами в автономных позициях за счет интенсивного грунтового переувлажнения на востоке Обь-Иртышского междуречья включают засоленные перегнойно-глеевые почвы, а на юго-западе западносибирской лесостепи – почвы без признаков солончаковатости. К востоку от этих лёссовых равнин и вплоть до Оби уменьшается число катен с серыми почвами на автономных позициях. Восточная часть западносибирской лесостепи (восток Иртыш-Обского междуречья с черноземами) подвержена более интенсивному грунтовому переувлажнению. К западу и востоку от лёссовых равнин отчетлив тренд рассоления почв, проявляющийся в уменьшении встречаемости солончаков в подчиненных позициях рельефа через почвы с признаками солончаковатости и солонцеватости до полного исчезновения таковых в пограничных возвышенных регионах.

Приложения 1 и 2 к данной статье доступны по ссылке <https://doi.org/10.17223/19988591/70/1>

Список источников

1. Глазовская М.А., Касимов Н.С., Теплицкая Т.А., Авессаломова И.А., Алексеева Т.А., Батоян В.В., Белякова Т.М., Гаврилова И.П., Глазовский Н.Ф., Гунин П.Д., Гусейнов А.М., Козин И.С., Кулешова Н.А., Никифорова Е.М., Перельман А.И., Побединцева И.Г., Проскуряков Ю.В., Самонова О.А., Солнцева Н.П., Учватов В.П. Ландшафтно-геохимические основы фоновоего мониторинга природной среды. М.: Недра, 1989. 263 с.
2. Касимов Н.С., Герасимова М.И., Богданова М.Д., Гаврилова И.П. Ландшафтно-геохимические катены: концепция и картографирование // Геохимия ландшафтов и география почв. К 100-летию Марии Альфредовны Глазовской. М.: АПР, 2012. С. 59–81.
3. Касимов Н.С., Геннадиев А.Н. Геохимия ландшафтов и география почв: основные концепции и подходы // Вестник Московского университета. География. 2005. № 2. С. 10–17.
4. Milne G. Normal erosion as a factor in soil profile development // Nature. 1936. Vol. 138. PP. 548–549.
5. Неуструевъ С.С. О почвенныхъ комбинаціяхъ равнинныхъ и горныхъ странъ // Почвовѣдѣніе. 1925. № 1. С. 62–73.
6. Sommer M., Schlichting E. Archetypes of catenas in respect to matter – A concept for structuring and grouping catenas // Geoderma. 1997. Vol. 76. PP. 1–33.

7. Урусевская И.С. Почвенные катены Нечерноземной зоны РСФСР // Почвоведение. 1990. № 9. С. 12–28.
8. Глазовская М.А. Типы почвенно-геохимических сопряжений // Вестник Московского университета. География. 1969. № 5. С. 3–12
9. Николаев В.А. Классификация и мелкомасштабное картографирование ландшафтов. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1978. 62 с.
10. Богданова М.Д. Методология мелкомасштабного почвенно-геохимического картографирования : дис. ... канд. геогр. наук. М. : МГУ, 2004. 157 с.
11. Семенов И.Н., Усачева А.А., Мирошников А.Ю. Распределение цезия-137 глобальных выпадений в таёжных и тундровых катенах бассейна реки Обь // Геология рудных месторождений. 2015. Т. 57, № 2. С. 154–173. doi: 10.7868/S0016777015010050
12. Ильин В.Б., Сысо А.И., Байдина Н.Л., Конарбаева Г.А., Черевко А.С. Фоновое количество тяжелых металлов в почвах юга Западной Сибири // Почвоведение. 2003. № 5. С. 550–556.
13. Семенов И.Н., Мирошников А.Ю. Количественная оценка выноса радиоцезия глобальных выпадений из ландшафтов водосборного бассейна Оби // Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. Геоэкология. 2014. № 3. С. 215–223.
14. Semenov I.N., Koroleva T.V. The spatial distribution of fractions and the total content of 24 chemical elements in soil catenas within a small gully's catchment area in the Trans Urals, Russia // Applied Geochemistry. 2019. Vol. 106. PP. 1–6.
15. Semenov I.N., Yakushev A.I. Dataset on heavy metal content in background soils of the three gully catchments at Western Siberia // Data in Brief. 2019. Vol. 26. doi: 10.1016/j.dib.2019.104496
16. Сапрыкин О.И., Смоленцев Б.А., Соколова Н.А. Микрозападины в структуре почвенного покрова лесостепной зоны юго-восточной части Западной Сибири // Сборник материалов Всероссийской научной конференции к 110-летию Р.В. Ковалева. Почвенные ресурсы Сибири: вызовы XXI века. Томск : Издательский Дом Томского государственного университета, 2017. С. 125–129.
17. Капитальчук И.П., Шешнищан Т.Л., Шешнищан С.С., Капитальчук М.В. Миграция марганца, цинка, меди и молибдена в ландшафтно-геохимических катенах долины Нижнего Днестра // Юг России: экология, развитие. 2018. Т. 13, № 2. С. 96–112. doi: 10.18470/1992-1098-2018-2-96-112
18. Касимов Н.С., Самонова О.А., Асеева Е.Н. Фоновая почвенно-геохимическая структура лесостепи Приволжской возвышенности // Почвоведение. 1992. № 8. С. 5–22.
19. Касимов Н.С., Геннадиев А.Н., Лычагин М.Ю. Фоновая геохимическая дифференциация ландшафтов и мониторинг природной среды // Мониторинг фонового загрязнения природной среды. Л. : Гидрометеиздат, 1989. Т. 5. С. 162–179.
20. Щеглов Д.И., Горбунова Н.С., Семенова Л.А., Хатунцева О.А. Микроэлементы в почвах сопряженных ландшафтов Каменной степи различной степени гидроморфизма // Почвоведение. 2013. № 3. С. 282–290. doi: 10.7868/S0032180X1303009X
21. Lisetskii F.N., Pichura V.I. Catena linking of landscape-geochemical processes and reconstruction of pedosedimentogenesis: A case study of defensive constructions of the mid-17th century, South Russia // Catena. 2020. Vol. 187. doi: 10.1016/j.catena.2019.104300
22. Джеррард А.Дж. Почвы и формы рельефа. Комплексное геоморфолого-почвенное исследование. Л. : Недра, 1984. 207 с.
23. Касимов Н.С., Самонова О.А. Ландшафтно-геохимические системы и процессы // География, общество, окружающая среда. М. : Городец, 2004. Т. II. С. 479–551.
24. Касимов Н.С., Перельман А.И. О геохимии почв // Почвоведение. 1992. № 2. С. 9–25.
25. Геннадиев А.Н., Жидкин А.П. Типизация склоновых сопряжений почв по количественным проявлениям смыва-намыва вещества // Почвоведение. 2012. № 1. С. 21–31.

26. Ландшафтно-геохимическая карта России. Масштаб: 1 : 15 000 000 // Национальный атлас России. М. : Федеральное агентство геодезии и картографии России, 2008. С. 406–408.
27. Волков И.А. Ишимская степь (рельеф и покровные лессовидные отложения). Новосибирск : СО АН СССР, 1965. 77 с.
28. Сеньков А.А., Попов В.В. Генезис солевого профиля солонцовых почв юга Ишимской равнины // Вестник Новосибирского государственного аграрного университета. 2017. № 1. С. 107–115.
29. Панкова Е.И., Воробьева Л.А., Гаджиев И.М., Горохова И.Н., Елизарова Т.Н., Королук Т.В., Лопатовская О.Г., Новикова А.Ф., Решетов Г.Г., Скрипникова М.И., Славный Ю.А., Черноусенко Г.И., Ямнова И.А. Засоленные почвы России. М. : ИКЦ «Академкнига», 2006. 854 с.
30. Попов В.В., Семендяева Н.В. Состав почвенных растворов, засоленных агроландшафтов центральной лесостепи Ишимской равнины // Сборник трудов научно-практической конференции преподавателей, аспирантов, магистрантов и студентов. Новосибирск : ГАУ «Актуальные проблемы агропромышленного комплекса», 2019. С. 56–58.
31. Семендяева Н.В. Состояние почвенного покрова Новосибирской области, его настоящее и будущее // Инновации и продовольственная безопасность. 2013. № 1 (1). С. 143–149.
32. Геоморфологическая карта СССР. Масштаб: 1 : 16 000 000 // Атлас СССР. М. : Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР, 1983. С. 94–95.
33. Гипсометрическая карта РФ. Масштаб: 1 : 15 000 000 // Национальный атлас России. М. : Федеральное агентство геодезии и картографии России, 2008. С. 112–113.
34. Почвенная карта РСФСР. Масштаб 1 : 2 500 000. М. : ГУГК, 1988. 16 л.
35. Карта растительности России. Масштаб: 1 : 15 000 000 // Национальный атлас России. Т. 2. Природа. Экология. М. : Федеральное агентство геодезии и картографии России, 2008. С. 328–329.
36. Елизарова Т.Н., Казанцев В.А., Магаева Л.А., Устинов М.Т. Эколого-мелиоративный потенциал почвенного покрова Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1999. 240 с.
37. Атлас Тюменской области. Москва; Тюмень : ГУГК, 1971. Вып. I: Вводный раздел; природные условия. 181 с.
38. Алтайский край. Атлас. Барнаул : ГУГК, 1980. Т. 2. 235 с.
39. Атлас Омской области. М. : Роскартография, 1996. 56 с.
40. Семенков И.Н., Касимов Н.С., Терская Е.В. Латеральная дифференциация форм соединений металлов в почвенных суглинистых катенах центра Западно-Сибирской равнины // Вестник Московского университета. География. 2019. № 3. С. 25–37.
41. Лаверов Н.П., Величкин В.И., Мирошников А.Ю., Асадулин Э.Э., Семенков И.Н. Оценка плотности глобальных выпадений цезия-137 по данным его содержания в закрытых геохимических аренах юга Западной Сибири // Доклады Академии наук. 2016. Т. 468, № 3. С. 328–331.
42. Добровольский Г.В., Урусовская И.С. Карта почвенно-географического районирования СССР. Масштаб: 1 : 8 000 000. М. : ГУГК, 1986.
43. Мильков Ф.Н. Природные зоны СССР. М. : Мысль, 1977. 296 с.
44. Лойко С.В., Герасько Л.И. Факторы дифференциации и компонентный состав почвенного покрова таежных экосистем Томь-Яйского междуречья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 1 (5). С. 63–70.
45. Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Т. 1: Биогеоценозы и их компоненты. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 1974. 315 с.

References

1. Glazovskaya MA, Kasimov NS, Teplitskaya TA, Avsalomova IA, Alekseeva TA, Batoyan VV, Belyakova TM, Gavrilova IP, Glazovsky NF, Gunin PD, Guseinov AM, Kozin IS, Kuleshova NA, Nikiforova EM, Perelman AI, Pobedintseva IG, Proskuryakov YuV, Samonova OA, Solntseva NP, Uchvatov VP. Landshaftno-geohimicheskie osnovy fonovogo monitoringa prirodnoj sredy [Landscape-geochemical foundations of background monitoring of the natural environment]. Moscow: Nedra; 1989. 263 p. In Russian
2. Kasimov NS, Gerasimova MI, Bogdanova MD, Gavrilova IP. Landshaftno-geohimicheskie kateny: koncepcija i kartografirovanie [Landscape-geochemical catenas: concept and mapping]. In: *Geohimija landshaftov i geografija pochv. K 100-letiju MA Glazovskoj* [Geochemistry of landscapes and soil geography. To the 100th anniversary of MA Glazovskaya]. Moscow: APR; 2012. pp. 59-81. In Russian
3. Kasimov NS, Gennadiev AN. Geohimija landshaftov i geografija pochv: osnovnye koncepcii i podhody [Landscape geochemistry and soil geography: Main concepts and approaches]. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Geografija*. 2005;2:10-17. In Russian
4. Milne G. Normal erosion as a factor in soil profile development. *Nature*. 1936;138:548-549.
5. Neustruev SS. O pochvennyh kombinatsiyah ravninnyh i gornyh stran [Sur les combinaisons des sol dans les plaines et dans les pays montagneux]. *La Pedologie*. 1915;1:62-73. In Russian
6. Sommer M, Schlichting E. Archetypes of catenas in respect to matter—a concept for structuring and grouping catenas. *Geoderma*. 1997;76:1-33.
7. Urusevskaya IS. Pochvennye kateny Nechernozemnoj zony RSFSR [Soil catenas of the Non-Chernozem Zone of the RSFSR]. *Pochvovedenie*. 1990;9:12-28. In Russian
8. Glazovskaya MA. Tipy pochvenno-geohimicheskikh sopryazhenij [Types of soil-geochemical interfaces]. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Geografija*. 1969;5:3-12. In Russian
9. Nikolaev VA. Klassifikacija i melkomasshtabnoe kartografirovanie landshaftov [Classification and small-scale mapping of landscapes]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1978. 62 p. In Russian
10. Bogdanova MD. *Metodologija melkomasshtabnogo pochvenno-geohimicheskogo kartografirovaniya* [Methodology of small-scale soil-geochemical mapping] [CandSci. Dissertation, Geography]. Moscow: Moscow State University Publ.; 2004. 157 p. In Russian
11. Semenov IN, Usacheva AA, Miroshnikov AYU. Distribution of global fallouts cesium-137 in taiga and tundra catenae at the Ob River basin. *Geology of Ore Deposits*. 2015;57(2):138-155. doi: 10.1134/S1075701515010055
12. Il'in VB, Syso AI, Baidina NL, Konarbaeva GA, Cherevko AS. Background concentrations of heavy metals in soils of southern Western Siberia. *Eurasian Soil Science*. 2003;36(5):494-500.
13. Semenov IN, Miroshnikov AYU. Evaluating the runoff of global fallout cesium-137 from landscapes of the Ob River Basin. *Water Resources*. 2015;42(7):889-896. doi: 10.1134/S0097807815070118
14. Semenov IN, Koroleva TV. The spatial distribution of fractions and the total content of 24 chemical elements in soil catenas within a small gully's catchment area in the Trans Urals, Russia. *Applied Geochemistry*. 2019;106:1-6.
15. Semenov IN, Yakushev AI. Dataset on heavy metal content in background soils of the three gully catchments at Western Siberia. *Data in Brief*. 2019;26:104496. doi: 10.1016/j.dib.2019.104496
16. Saprykin OI, Smolentsev BA, Sokolova NA. Mikrozapadiny v strukture pochvennogo pokrova lesostepnoj zony jugo-vostochnoj chasti Zapadnoj Sibiri [Microdepressions in the structure of the soil cover of the forest-steppe zone in the southeastern part of West-

- ern Siberia]. In: *Sbornik materialov Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii k 110-letiyu R.V. Kovaleva Pochvennie resursy Sibiri: vizovi XXI veka*. [Collection of materials of the All-Russian scientific conference for the 110th anniversary of R.V. Kovalev Soil resources of Siberia: challenges of the 21st century]. Tomsk: Publishing House of Tomsk State University; 2017. pp. 125-129. In Russian
17. Kapitalchuk IP, Sheshnitsan TL, Sheshnitsan SS, Kapitalchuk MV. Migracija manganca, cinka, medi i molibdena v landshaftno-geohimicheskikh katenah doliny Nizhnego Dnestra [Migration of manganese, zinc, copper and molybdenum in the landscape-geochemical catenas of the Lower Dniester valley]. *South of Russia: Ecology, Development*. 2018;13(2):96-112. doi: 10.18470/1992-1098-2018-2-96-112. In Russian
18. Kasimov NS, Samonova OA, Aseeva EN. Fonovaja pochvenno-geohimicheskaja struktura lesostepi Privolzhskoj vozvysshennosti [Background soil-geochemical structure of the forest-steppe of the Volga Upland]. *Pochvovedenie*. 1992;8:5-22. In Russian
19. Kasimov NS, Gennadiev AN, Lychagin MYu. Fonovaja geohimicheskaja differenciacija landshaftov i monitoring prirodnoj sredy [Background geochemical differentiation of landscapes and monitoring of the natural environment]. *Monitoring Fonovogo Zagrjaznenija Prirodnoj Sredy*. 1989;5:162-179. In Russian
20. Shcheglov DI, Gorbunova NS, Semenova LA, Khatuntseva OA. Microelements in soils of conjugated landscapes with different degrees of hydromorphism in the Kamennaya steppe. *Eurasian Soil Science*. 2013;469:33-44. doi: 10.1134/S1064229316010051
21. Lisetskii FN, Pichura VI. Catena linking of landscape-geochemical processes and reconstruction of pedosedimentogenesis: A case study of defensive constructions of the mid-17th century, South Russia. *Catena*. 2020;187:104300. doi: 10.1016/j.catena.2019.104300
22. Gerrard AJ. Soils and landforms. An integration of geomorphology and pedology. London, Boston, Sydney: George Allen & Unwin; 1981. 219 p.
23. Kasimov NS, Samonova OA. Landshaftno-geohimicheskie sistemy i processy [Landscape-geochemical systems and processes]. In: *Geography, society, environment*. Vol. II. Moscow: Gorodets; 2004. pp. 479-551. In Russian
24. Kasimov NS, Perel'man AI. O geohimii pochv [On the geochemistry of soils]. *Pochvovedenie*. 1992;2:9-25. In Russian
25. Gennadiev AN, Zhidkin AP. Typification of soil catenas on slopes from the quantitative manifestations of the accumulation and loss of soil material. *Eurasian Soil Science*. 2012;45:12-21. doi: 10.1134/S1064229312010036
26. Landshaftno-geohimicheskaja karta Rossii. Masshtab: 1:15 000 000 [Landscape-geochemical map of Russia. Scale: 1:15 000 000]. In: *Nacional'nyj atlas Rossii* [National Atlas of Russia]. Moscow: Federal Agency of Geodesy and Cartography of Russia; 2008. pp. 406-408. In Russian
27. Volkov IA. Ishimskaja step' (rel'ef i pokrovnye lessovidnye otlozhenija) [Ishim steppe (relief and cover loess-like deposits)]. Novosibirsk: SO AN USSR; 1965. 77 p. In Russian
28. Senkov AA, Popov VV. Genezis solevogo profilja soloncovykh pochv juga Ishimskoj ravniny [Genesis of the salt profile of solonchic soils in the south of the Ishim Plain]. *Bulletin of the Novosibirsk State Agrarian University*. 2017;1:107-115. In Russian
29. Pankova EI, Vorobyova LA, Gadzhiev IM, Gorokhova IN, Elizarova TN, Korolyuk TV, Lopatovskaya OG, Novikova AF, Reshetov GG, Skripnikova MI, Slavny YuA, Chernousenko GI, Yamnova IA. Zasolennye pochvy Rossii [Saline soils of Russia]. Moscow: ICC "Akademkniga"; 2006. 854 p. In Russian
30. Popov VV, Semendyaeva NV. Sostav pochvennykh rastvorov zasoljonnykh agrolandshaftov central'noj lesostepi Ishimskoj ravniny [Composition of soil solutions of saline agricultural landscapes in the central forest-steppe of the Ishim Plain]. In: *Sbornik trudov nauchno-prakticheskoy konferencii prepodavatelej, aspirantov, magistrantov i studentov*

- Novosibirskogo GAU "Aktual'nye problemy agropromyshlennogo kompleksa"* [Collection of proceedings of the scientific and practical conference of teachers, graduate students, undergraduates and students of the Novosibirsk State Agrarian University "Current problems of the agro-industrial complex"]. Novosibirsk: Novosibirsk State Agrarian University; 2019. pp. 56-58. In Russian
31. Semendyaeva NV. Sostojanie pochvennogo pokrova Novosibirskoj oblasti, ego nastojashhee i budushhee [The state of the soil cover of the Novosibirsk region, its present and future]. *Innovations and food security*. 2013;1(1):143-149. In Russian
 32. Geomorfologicheskaja karta SSSR. Masshtab: 1 : 16 000 000. Atlas SSSR [Geomorphological map of the USSR. Scale: 1 : 16 000 000. Atlas of the USSR]. Moscow: Main Directorate of Geodesy and Cartography under the Council of Ministers of the USSR; 1983. pp. 94-95. In Russian
 33. Gipsometricheskaja karta RF. Masshtab: 1 : 15 000 000 [Hypsometric map of the Russian Federation. Scale: 1 : 15 000 000]. In: *National Atlas of Russia*. Moscow: Federal Agency of Geodesy and Cartography of Russia; 2008. pp. 112-113. In Russian
 34. Pochvennaja karta RSFSR. Masshtab 1 : 2 500 000 [Soil map of the RSFSR. Scale 1 : 2 500 000]. Moscow: GUGK; 1988. 16 p. In Russian
 35. Karta rastitel'nosti Rossii. Masshtab: 1 : 15 000 000. In: *Nacional'nyj atlas Rossii. Tom 2 "Priroda. Jekologija"* [Map of vegetation of Russia. Scale: 1 : 15 000 000. National Atlas of Russia. Vol. 2 "Nature. Ecology"]. Moscow: Federal Agency of Geodesy and Cartography of Russia; 2008. pp. 328-329. In Russian
 36. Elizarova TN, Kazantsev VA, Magaeva LA, Ustinov MT. Jekologo-meliorativnyj potencial pochvennogo pokrova Zapadnoj Sibiri [Ecological and reclamation potential of the soil cover of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka; 1999. 240 p. In Russian
 37. Atlas Tjumenskoj oblasti. Vyp. I. Vvodnyj razdel; prirodnye uslovija [Atlas of the Tyumen region. Issue. I. Introductory section; natural conditions]. Tyumen: GUGK; 1971. 181 p. In Russian
 38. Altajskij kraj. Atlas [Altai region. Atlas]. Moscow, Barnaul: GUGK; 1980. Vol. 2. 235 p. In Russian
 39. Atlas Omskoj oblasti [Atlas of the Omsk region]. Moscow: Roscartography; 1996. 56 p. In Russian
 40. Semenov IN, Kasimov NS, Terskaya EV. Lateral'naja differenciacija form soedinenij metallov v pochvennyh suglinistyh katenah centra Zapadno-Sibirskoj ravniny [Lateral differentiation of metal fractions in loamy soil catenas of the central part of West Siberia Plain]. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Geografija*. 2019;3:25-37. In Russian
 41. Laverov NP, Velichkin VI, Miroshnikov AYu, Asadulin EE, Semenov IN. Estimate of the density of global fallout of cesium-137 according to the data of its content in closed geochemical arenas of Southwestern Siberia. *Doklady Earth Sciences*. 2016;468(3):328-331. doi: 10.1134/S1028334X16050226
 42. Dobrovolsky GV, Urusevskaya IS. Karta pochvenno-geograficheskogo rajonirovanija SSSR [Map of soil-geographical zoning of the USSR]. Moscow: GUGK; 1986. In Russian
 43. Milkov FN. Prirodnye zony SSSR [Natural zones of the USSR]. Moscow: Mysl; 1977. 296 p. In Russian
 44. Loilo SV, Gerasko LI. Faktory differenciacii i komponentnyj sostav pochvennogo pokrova taezhnyh ekosistem Tom'-Yajskogo mezhdurech'ja [Factors of differentiation and composition of the soil cover of the taiga ecosystems of the Tom-Yya interfluve]. *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta, Biologiya*. 2009;1(5):63-70. In Russian
 45. Struktura, funkcionirovanie i jevoljucija sistemy biogeocenozev Baraby. Vol. 1. Biogeocenozy i ih komponenty [Structure, functioning and evolution of the Baraba biogeocenosis system. Vol. 1. Biogeocenoses and their components]. Novosibirsk: Publishing House SB RAS; 1974. 315 p. In Russian

Информация об авторах:

Семенов Иван Николаевич, канд. геогр. наук, с.н.с. кафедры геохимии ландшафтов и географии почв географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия).

E-mail: semenkov@geogr.msu.ru

Николаев Егор Дмитриевич, техник кафедры геохимии ландшафтов и географии почв географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия).

E-mail: alkan001@mail.ru

Енчилик Полина Романовна, канд. геогр. наук, м.н.с. кафедры геохимии ландшафтов и географии почв географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия).

E-mail: polimail@inbox.ru

Конюшкова Мария Валерьевна, канд. с.-х. наук, с.н.с. кафедры географии почв факультета почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия).

E-mail: mkon@inbox.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Ivan N. Semenov, Cand. Sci. (Geogr.), senior researcher, Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russian Federation).

E-mail: semenkov@geogr.msu.ru

Egor D. Nikolaev, technician, Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russian Federation).

E-mail: alkan001@mail.ru

Polina R. Enchilik, Cand. Sci. (Geogr.), junior researcher, Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russian Federation).

E-mail: polimail@inbox.ru

Maria V. Konyushkova, Cand. Sci. (Agriculture), senior researcher, Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russian Federation).

E-mail: mkon@inbox.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 25.05.2023;
одобрена после рецензирования 17.06.2023; принята к публикации 20.05.2025*

*The article was submitted 25.05.2023;
approved after reviewing 17.06.2023; accepted for publication 20.05.2025*

Научная статья

УДК 631.618

doi: 10.17223/19988591/70/2

Содержание и структура запасов углерода в углесодержащих почвах техногенных ландшафтов (на примере Горловского антрацитового месторождения)

Денис Александрович Соколов¹, Евгения Александровна Гуркова²

^{1, 2} *Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, Новосибирск, Россия*

¹ *sokolovdenis@issa-siberia.ru*

² *gurkova@issa-siberia.ru*

Аннотация. Выполнена оценка содержания углерода и запасов углерода в эмбриоземах (Hyperskeletal Spolic Technosol) отвалов Горловского антрацитового месторождения (Новосибирская область). Для почв разных стадий эволюции, возраста и положения в рельефе выявлены соотношения содержания и запасов углерода крупных корней ($C_{\text{ккорн}}$), крупнообломочных ($C_{\text{уг}}$) и дисперсных включений угля ($C_{\text{лит}}$), педогенного ($C_{\text{пед}}$) и неспецифического органического вещества ($C_{\text{несп}}$), а также углерода карбонатов ($C_{\text{неорг}}$). Показано, что основная часть углерода почв приходится на $C_{\text{уг}}$. Второе место как по содержанию, так и по запасам приходится на $C_{\text{лит}}$ и $C_{\text{несп}}$. По мере развития почв доля $C_{\text{уг}}$ и $C_{\text{лит}}$ уменьшается, в то время как содержание и запасы $C_{\text{несп}}$, $C_{\text{пед}}$ и $C_{\text{ккорн}}$ увеличиваются. Наиболее выражено это под травянистой растительностью на выровненных горизонтальных и особенно участках, сформированных рыхлыми осадочными породами. В почвах под лесной растительностью наблюдается сохранение систем органических веществ, характерных для начальных стадий почвообразования. В эмбриоземах техногенных ландшафтов вместе с секвестрацией органического углерода происходит также закрепление углерода в виде карбонатных натечков на поверхности камней. Общим для всех исследуемых почв отвалов антрацитовых месторождений является тот факт, что доля углерода, определяемого традиционным методом бихроматного окисления ($C_{\text{пед}}$), не превышает 7% в структуре общих запасов, что необходимо учитывать при оценке углеродного следа угледобычи.

Ключевые слова: эмбриоземы, углерод органических соединений почв, неорганический углерод, литогенное органическое вещество, педогенный углерод, секвестрация углерода, Hyperskeletal Spolic Technosol

Источник финансирования: отбор проб почв, оценка содержания углерода различных пулов и интерпретация полученных данных выполнены при поддержке Российского научного фонда (проект № 23-24-00116), определение основных физических свойств почв выполнено в рамках проекта государственного задания ИПА СО РАН.

Для цитирования: Соколов Д.А., Гуркова Е.А. Содержание и структура запасов углерода в углесодержащих почвах техногенных ландшафтов (на примере Горловского антрацитового месторождения) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 70. С. 26–52. doi: 10.17223/19988591/70/2

Original article

doi: 10.17223/19988591/70/2

Content and structure of carbon stocks in coal-containing soils of technogenic landscapes: a case study from the Gorlovskoe anthracite deposit

Denis A. Sokolov¹, Evgeniya A. Gurkova²

^{1, 2} *Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS, Novosibirsk, Russian Federation*

¹ *sokolovdenis@issa-siberia.ru*

² *gurkova@issa-siberia.ru*

Summary. The estimation of organic matter stocks in technogenic soils is a topic of active discussion. The significance of studying the carbon balance in natural landscapes is underscored by large-scale projects; however, there is an increasing acknowledgment of the necessity to incorporate technogenically altered areas into climate research. This need arises not only from their heightened emissions of greenhouse gases but also from their potential for long-term carbon sequestration through the implementation of advanced reclamation technologies. The aim of this study is to evaluate the carbon content, total stocks, and stock structure in coal-enriched soils found in the spoil heaps of coal mining enterprises.

The objects of the study were the technogenic soils from the external transport spoil heaps of the Gorlovka coal deposit in Novosibirsk Oblast. The research was conducted in 2023 across ten representative sites of dumps with varying ages, heterogeneous relief conditions, rock types, vegetation, and soil characteristics (*see Table 1*). Soil samples were collected from layers at depths of 0-5, 5-10, and 10-20 cm. A single sample was obtained from the 0-20 cm layer of initial embryozems at dump sites less than four years old. In the laboratory, the samples were air-dried at room temperature. Subsequently, all samples were sieved through standard sieves for fractions of 1-3, 3-5, 5-10, and >10 mm. Coal particles and large roots (remaining on sieves > 1 mm) were manually selected from separated sieved samples of each fraction and weighed. The total carbon content, the carbon content in coal particles, and the carbon content of large roots were determined using an automatic Perkin CHN analyzer, the 2400 Series II. The inorganic carbon content was measured using the manometric method for the fine fraction and the gravimetric method for the stony fraction. The proportions of organic carbon pools were established using oxidative fractionation. One soil sample, after the manual removal of small roots, was subjected to oxidation using potassium bichromate, following Tyurin's method. The resulting data were attributed to the pool of pedogenic carbon. A second portion of the same sample was oxidized in a muffle furnace at a temperature exceeding 525°C, employing the dry combustion method. The organic matter that remained unoxidized at this temperature contains lithogenic carbon, represented by inclusions of unoxidized anthracite. At this temperature, a portion of carbonaceous particles, along with products of their transformation, small roots, and other organic matter of biogenic origin, is combusted. Consequently, the values obtained for losses during calcination, accounting for losses of hygroscopic moisture, were multiplied by a coefficient of 0.58. After deducting pedogenic carbon, these values were accepted as the carbon content of non-specific organic matter. The total carbon content is calculated as the sum of the various pools (*see Fig. 1*). Carbon stocks by pools were estimated while considering soil density.

The studied soils are characterized by high rockiness and density (*see Table 2*), which significantly influences the content of carbon pools and the structure of their stocks. The total carbon content ranges from 0.6% to 27.1% (*see Table 3*). Similar to other properties, this carbon content is not evenly distributed across different sites or within the vertical profile of the soils. In sites with organo-accumulative embryozems on aged dumps, the minimum total carbon content is observed under herbaceous communities (up to 10%), while it increases to 27.1% in the 0-5 cm layer beneath forest plant communities. A substantial portion of the total carbon content in embryozems on coal-containing substrates is derived from coal particles (*see Table 3*). The highest concentrations are found in initial embryozems (site 2IE_y) and organo-accumulative embryozems (sites 7-8OAE_p) that have developed under forest plant communities.

During field observations, it was noted that the fine fraction exhibited no significant reaction to the application of 10% HCl. However, accumulations of secondary carbonates, in the form of cutans and clusters of crystals, were observed on the surfaces of stony inclusions, both on the soil surface and within the profile (*see Fig. 2*). Additionally, it was determined that the contribution of pedogenic carbon to the total carbon content of embryozems is minimal, ranging from 0.01% to 1.0% (*see Table 3*). The maximum concentration of pedogenic carbon is found in sites with hilly microrelief in organo-accumulative embryozems enriched with coal inclusions. This phenomenon can be attributed to several factors, including the presence of numerous weathered carbonaceous inclusions and the accumulation of organic matter in the depressions between hillocks. The carbon content of non-specific organic matter ranges from 0.12% to 6.34%. The distribution of this organic matter in soils, both spatially and vertically, is highly heterogeneous and lacks distinct regularities. The predominance of non-specific organic matter carbon content over pedogenic carbon has been observed, primarily due to the low content of the physical clay fraction in embryozems (*see Table 3*) and the dominance of coarse organic matter accumulation processes (such as plant residues) over humus accumulation. This combination is not conducive to the establishment of organomineral interactions and the formation of proper humus in soils of technogenic landscapes. In general, the soils in designated areas of stony rock dumping exhibit a progression from initial to soddy embryozem, characterized by an increase in the content of pedogenic carbon and non-specific organic matter. This trend is also evident in the pool of carbon from large roots, although its quantity in the studied soils is relatively small (*see Table 3*). The research has shown that the total carbon stocks in the examined embryozems range from 87.5 to 473.9 t/ha (*see Fig. 3*). The largest carbon stocks are found in initial embryozem (1-4IE), while the minimum stocks are present in soddy embryozem (9-10SE) and organo-accumulative embryozems under herbaceous vegetation (5OAE_h). The carbon from coal particles in the stony fraction of the soils predominates in the carbon stock structure of most of the studied soils, accounting for up to 96.7% of the stocks in initial embryozems. The accumulation of lithogenic carbon in horizontal sites (3IE_o and 9SE_h) is associated with the lack of removal of fine coal particles due to slope processes. All of this occurs against the backdrop of uneven coal content in soils, which is influenced by the characteristics of non-standard anthracite in both coal and host seams, as well as the specifics of dump formation. The carbon stocks of organic matter that are less resistant to oxidation - such as pedogenic carbon, carbon from non-specific organic matter, and large roots - tend to increase as a proportion of total stocks in the evolutionary series of soils, ranging from initial to soddy embryozems (*see Fig. 3*). The carbon stocks associated with large roots are characterized as minimal. This is attributed to the high stoniness of the soils and the density of stony detachments (*see Table 2*), which results in a relatively small mass of roots compared to the large mass of stones (*see Table 3*). In the embryozems of anthropogenic landscapes, alongside the sequestration of organic carbon, carbon fixation also occurs in

the form of carbonate deposits on stone surfaces. The stocks of carbonate carbon are characterized by minimal values (*see Table 3*), ranging from 0.2% to 0.5% of total stocks (up to 2 t/ha). A common feature of all investigated soils in anthracite deposit dumps is that the share of carbon determined by the traditional method of bichromate oxidation (pedogenic carbon) does not exceed 7% of the total carbon stocks. This factor should be considered when assessing the carbon footprint of coal mining. To minimize the negative consequences associated with the transformation of coals in coal mining waste dumps and to enhance the carbon sequestration potential of technogenic soils, the surfaces of dumps should be composed of loose sedimentary rocks.

The article contains 3 Figures, 3 Tables, 48 References.

Keywords: embryozem, soil organic carbon, inorganic carbon, lithogenic organic carbon, pedogenic carbon, black carbon, carbon sequestration, Hyperskeletal Spolic Technosol

Fundings: soil sampling, assessment of carbon content of pools and interpretation of the obtained data were carried out with the supported by Russian Scientific Foundation (project No. 23-24-00116), determination of the physical properties of soils was carried out within the framework of the state assignment project of the Institute of Soil Science and Agricultural Chemistry, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences.

For citation: Sokolov DA, Gurkova EA. Content and structure of carbon stocks in coal-containing soils of technogenic landscapes: a case study from the Gorlovskoe anthracite deposit. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;70:26-52. doi: 10.17223/19988591/70/2

Введение

Вопросы, связанные с накоплением органического вещества в почвах, процессами его трансформации и минерализации, всегда занимали и, очевидно, будут занимать ведущие позиции в учении о почвах. И это закономерно, поскольку состояние систем органических веществ отвечает за функции, которые отличают почвы от горных пород и других поверхностных образований естественного или антропогенного происхождения. К этим функциям относятся плодородие, способность почв депонировать химические элементы и выступать в качестве среды обитания для множества организмов, участвовать в геохимических циклах, в том числе большом и малом круговоротах веществ [1].

В последнее время особое внимание почвоведов и специалистов из смежных наук уделяется секвестрации почвами углерода климатически активных газов, что связано с оценкой регулирующей роли почв в глобальном балансе углерода и изменении климата. В России с целью исследования процессов депонирования соединений углерода создана сеть карбоновых полигонов [2], организована национальная система мониторинга климатически активных веществ в атмосфере, а также углеродного баланса природных и антропогенно-измененных экосистем [3], проводятся масштабные исследования по оценке запасов углерода в почвах сельскохозяйственных [4] и лесных угодий [5, 6]. В связи с этим особое внимание стоит уделять землям промышленности. Необходимость их включения в климатические проекты вызвана не только часто повышенной эмиссией парни-

ковых газов с техногенно преобразованных территорий, но и высоким потенциалом техногенных ландшафтов к долгосрочному депонированию углерода, что достигается при реализации высокоэффективных технологий рекультивации [7, 8]. В наибольшей степени внимания заслуживают земли, нарушенные при разработке угольных месторождений. В первую очередь, это продиктовано тем, что угольная промышленность занимает лидирующую позицию по масштабам нарушений. По разным оценкам, только в Сибири суммарная площадь земель, нарушенных добычей и транспортировкой угля, сегодня приближается к 500 тыс. га и продолжает увеличиваться за счет активной разработки новых месторождений в республиках Саха, Хакасии и Туве, в Новосибирской области, а также в пределах Таймырского угольного бассейна [9–14]. Другим важным аспектом, обязывающим уделять повышенное внимание углеродному балансу техногенных экосистем угледобывающих регионов, является состав складировемых на поверхность отходов добычи.

Как известно, специфика почвообразующих пород отвалов угольных месторождений состоит в обогащенности литогенным (геогенным) органическим веществом, представленным включениями угля [15, 16] и керогена [17]. Угли в почвах техногенных ландшафтов в различных условиях способны как сохраниться практически в неизменном виде [18], так и трансформироваться при минерализации [19, 20], а также вовлечении в формирующиеся в почвах системы гумусовых веществ [21, 22]. Результатом всех этих процессов, наряду с эмиссией углекислого газа, может также являться образование ряда органических поллютантов [23, 24].

В настоящее время в научной литературе уделяется достаточного много внимания органическому веществу техногенных почв, в том числе и в вопросах углеродного баланса. Однако низкая точность оценки запасов углерода в углесодержащих почвах не позволяет масштабировать полученные результаты на значительные территории и тем самым использовать их в климатических проектах. Причиной тому служит, во-первых, высокая пространственная неоднородность почвенного покрова, которая в силу хаотичности состава почвообразующих пород [25, 26] в большей степени выражена по сравнению с естественными почвами [27], что усложняет выделение участков для экстраполяции даже в пределах одного почвенного контура. Во-вторых, затруднительность определения содержания педогенного углерода в присутствии включений угля [28, 29] при том, что все существующие методы нацелены на оценку содержания углерода во фракции < 1 мм и не позволяют охватить крупнообломочные фракции почв.

В связи с вышеотмеченным целью настоящей работы стала оценка содержания углерода, его запасов и структуры запасов в углесодержащих почвах на отвалах угледобывающих месторождений. В задачи исследования входили оценка запасов углерода органических соединений не только в мелкозем, но и скелетной части почв, а также исследование содержания и запасов углерода корней и карбонатов.

Материалы и методы

Объекты исследования. Объектами исследования выбраны техногенные почвы внешних транспортных отвалов Горловского месторождения антрацита. Месторождение расположено в юго-восточной части Новосибирской области и находится в пределах Предалтайской лесостепной провинции серых и темно-серых лесных почв и черноземов оподзоленных средне-мощных среднегумусных [30], что свидетельствует о благоприятных климатических условиях для развития аккумулятивно-гумусовых процессов в почвах.

Исследования проводились на участках, дифференцированных по возрасту, рельефу, характеру пород, типам растительности и почв (табл. 1). Субстрат на 9 участках представлен хаотичной смесью различных по размеру обломков вскрышных и вмещающих пород, включающей аргиллиты, алевролиты, песчаники и уголь. На одном из участков поверхность отсыпана безугольными рыхлыми породами, представленными глинами мел-палеогеновой коры выветривания (10ЭД_р). Участки располагаются как на склонах отвалов, так и на спланированных вершинах с выровненным или бугристо-ячеистым микрорельефом. Неоднородность пород, рельефа, а также возраста участков обуславливают дискретность и неоднородность растительного покрова, формирующегося посредством самозарастания. Пионерные растительные группировки характеризуются разреженностью и «очаговостью» с преобладанием куртин донника желтого (*Melilotus officinalis* L.) и синяка обыкновенного (*Échium vulgäre* L.) и тяготеют преимущественно к участкам относительно недавней отсыпки плотных каменных пород (участки 1ЭИ_м, 2ЭИ_м и 3ЭИ_с). Также пионерная травянистая

Таблица 1 [Table 1]

Характеристика объектов исследования
[Research objects characteristics]

Участок [Site number]	Координаты [Coordinates]	Возраст участка, лет [Site age, years]	Рельеф и почвообразующие породы [Relief, parent materials]	Растительность [Plant communities]	Почва (по WRB [31]) [Soils, WRB [31]]
1	2	3	4	5	6
1ЭИ _м [1Е _γ]	N54,571074° E83,610814°	4	Выровненный горизонтальный участок (плотные каменные углистые) [levelled horizontal site, dense rocky coal-bearing material]	Отсутствует [no plant communities]	Эмбриозем инициальный (Hyperskeletal Spolic Technosol (Eutric)) [Initial embryozem]
2ЭИ _м [2Е _γ]	N54,570809° E83,612614°	4	Горизонтальный участок с бугристым микрорельефом (плотные каменные углистые) [horizontal site with hilly microrelief, dense rocky carbonaceous material]		

1	2	3	4	5	6
3ЭИ _с [3IE _с]	N54,566392° E83,601247°	10–15	Выровненный горизонтальный участок (плотные каменистые углистые) [levelled horizontal site, dense rocky coal-bearing material]	Пионерная травянистая (разнотравье с участием сорных видов) [pioneer herbaceous vegetation (forbs including weed species)]	
4ЭИ _с [4IE _с]	N54,568476° E83,614646°	35–40	Южный склон крутизной 25°–30° (плотные каменистые углистые) [south slope of 25°-30°, dense rocky coal-bearing material]		
5ЭОА _т [5OAE _h]	N54,569594° E83,613478°	25–30	Выровненный горизонтальный участок (плотные каменистые углистые) [levelled horizontal site, dense rocky coal-bearing material]	Простая травянистая (разнотравная) [simple herbaceous (cereal-forb)]	Эмбриозем органо- аккумулятивный (Hyperskeletal Spolic Technosol (Eutric, Protofolic)) [Organo- accumulative embryozem]
6ЭОА _д [6OAE _f]	N54,564628° E83,605135°	20–25	Выровненный участок южного склона крутизной 7°–10° (плотные каменистые углистые) [straight site of south slope of 7°-10°, dense rocky carbonaceous material]	Простая древесная (мелколиственно- сосновая) [simple woody communities (small-leaves trees and pines)]	
7ЭОА _д [7OAE _f]	N54,574766° E83,612481°	35–40	Северный склон крутизной 35°–40° (плотные каменистые углистые) [north slope of 25°-30°, dense rocky coal-bearing material]		
8ЭОА _д [8OAE _f]	N54,569026° E83,614797°	35–40	Горизонтальный участок с бугристым микрорельефом (плотные каменистые углистые) [horizontal site with hilly microrelief, dense rocky coal-bearing material]		

1	2	3	4	5	6
9ЭД _п [9SE _h]	N54,569230° E83,612814°	25–30	Выровненный горизонтальный участок (плотные каменные углистые) [levelled horizontal site, dense rocky coal-bearing material]	Сложная травянистая (разнотравно-злаковая) [complex herbaceous vegetation (forb-cereal)]	Эмбриозем дерновый (Hyperskeletal Spolic Technosol (Eutric, Humic)) [Soddy embryozem]
10ЭД _р [10SE _l]	N54,568144° E83,609856°	20–25	Горизонтальный участок с бугристым микрорельефом (рыхлые глинистые безуглистые) [horizontal site with hilly microrelief, loose clay coal-free material]		Эмбриозем дерновый (Spolic Technosol (Clayic, Eutric)) [Soddy embryozem]

Примечание. ЭИ_м – эмбриоземы инициальные на молодых отвалах, ЭИ_с – те же на старых отвалах; ЭОА_т – эмбриоземы органо-аккумулятивные под травянистыми сообществами; ЭОА_д – то же под древесными насаждениями; ЭД_п – эмбриоземы дерновые на плотном каменном субстрате; ЭД_р – то же на рыхлом глинистом субстрате.

[Note. IE_y - initial embryozem on young dumps, IE_o - the same on the old dumps, OAE_h - organo-accumulative embryozem under herbaceous plant communities, OAE_t - the same under woody communities, SE_h - soddy embryozem on dense rocky substrate, SE_l - the same on loose clay substrate].

растительность встречается на южных склонах участков старой отсыпки (более 35 лет) (участок 4ИЭ_с), где в ее состав добавляются икотник серый (*Bertéroa incana* L.) и желтушник левкойный (*Erysimum cheiranthoides* L.) [32]. Площадь проективного покрытия пионерных сообществ составляет 10–15% [32]. Преобладают на таких участках инициальные эмбриоземы. Для них характерны отсутствие оформленных генетических горизонтов [33], сильная каменистость и высокая плотность. Органическое вещество биогенного происхождения присутствует на поверхности в виде дискретного тонкого опада этого года, а также в слое 0–20 см в виде немногочисленных корней и корневых остатков.

На участках отвалов возрастом 20–40 лет (участки 5–8ЭОА) с каменистым углесодержащим субстратом развиваются две группы растительных группировок – травянистые и древесные (см. табл. 1). Травянистые сообщества в основном простые, разнотравные, с преобладанием донника желтого (*M. officinalis* L.), земляники зеленой (*Fragaria viridis* Duch.), отдельными куртинами встречаются ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.) и костер ржаной (*Bromus secalinus* L.), занимают горизонтальные спланированные поверхности (участок 5ЭОА_т) [32]. Древесная растительность распространена на участках с бугристым рельефом и на склонах (6–8ЭОА_д). Здесь произрастают мелколиственно-сосновые леса, состоящие из березы (*Betula pendula* Roth.), осины (*Pópulus trémula* L.) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с разнотравным травянистым и моховым напочвенным покровом. Высота и состав древостоя варьируют в широких пределах в силу неоднородности состава пород, особенностей рельефа и разновозрастности участков. Единичные представители травянистого яруса – донник желтый

(*M. officinalis* L.), ежа сборная (*D. glomerata* L.) и мать-и-мачеха (*Tussilago farfara* L.). Проективное покрытие достигает 80% [32]. Такое сообщество является характерным для отвалов лесостепной зоны Западной Сибири [34]. На рассматриваемых участках в составе почвенного покрова преобладают эмбриоземы органо-аккумулятивные [33]. Их основное отличие – выраженный горизонт накопления слаборазложившегося органического вещества. Горизонт представлен подстилкой из отмерших частей травянистой растительности или древесным опадом. Мощность подстилочного горизонта неоднородна и зависит как от положения в тессере (совокупности приствольного, подкронового и межкroнового пространств), так и от возраста участка и состава древостоя.

Наиболее сложные и развитые растительные сообщества распространены на старых (старше 25 лет) участках отсыпки каменистого (с выровненным рельефом) и рыхлого глинистого (с бугристым рельефом) субстрата. В составе сообществ – наибольшее число видов, максимальная площадь проективного покрытия (до 80–100%), а также ярусная дифференциация. Преобладают злаки: ежа сборная (*D. glomerata* L.), костер ржаной (*B. secalinus* L.), мятлик узколистный (*Poa angustifolia* L.). В формирующемся фитоценозе с корневищными или корнеотпрысковыми растениями с мощной корневой системой более активно происходит освоение внутрипочвенного пространства. В результате этого под сложными растительными группировками формируются дерновые эмбриоземы [33]. В них, наряду с горизонтом подстилки (опада), образуется дерновый горизонт. На рыхлых породах он обильно пронизывает верхнюю часть минеральной толщи корнями травянистых растений (10ЭД_р), на плотных – фрагментарен и заметно дифференцирован от субстрата (9ЭД_п). Таким образом, по причине того, что описываемые сукцессии биоценозов сопровождаются сменой стадий почвообразования, изменением свойств исходного субстрата и параметров микроклимата, исследуемые почвы следует рассматривать в качестве эволюционного ряда ЭИ-ЭОА-ЭД [8].

Согласно коррелятивной системе WRB [33], все изученные эмбриоземы относятся к реферативной группе Technosol (см. табл. 1). В «Классификации и диагностике почв России» наиболее близкими к описываемым почвам являются литостраты, литоземы и петроземы [35]. Более подробно морфологическое строение эмбриоземов приведено в ранее опубликованных работах [33].

Отбор проб на исследуемых участках проводился в июле–августе 2023 г. Учитывая то, что генетические горизонты исследуемых техногенных образований маломощны, а более 90% корней сосредоточено в верхней 20-сантиметровой толще, образцы почв отбирались послойно, с глубин 0–5, 5–10 и 10–20 см. При этом подстилка в исследуемую толщу не включалась. В инициальных эмбриоземах на участках возрастом не более 4 лет по причине слабой переработанности субстрата почвенными, биологическими и процессами выветривания отбирался единый образец для слоя 0–20 см. Из каждого слоя весь вынимаемый субстрат упаковывал-

ся в плотные полиэтиленовые пакеты. В зависимости от степени каменистости почв масса среднего образца составляла от 3 до 10 кг. В лабораторных условиях отобранные образцы сушили на воздухе при комнатной температуре. Затем проводили рассев всех образцов на стандартных ситах по фракциям 1–3, 3–5, 5–10 и > 10 мм. Из отсеянных образцов каждой фракции вручную отбирали и взвешивали углистые частицы и крупные корни (остающиеся на ситах > 1 мм).

Методы исследований. В полевых условиях пенетрометром Wile Soil измеряли твердость эмбриоземов, по значениям которой при помощи функции зависимости [36] определялась плотность почв. Общее содержание углерода ($C_{\text{общ}}$), содержание углерода в углистых частицах ($C_{\text{уг}}$) и углерода крупных корней ($C_{\text{ккорн}}$) устанавливали на автоматическом CHN-анализаторе Perkin Elmer 2400 Series II. Предварительно образцы мелкозема, углистых частиц и корней измельчали в ступке до состояния пудры. Содержание неорганического углерода (карбонатов) ($C_{\text{неорг}}$) определяли согласно ГОСТ 34467-2018 гравиметрическим методом в крупноземе и манометрическим в мелкоземе.

Долю отдельных пулов углерода в мелкоземе устанавливали посредством окислительного фракционирования [37], что позволяет условно дифференцировать пулы по происхождению. Одну навеску почвы после ручного отбора мелких корней подвергали окислению бихроматом калия (по методу Тюрина в модификации согласно ГОСТ 26213-91). Полученный результат с определенными условностями можно отнести к пулу педогенного углерода ($C_{\text{пед}}$). Условность состоит в том, что под педогенным в данном случае мы подразумеваем не только углерод специфического органического вещества, представленного гумусом, но и той части органического вещества углей (в мелкоземе), которая способна выполнять его функции. К этим функциям, наряду со слабой устойчивостью к окислению, относится способность углей поглощать из растворов катионы [38] и депонировать азот [28]. Другую навеску той же пробы окисляли в муфельной печи при температуре 525°C согласно ГОСТ 23740-2016. Так, органическое вещество, не окисляемое при указанной температуре, содержит литогенный (геогенный) углерод ($C_{\text{лит}}$), представленный включениями неокисленного антрацита [29, 39]. Традиционно сжигание в муфельной печи используется для оценки содержания органического вещества в торфяных почвах. Предположительно при данной температуре в исследуемых пробах сгорают часть углистых частиц, продуктов их трансформации, мелкие корни и другие органические вещества биогенного происхождения. Поэтому значения потерь при прокаливании с учетом потерь гигроскопической влаги умножались на коэффициент 0,58 (1/1,724), используемый в традиционных методах мокрого сжигания для пересчета содержания органического вещества (гумуса) на углерод. Полученные значения после вычитания $C_{\text{пед}}$ были приняты нами как содержание углерода неспецифического органического вещества ($C_{\text{несп}}$). Возможность и непротиворечивость применения такого подхода к разделению $C_{\text{лит}}$ и $C_{\text{несп}}$ подтверждается тем, что содержание углерода, получаемое при сжигании навески в муфельной печи, не превы-

шает содержание, фиксируемое при помощи CHN-анализатора. Таким образом, общее содержание углерода ($C_{\text{общ}}$) исследуемых почв формируется как сумма пулов:

$$C_{\text{общ}} = C_{\text{пед}} + C_{\text{несп}} + C_{\text{ккорн}} + C_{\text{неорг}} + C_{\text{лит}} + C_{\text{ут}}, \quad (1)$$

где $C_{\text{пед}}$ – углерод педогенного органического вещества, определяемый бихроматным окислением; $C_{\text{несп}}$ – углерод неспецифического органического вещества, определяемый как разница между значениями потерь при прокаливании, умноженных на коэффициент 0,58 и $C_{\text{пед}}$; $C_{\text{ккорн}}$ – углерод крупных корней, определяемый при помощи CHN-анализатора; $C_{\text{неорг}}$ – углерод карбонатов, определяемый как сумма значений, полученных гравиметрическим и манометрическим методами; $C_{\text{лит}}$ – углерод литогенного органического вещества, определяемый как разница между значениями углерода мелкозема, полученного при помощи CHN-анализатора, и суммой значений, полученных по потерям при прокаливании и углерода карбонатов в мелкоземе; $C_{\text{ут}}$ – углерод углистых частиц, определяемый в CHN-анализаторе (рис. 1).

Все оцениваемые показатели, полученные как для мелкозема, так и для скелетной части эмбриоземов, рассчитывались на всю почву с учетом доли каждой фракции (< 1, 1–3, 3–5, 5–10 и > 10 мм).

Расчет запасов углерода в целом и по пулам для исследуемых почв осуществлялся с учетом плотности почв следующим образом:

$$C_{\text{зап}} = C \cdot H \cdot P, \quad (2)$$

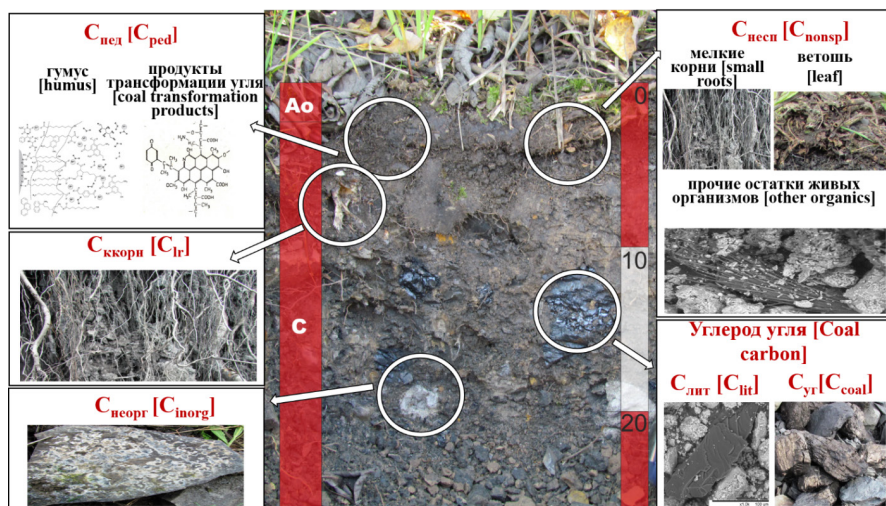


Рис. 1. Структура пулов углерода в эмбриоземах: $C_{\text{неорг}}$ – неорганический углерод (карбонатов), $C_{\text{пед}}$ – педогенный углерод, $C_{\text{лит}}$ – литогенный углерод, $C_{\text{несп}}$ – углерод неспецифического органического вещества, $C_{\text{ккорн}}$ – углерод крупных корней, $C_{\text{ут}}$ – углерод углистых частиц

[Fig. 1. Structure of carbon pools in embryozems: C_{inorg} - inorganic carbon, C_{ped} - pedogenic carbon, C_{lit} - lithogenic carbon, C_{nonsp} - carbon of nonspecific organic matter, C_{kr} - carbon of large roots, C_{coal} - carbon of coal particles]

где $C_{\text{зап}}$ – запасы углерода, в т/га; C – содержание углерода пула во фракции исследуемого слоя, в %; H – мощность исследуемого слоя, в см; P – плотность исследуемого слоя, в г/см³. Запасы углерода в слое 0–20 см рассчитывались при сложении его запасов по фракциям в слоях 0–5, 5–10 и 10–20 см.

Статистическую обработку экспериментальных данных проводили методом дисперсионного анализа (SNEDECOR V5.6), различия значений оценивались по критерию наименьшей существенной разницы на уровне значимости $p \leq 0,05$ (НСР₀₅).

Результаты исследования и обсуждение

В почвах репрезентативных участков изучен ряд свойств, которые оказывают влияние на содержание и запасы углерода. В первую очередь, это содержание каменистой фракции (скелетность) и плотность. Полученные данные показали большой разброс значений по указанным параметрам, что в целом является нормальным для эмбриоземов, формирующихся на неоднородном субстрате (табл. 2). Максимальное содержание крупнообломочной фракции (> 3 мм) характерно для инициальных эмбриоземов, в них оно

Таблица 2 [Table 2]

Основные физические свойства эмбриоземов Горловского антрацитового месторождения

[Main physical properties of embryozems on dams of Gorlovskoe anthracite deposit]

Параметр [Feature]	Глубина, см [Depth, cm]	Эмбриозем* [Embryozem]			
		ЭИ _{м,с} ($n = 14$) [IE _{y,c}]	ЭОА _т ($n = 12$) [OAE _t]	ЭОА _д ($n = 7$) [OAE _d]	ЭД _{н,р} ($n = 9$) [SE _{h,r}]
Доля фракции > 3 мм, % [Fraction > 3 mm, %]	0–5	31,0–80,1	32,5–60,5	20,8–66,5	0,0–28,5
	5–10	45,8–84,1	55,0–66,1	50,2–85,3	0,0–36,7
	10–20	57,5–90,1	56,1–79,5	63,3–73,0	0,0–53,0
Доля фракции < 1 мм, % [Fraction > 1 mm, %]	0–5	1,4–47,0	28,1–46,1	24,2–69,5	50,4–100,0
	5–10	5,7–48,7	23,5–45,6	10,8–41,1	38,1–100,0
	10–20	4,7–35,7	20,3–30,9	21,0–32,4	21,5–100,0
Доля фракции < 0,01 мм, % [Fraction > 0,01 mm, %]	0–5	0,1–17,6	4,3–8,5	1,9–17,9	13,1–59,0
	5–10	0,5–17,0	3,5–4,1	2,0–11,9	14,3–61,0
	10–20	0,4–11,6	1,2–8,5	5,1–10,6	7,4–59,6
Плотность, г/см ³ [Density, g/cm ³]	0–5	1,5–2,3	1,5–1,8	1,2–1,5	1,3–1,4
	5–10	1,6–2,3	1,7–1,8	1,4–1,8	1,3–1,6
	10–20	1,5–2,4	1,7–2,1	1,7–2,2	1,4–2,1

Примечание: * Расшифровку сокращений см. в табл. 1.

[Note: * See abbreviation in table 1].

варьирует в широком диапазоне от 31% до 90%. Содержание включений угля в профиле исследуемых почв также варьирует в широких пределах и достигает 15%. Наименее каменистыми являются эмбриоземы дерновые. В последних интервал значений количества фракции наиболее узкий, а на участках отсыпки глин (ЭД_р) каменистая фракция отсутствует.

Плотность изученных почв отличается большими величинами, что обусловлено их сильной каменистостью, а также механическим уплотнением субстрата под воздействием транспорта при выравнивании поверхности отвалов. Повышению плотности способствует и своеобразная текстура эмбриоземов, когда более мелкие каменистые включения занимают пространство между более крупными, образуя компактный горизонт [18]. Изменения величины плотности изученных почв в целом повторяют тенденцию, выявленную для гранулометрического состава: в ряду от инициальных эмбриоземов к дерновым снижаются средние и медианные значения (см. табл. 2), что в числе прочего указывает на развитие растительных сообществ на отвалах, способствующих разуплотнению верхнего горизонта почв за счет рыхления корнями растений. Поэтому наибольшая плотность отмечается у инициальных эмбриоземов (участки 2ЭИ_м и 3–4ЭИ_с). В них она достигает 2,4 г/см³, при этом плотность увеличивается с глубиной. Наименее плотными можно назвать органо-аккумулятивные эмбриоземы (7ЭОА_д) склоновых участков и эмбриоземы дерновые на глинистых породах (10ЭД_р), но и здесь значения не опускаются ниже 1,2 г/см³.

Содержание углерода. Охарактеризованные особенности свойств эмбриоземов оказывают значительное влияние на содержание пулов углерода, а также на структуру их запасов. Общее содержание углерода, определяемого в CHN-анализаторе, составляет 0,6–27,1% (табл. 3). Как и в случае других свойств, эти значения содержания и запасов углерода характеризуются ненормальным распределением как по участкам, так и в вертикальном профиле и на одинаковых глубинах почв. Однако обнаруживаются некоторые признаки закономерности внутри групп участков. Так, на участках с эмбриоземами органо-аккумулятивными на старовозрастных отвалах минимальное количество $C_{\text{общ}}$ выявлено под травянистыми сообществами (до 10%), тогда как под древесными насаждениями оно возрастает до 27,1% (в слое 0–5 см). Количество общего углерода в эмбриоземах инициальных на свежееотсыпанных отвалах (до 4 лет) сильно отличается: на участке 2ЭИ_м без растительности определено 15,8% $C_{\text{общ}}$, на первом участке (1ЭИ_м) – всего 6,0% (см. табл. 3). На более старых отвалах (участки 3–4ЭИ_с) под пионерными растительными сообществами содержание $C_{\text{общ}}$ в эмбриоземах инициальных варьирует в пределах 8,2–14,8%. На самых старых отвалах под сложными растительными сообществами с эмбриоземами дерновыми $C_{\text{общ}}$ варьирует в диапазоне 3,5–10,1%.

Доля различных пулов углерода в $C_{\text{общ}}$ эмбриоземов изменяется в зависимости от типов почв и характера почвообразующих пород. Существенный вклад в общее содержание углерода эмбриоземов на каменистом угле-содержащем субстрате дает углерод углистых частиц (C_{yt}) (см. табл. 3). Наибольшее количество C_{yt} – в инициальных эмбриоземах (участок 2ЭИ_м)

Таблица 3 [Table 3]

Общее и содержание углерода по пулам в эмбриоземах
[Structure and content of carbon pools in embryozems]

Участок [Site]	С _{общ} , % [C _{tot} , %]	Пулы углерода, в % [Carbon pools, %]					
		С _{неорг} [C _{inorg}]	С _{пед} [C _{ped}]	С _{лит} [C _{lit}]	С _{несп} [C _{nonsp}]	С _{ккорн} [C _{lr}]	С _{уг} , % [C _{coal} , %]
1ЭИ_м [1IE _з]	6,0	0,07	0,10	0,45	0,31	0,00	5,1
2ЭИ _м [2IE _з]	15,8	0,01	0,07	0,53	0,08	0,00	15,1
3ЭИ_с [3IE _о]	12,9/8,2/ 9,1	0,04/0,04/ 0,04	0,34/0,47/ 0,15	2,19/4,36/ 2,36	1,30/2,76/ 2,65	0,02/0,00/ 0,00	12,9/8,2/ 9,1
4ЭИ _с [4IE _о]	13,6/14,2/ 14,8	0,06/0,05/ 0,06	0,10/0,01/ 0,01	0,63/0,07/ 0,00	0,32/0,17/ 0,12	0,02/0,00/ 0,00	12,5/13,9/ 14,6
5ЭОА_т [5OAE _н]	5,1/2,4/ 2,2	0,03/0,01/ 0,01	0,47/0,09/ 0,08	1,60/0,11/ 0,23	1,95/1,08/ 0,50	0,14/0,15/ 0,00	0,9/0,9/ 1,4
6ЭОА _д [6OAE _г]	17,8/11,3/ 0,6	0,01/0,01/ 0,01	0,44/0,11/ 0,04	0,00/0,27/ 0,32	3,21/1,48/ 0,25	0,17/0,06/ 0,00	13,9/9,4/ 0,0
7ЭОА _д [7OAE _г]	13,5/13,3/ 22,3	0,02/0,03/ 0,04	0,19/0,05/ 0,25	0,48/0,16/ 3,62	0,88/0,46/ 1,31	0,09/0,02/ 0,00	11,9/12,6/ 17,0
8ЭОА _д [8OAE _г]	27,1/22,3/ 4,5	0,11/0,06/ 0,04	1,00/0,40/ 0,40	14,09/4,34/ 2,18	4,02/2,44/ 1,03	0,13/0,13/ 0,05	7,9/15,2/ 0,8
9ЭД_н [9SE _н]	5,5/5,5/ 4,4	0,02/0,01/ 0,01	0,36/0,30/ 0,33	0,00/2,69/ 1,27	3,86/1,78/ 1,51	0,53/0,05/ 0,09	0,7/0,6/ 1,2
10ЭД _р [10SE _г]	10,1/4,0/ 3,5	0,03/0,03/ 0,03	0,70/0,28/ 0,10	0,00/0,00/ 0,00	6,34/3,62/ 3,38	2,99/0,04/ 0,00	0,0/0,0/ 0,0
НСП ₀₅ [SSD ₀₅]	—	0,01	0,02	0,40	0,40	0,20	0,5

Примечание. Полу жирным выделены горизонтальные выровненные участки. Значения в таблице приведены для глубин 0–5/5–10/10–20 см. Значения для участков 1–2ЭИ_м приведены для глубины 0–20 см. НСП₀₅ – наименьшая существенная разница на уровне значимости $p \leq 0,05$. Расшифровку сокращений см. в табл. 1 и на рис. 1.

[Note. Horizontal aligned sections are highlighted in bold. The values are given for depths 0-5/5-10/10-20 sm. The values in soils of 1-2 sites are given for depths 0-20 sm. SSD₀₅ - the smallest significant difference at the significance level is $p \leq 0.05$. See abbreviation in table 1 and fig. 1].

и эмбриоземах органо-аккумулятивных (участки 7–8ЭОА_д), сформированных под лесными сообществами растений. При этом количество литогенного углерода С_{лит} (углистых частиц), определяемого в мелкоземе, не коррелирует с С_{уг}, поскольку по количеству мелкозема почвы сильно различаются (см. табл. 2).

В изученных эмбриоземах определено от 0,01% до 0,11% неорганического углерода карбонатов (С_{неорг}). Наибольшее их количество присутствует в эмбриоземах инициальных (участки 1ЭИ_м и 4ЭИ_с) и органо-аккумулятивных на бугристых участках (участок 8ЭОА_д). Визуально при полевых наблюдениях отмечено отсутствие выраженной реакции мелкозема почв на

действие 10% HCl. Однако на гранях каменистых включений на поверхности почв и в профиле выявлены аккумуляции вторичных карбонатов в форме кутан и скоплений кристаллов (рис. 2).

В отличие от естественных почв вклад $C_{\text{пед}}$ в $C_{\text{общ}}$ эмбриоземов незначителен. В изученных почвах содержание $C_{\text{пед}}$ варьирует в сравнительно узком диапазоне – от 0,01% до 1,0% при средних значениях менее 0,5% (см. табл. 3). Максимальные значения $C_{\text{пед}}$ характерны для участка с бугристым микрорельефом в эмбриоземах органо-аккумулятивных, обогащенных углистыми включениями (8ЭОА_д). Это обусловлено сочетанием таких факторов, как наличие большого количества выветрелых углистых включений и скопления органики в понижениях между буграми. В группе эмбриоземов дерновых относительно большее количество $C_{\text{пед}}$ содержится в эмбриоземе на участке с рыхлыми почвообразующими породами (9ЭД_п).

Содержание углерода неспецифического органического вещества ($C_{\text{несп}}$) в эмбриоземах варьирует в диапазоне от 0,12% до 6,34%. Распределение в почвах этого пула как в пространстве, так и в вертикальном профиле крайне неоднородно и без выраженных закономерностей (см. табл. 3). Наибольшие значения для слоя 0–5 см (более 6%) зафиксированы в эмбриоземах дерновых, сформированных на рыхлых породах под сложными растительными сообществами (участок 10ЭД_р). Выявленное преобладание содержания $C_{\text{несп}}$ над $C_{\text{пед}}$ обусловлено, с одной стороны, невысоким содержанием фракции физической глины в эмбриоземах (см. табл. 2), а с другой стороны, преобладанием процессов аккумуляции грубого органического вещества (растительных остатков) над гумусонакоплением. Такое сочетание не благоприятствует установлению органо-минеральных взаимодействий и образованию собственно гумуса в почвах техногенных ландшафтов. Пул $C_{\text{пед}}$ выделен по количеству органического углерода, определяемого методом мокрого сжигания. Такой углерод является результатом процессов, близких к естественному гумусонакоплению [28], или является частью органического вещества, выполняющего некоторые функции гумуса [27, 38]. В ненарушенных черноземах содержание углерода гумуса снижается с глубиной. Такая же тенденция отмечена в наиболее «продвинутых», с точки зрения развитости процессов почвообразования, дерновых эмбриоземах на рыхлых породах, а также в органо-аккумулятивных эмбриоземах под травянистыми сообществами. В целом почвы спланированных участков отсыпки каменистых пород образуют ряд от инициальных к дерновым эмбриоземам, в котором отмечается повышение содержания $C_{\text{пед}}$ и $C_{\text{несп}}$ – $1ЭИ_{\text{м}} < 3ЭИ_{\text{с}} < 5ЭОА_{\text{т}} < 9ЭД_{\text{п}}$.

Отмеченная тенденция свойственна также и пулу углерода крупных корней $C_{\text{ккорн}}$. Его количество в изученных почвах невелико (см. табл. 3). Заметно выделяются эмбриоземы дерновые на рыхлых безуглистых породах (участок 10ЭД_р), в них содержание $C_{\text{ккорн}}$ достигает 2,99%. Пул предсказуемо отсутствует в эмбриоземах инициальных молодых участков (1ЭИ_м и 2ЭИ_м).

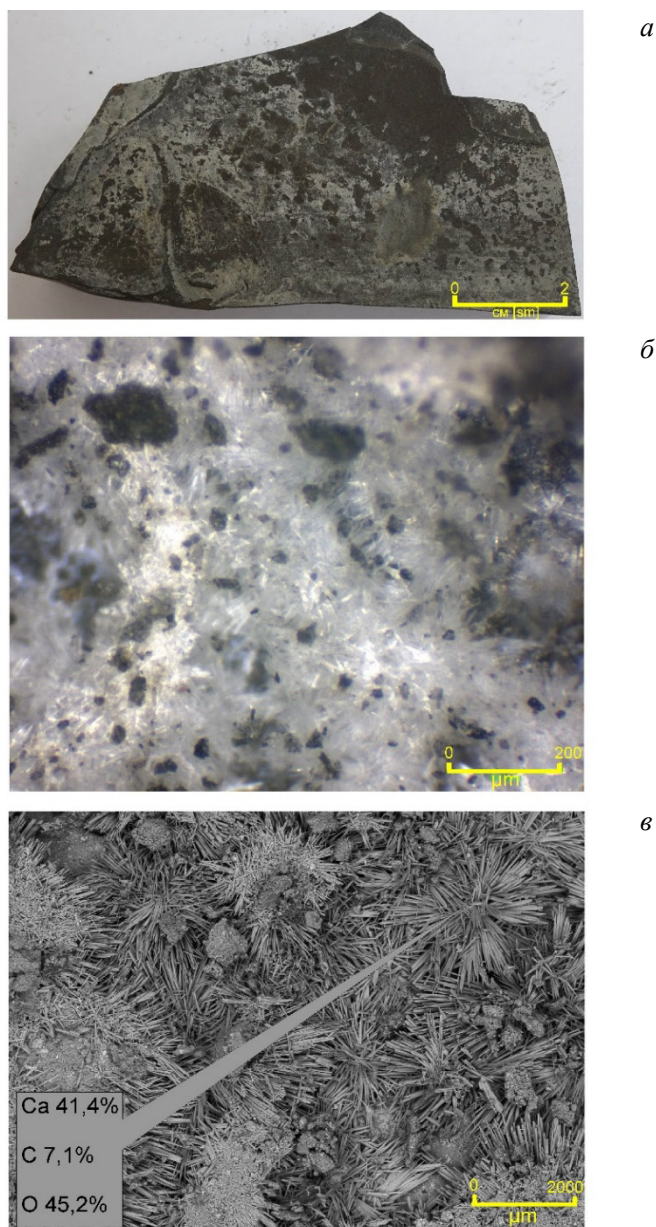


Рис. 2. Карбонатные новообразования на поверхности обломков с отвалов Горловского антрацитового месторождения: *а* – общий вид; *б* – снимок с оптического микроскопа; *в* – СЭМ-изображение с элементным составом
 [Fig. 2. Carbonate forms on the rock fragments from the dumps of the Gorlovskoye anthracite deposit: *a* - general view, *б* - microscopic view, *в* - SEM-picture with elemental composition]

Высокая неоднородность условий почвообразования в техногенном ландшафте и различный вклад отдельных пулов углерода обусловили от-

носителем большое содержание общего углерода в изученных эмбриоземах и его варьирование в широких интервалах (см. табл. 3). Как показали результаты, долевой вклад отдельных пулов углерода в общее содержание определяется возрастом отвала, спецификой почвообразующего субстрата и степенью развитости биологических процессов. Существенный сдвиг соотношения пулов в сторону углерода субстрата ($C_{лит}$ и $C_{уг}$) указывает на один из приоритетных источников формирования общего содержания углерода в техногенных ландшафтах – породы отвалов, в составе которых значительна доля углистых частиц. Однако в содержании $C_{уг}$ не прослеживаются выраженных закономерностей, что объясняется исходной высокой хаотичностью почвообразующих пород, формирующейся в ходе неселективной отсыпки отвалов. В то же время более высокие концентрации углерода органического вещества, образованного в результате развития эмбриоземов ($C_{пед}$, $C_{несп}$ и $C_{ккорн}$), отмечаются на участках с минимальным содержанием $C_{лит}$ и $C_{уг}$, что, вероятно, свидетельствует о негативном влиянии угля на депонирование углерода почвами.

Запасы углерода. В целом запасы общего углерода в изученных эмбриоземах варьируют в диапазоне от 87,5 до 473,9 т/га (рис. 3). Наибольшие запасы сосредоточены в эмбриоземах инициальных (1–4ЭИ), минимальные запасы – в эмбриоземах дерновых (9–10ЭД), а также органо-аккумулятивных под травянистой растительностью (5ЭОА_т). В структуре запасов большинства исследуемых почв преобладает углерод углистых частиц скелетной части почв ($C_{уг}$). На его долю приходится от 63,5% до 96,7% запасов

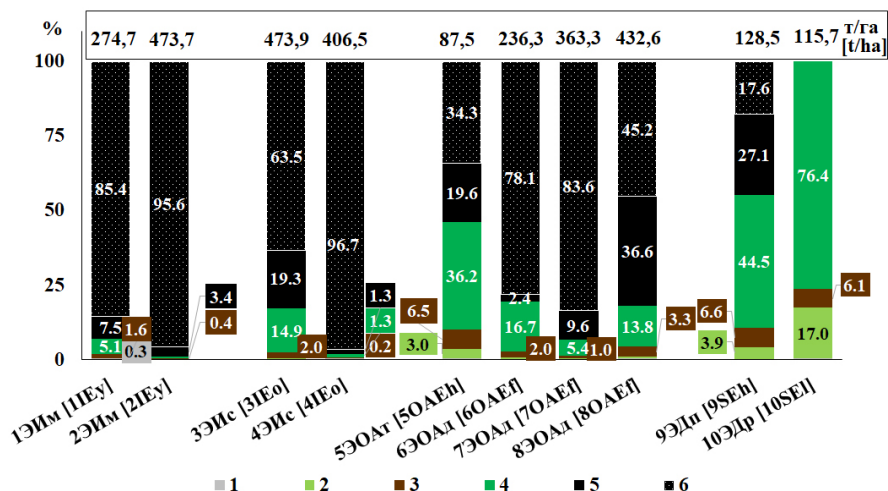


Рис. 3. Общие запасы углерода (в т/га) и структура запасов пулов углерода (%) в эмбриоземах: 1 – $C_{неорг}$, 2 – $C_{ккорн}$, 3 – $C_{пед}$, 4 – $C_{несп}$, 5 – $C_{лит}$, 6 – $C_{уг}$ (расшифровку сокращений см. табл. 1, рис. 1). Ось X – доля пулов углерода от общих запасов, ось Y – участки

[Fig. 3. Total stocks of carbon (t/ha) and the structure of carbon pools stocks in embryozems: 1 – C_{inorg} , 2 – C_{lr} , 3 – C_{peds} , 4 – C_{nonsp} , 5 – C_{lits} , 6 – C_{coal} (see abbreviations in table 1 and fig. 1). On X-axis – percentage of carbon pools in total amount stocks of carbon, on Y-axis – sites]

в инициальных эмбриоземах. В следующих в эволюционном ряду за инициальными эмбриоземах органо-аккумулятивных также отмечается преобладание $C_{\text{уг}}$ на склоновых участках (6–7ЭОА_д). На горизонтальных участках $C_{\text{уг}}$ составляет 1/3 от общих запасов, но при этом они сопоставимы с запасами $C_{\text{несп}}$ на участках с травянистой растительностью и $C_{\text{лит}}$ на бугристых участках под лесной растительностью. Накопление $C_{\text{лит}}$ здесь, как и на других горизонтальных участках (3ЭИ_с и 9ЭД_п), очевидно, связано с отсутствием выноса тонких угольных частиц в результате склоновых процессов. Все это происходит на фоне неодинакового содержания угля в почвах, которое определяется особенностями некондиционного антрацита в угольных и вмещающих пластах и спецификой формирования отвала.

Запасы углерода менее устойчивого к окислению органического вещества ($C_{\text{пед}}$, $C_{\text{несп}}$ и $C_{\text{ккорн}}$) имеют тенденцию к увеличению доли от общих запасов в эволюционном ряду почв (см. рис. 3). Наиболее наглядно это проявляется под травянистой растительностью на спланированных участках, сформированных плотными осадочными породами (1ЭИ_м < 3ЭИ_с < 5ЭОА_т < 9ЭД_п), что отражает развитие здесь почвенных и биологических процессов. Роль педогенеза повышается в более развитых почвах – в нашем случае – в эмбриоземах дерновых под сложными сообществами растительности на наиболее старых участках. В дерновых эмбриоземах в структуре запасов углерода более выраженный вклад в $C_{\text{общ}}$ вносит $C_{\text{несп}}$, нежели $C_{\text{пед}}$, оценку которого чаще всего проводят традиционным методом бихроматного окисления.

На склоновых и участках с бугристым рельефом в органо-аккумулятивных эмбриоземах (6–8ЭОА_д) соотношение запасов различных пулов сходно с таковым в инициальных эмбриоземах, представляющих начальные стадии почвообразования. Учитывая высокую долю в них $C_{\text{уг}}$, можно отметить, что наличие включений угля отрицательно сказывается на процессах почвообразования и депонирования углерода почвами. Эволюция почв под лесной растительностью останавливается на органо-аккумулятивной стадии. В то время как системы органических веществ, судя по соотношению запасов, в углеобогатенных почвах изменяются незначительно.

Запасы пула крупных корней $C_{\text{ккорн}}$ характеризуются как незначительные. Это связано с высокой каменистостью почв и плотностью каменистых отдельностей (см. табл. 2), на фоне большой массы которых масса корней мала (см. табл. 3). Тем не менее в распределении $C_{\text{ккорн}}$ отмечается постепенное увеличение значений в ряду от эмбриоземов инициальных к дерновым (см. рис. 3). Наибольшие запасы $C_{\text{ккорн}}$, как и $C_{\text{несп}}$, выявлены в почвах на рыхлом безуглистом субстрате (участок 10ЭД_р), где складываются наиболее благоприятные условия для развития корней. Фиксируемые здесь высокие значения запасов $C_{\text{несп}}$ обусловлены рядом причин. Первая состоит в том, что в $C_{\text{несп}}$ вошел углерод мелкозема фракции > 0,25 мм, содержание которого не учитывается при определении $C_{\text{пед}}$ традиционным методом бихроматного окисления. Вторая связана с более высоким содержанием в почвах данного участка как крупных корней, о чем свидетельствуют

значения $C_{\text{ккорн}}$ (см. табл. 2, рис. 3), так и, по всей видимости, мелких. Учитывая суммарные запасы углерода в этих почвах, а также их возраст, следует отметить, что за первые 20 лет скорость секвестрации углерода отвалами, отсыпанными рыхлыми породами, составляет около 5,8 т/га в год. Для сравнения, скорости секвестрации углерода в почвах под агроценозами за аналогичный период времени составили от 0,4 до 1 т/га в год [40], а в почвах под лесными насаждениями – от 0,2 до 1,98 т/га [41]. Более высокие скорости секвестрации углерода в эмбриоземах на рыхлых породах позволяют считать последние наиболее оптимальным субстратом для проведения рекультивации нарушенных территорий.

Еще одним заслуживающим внимание пулом является неорганический углерод (углерод карбонатов) $C_{\text{неорг}}$. В эмбриоземах, формирующихся на углесодержащих отвалах, карбонаты учитываются как одно из их свойств [42–44] и рассматриваются в качестве отдельной фракции общего углерода [45, 46]. Один из источников карбонатов в изученных эмбриоземах – породы, которыми сложен отвал (алевролиты и песчаники на известковом цементе). Обычно выветрелые породы складированы в нижние ярусы отвалов, а верхние, на поверхности которых образуется почвенный покров, сложены слабо- и трудно выветриваемыми аргиллитами, алевролитами и песчаниками. Этим отчасти можно объяснить невысокое содержание карбонатов в изученных почвах – низкие темпы выветривания породы и небольшой промежуток времени для этого не способствовали активному накоплению карбонатных новообразований. Другим источником углерода карбонатов, по аналогии с естественными почвами, могут служить атмосферные выпадения, а также пылевые взвеси. Считается, что в естественных почвах карбонаты являются наиболее консервативным депо атмосферного углерода [47]. Хорошо выраженные в твердой фазе карбонаты (карбонатные новообразования) повсеместно и в большом количестве встречаются в аридных ландшафтах. В субгумидных условиях с большим количеством осадков, к которым относится район исследований, естественные автоморфные почвы выщелочены от карбонатов [48]. Проведенные нами полевые исследования показали, что на отвалах карбонатные новообразования встречаются на отдельных гранях обломков породы на поверхности отвалов, а также (в меньшем количестве) – в профиле. Морфологически новообразования представляют собой либо тонкие кутаны, либо сростки игольчатых кристаллов (см. рис. 2). По запасам углерод карбонатов отличается минимальными значениями (см. рис. 3) – 0,2–0,5% от общих запасов (до 2 т/га). Возможно, процессы аккумуляции карбонатов более выражены в аналогичных отвалах, расположенных аридных районах Сибири, где запасы закрепленного в почвах таким способом углерода могут быть сопоставимы с запасами биогенно и педогенно аккумулярованного.

Таким образом, полученные результаты показывают, что почвы отвалов отходов угледобычи не только отличаются повышенными запасами углерода, но и обладают высоким потенциалом его секвестрации. Особенно при складировании на поверхность отвалов рыхлых безугольных пород.

Проведение рекультивации, учитывающей эти особенности, позволит не только минимизировать углеродный след от открытой добычи угля, но и сделает техногенные ландшафты перспективными объектами для организации карбоновых полигонов и ферм.

Заключение

Проведенные исследования позволили установить, что почвы (эмбриоземы) техногенных ландшафтов отвалов Горловского антрацитового месторождения характеризуются повышенным содержанием (до 27,1%) и запасами (до 473,9 т/га) углерода в слое 0–20 см. Основная часть углерода приходится на включения угля крупнообломочных фракций ($C_{\text{уг}}$). Максимальное содержание и запасы $C_{\text{уг}}$ характерны для инициальных эмбриоземов молодых участков, минимальные – для дерновых эмбриоземов. На втором месте как по содержанию, так и по запасам находится литогенный углерод мелкодисперсных углистых частиц ($C_{\text{лит}}$) и углерод неспецифического органического вещества ($C_{\text{несп}}$), включающего углерод мелких корней, других биогенных компонентов почв, а также продуктов трансформации углей. Наиболее высокие концентрации $C_{\text{лит}}$ зафиксированы в эмбриоземах старых участков, отсыпанных углесодержащими породами. Увеличение доли $C_{\text{лит}}$ в структуре запасов свидетельствует об их аккумуляции в почвах при дезинтеграции включений угля. В эмбриоземах техногенных ландшафтов вместе с секвестрацией органического углерода происходит также закрепление углерода ($C_{\text{неорг}}$) в виде карбонатных натеков на поверхностях камней.

Содержание и запасы $C_{\text{несп}}$, $C_{\text{пед}}$ и $C_{\text{ккор}}$ увеличиваются в эволюционном ряду эмбриоземов от инициальных к дерновым. Наиболее заметно это происходит под травянистой растительностью на выровненных горизонтальных участках и особенно выражено там, где поверхность сформирована рыхлыми осадочными породами. В последнем случае скорость секвестрации углерода почвами отвалов в первые 20 лет может достигать 5,8 т/га в год. В почвах склоновых и участков с бугристым рельефом, в том числе и старых отвалов, соотношение запасов различных пулов углерода аналогично почвам начальных стадий почвообразования и характеризуется преобладанием $C_{\text{уг}}$. Поскольку на участках с расчленённым рельефом доминирует древесная растительность, то можно сделать вывод, что под лесными сообществами на отвалах в верхней части почв (0–20 см) сохраняются системы органических веществ с преобладанием характерных для почвообразующих пород литогенных компонентов.

Общим для всех исследуемых почв отвалов антрацитовых месторождений является тот факт, что доля углерода, определяемого традиционным методом бихроматного окисления ($C_{\text{пед}}$), не превышает 7% в структуре общих запасов. Это необходимо учитывать при оценке углеродного следа угледобычи. С целью минимизации негативных последствий, связанных с трансформацией углей в отвалах отходов добычи угля, и повышения секвестрирующей способности техногенных почв поверхность отвалов необходимо формировать рыхлыми осадочными породами.

Список источников

1. Чуков С.Н., Перминова И.В., Заварзина А.Г., Абакумов Е.В., Холодов В.А., Лодыгин Е.Д. Органическое вещество почв: проблемы и задачи изучения // Почвы – стратегический ресурс России: матер. пленарных докладов VIII съезда Общества почвоведов им. В.В. Докучаева и Школы молодых ученых по морфологии и классификации почв. Москва; Сыктывкар: ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 2022. С. 52–59. doi: 10.31140/book-2022-05
2. Абакумов Е.В., Поляков В.И., Чуков С.Н. Подходы и методы изучения органического вещества почв карбоновых полигонов (обзор) // Почвоведение. 2022. № 7. С. 773–786. doi: 10.1134/s106422932207002x
3. ВИП ГЗ Углерод в экосистемах: мониторинг [Электронный ресурс]. URL: <https://vipgz-igras.ru> (дата обращения: 02.02.2024).
4. Столбовой В.С., Филь П.П. Оценка содержания углерода в сельскохозяйственных почвах Европейской территории России для климатических проектов // Известия РАН. Серия географическая. 2023. Т. 87, № 4. С. 568–583. doi: 10.31857/S2587556623040143
5. Копчик Г.Н., Копчик С.В., Куприянова Ю.В., Кадулин М.С., Смирнова И.Е. Оценка запасов углерода в почвах лесных экосистем как основа мониторинга климатически активных веществ // Почвоведение. 2023. № 12. С. 1686–1702. doi: 10.31857/S0032180X23601329
6. Кузнецова А.И., Гераськина А.П., Лукина Н.В., Смирнов В.Э., Тихонова Е.В., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Тебенькова Д.Н., Ручинская Е.В. Влияние биотических и абиотических факторов на запасы почвенного углерода в лесах // Биоразнообразие и функционирование лесных экосистем / под ред. Н.В. Лукиной. М.: ТНИ КМК, 2021. С. 131–152.
7. Shrestha R.K., Lal R. Ecosystem carbon budgeting and soil carbon sequestration in reclaimed mine soil // Environment International. 2006. Vol. 32. PP. 781–796. doi: 10.1016/j.envint.2006.05.001
8. Sokolov D.A., Androkhonov V.A., Abakumov E.V. Soil formation in technogenic landscapes: trends, results, and representation in the current classifications (review) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 56. С. 6–32. doi: 10.17223/19988591/56/1
9. Государственный доклад о состоянии и охране окружающей среды Кемеровской области – Кузбасса в 2022 г. Кемерово, 2023 [Электронное издание]. URL: http://kuzbasseco.ru/wp-content/uploads/2023/11/Doklad_zh_2022_01_07_2023_04.pdf (дата обращения: 10.02.2024).
10. Государственный доклад о состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае в 2022 г. Красноярск, 2023 [Электронное издание]. URL: http://www.mpr.krskstate.ru/dat/bin/art_attach/23022_svod_28.06.2023.pdf (дата обращения: 10.02.2024).
11. Государственный доклад о состоянии и охране окружающей среды в Республике Саха (Якутия) в 2022 г. Якутск, 2023 [Электронное издание]. URL: <https://minpriroda.sakha.gov.ru/doklady-o-sostojanii-okruzhajuschej-sredy> (дата обращения: 10.02.2024).
12. Государственный доклад о состоянии и охране окружающей среды Российской Федерации в 2020 г. М.: Минприроды, МГУ им. М.В. Ломоносова, 2021. 864 с. [Электронное издание]. URL: https://www.mnr.gov.ru/docs/gosudarstvennyye_doklady/gosudarstvennyy_doklad_o_sostojanii_i_ob_okhrane_okruzhayushchej_sredy_rossijskoy_federatsii_v_2020/?special_version=Y (дата обращения: 10.02.2024).
13. Зеньков И.В., Нефедов Б.Н., Юронен Ю.П., Заяц В.В. Угольные разрезы Красноярского края из космоса. Экология нарушенных земель // Уголь. 2017. № 2. С. 66–68. doi: 10.18796/0041-5790-2017-2-66-68
14. Зеньков И.В., Чинь Ле Хунг, Анищенко Ю.А., Вокин В.Н., Кирыюшина Е.В., Веретенова Т.А., Маглинец Ю.А., Латынцев А.А., Расвич К.В., Кондрашов П.М., Павлова П.Л., Лунев А.С. Исследование результатов работ по лесовосстановительной

- экологии на породных отвалах угольных карьеров в регионах Ангаро-Енисейской Сибири // *Экология и промышленность России*. 2022. № 26 (10). С. 45–51. doi: 10.18412/1816-0395-2022-10-45-51
15. Rumpel C., Knicker H., Kogel-Knabner I., Skjemstad J.O., Huttli R.F. Types and chemical composition of organic matter in reforested lignite-rich mine soils // *Geoderma*. 1998. Vol. 86 (1–2). PP. 123–142. doi: 10.1016/S0016-7061(98)00036-6
 16. Schmidt M.W.I., Knicker H., Hatcher P.G., Kogel-Knabner I. Impact of brown coal dust on the organic matter in particle-size fractions of a Mollisol // *Organic Geochemistry*. 1996. Vol. 25 (1–2). PP. 29–39. doi: 10.1016/S0146-6380(96)00104-0
 17. Vindušková O., Dvořáček V., Prohasková A., Frouz J. Distinguishing recent and fossil organic matter – A critical step in evaluation of post-mining soil development – using near infrared spectroscopy // *Ecological Engineering*. 2014. Vol. 73. PP. 643–648. doi: 10.1016/j.ecoleng.2014.09.086
 18. Соколов Д.А., Кулижский С.П., Лойко С.В., Доможакова Е.А. Использование сканирующей электронной микроскопии для диагностики процессов почвообразования на поверхности отвалов каменноугольных разрезов Сибири // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2014. № 3 (27). С. 36–52.
 19. Брагина П.С., Цибарт А.С., Завадская М.П., Шарапова А.В. Почвы на отвалах вскрышных пород в лесостепной и горно-таежной зонах Кузбасса // *Почвоведение*. 2014. № 7. С. 787–788. doi: 10.7868/80032180X14050037
 20. Chabbi A., Rumpel C., Grootes P.M., Gonzalez-Perez J.A., Delaune R.D., Gonzalez-Vila F., Nixdorf B. Lignite degradation and mineralization in lignite-containing mine sediment as revealed by ^{14}C activity measurements and molecular analysis // *Organic Geochemistry*. 2006. Vol. 37. PP. 957–976. doi: 10.1016/j.orggeochem.2006.02.002
 21. Rumpel C. Microbial use of lignite compared to recent plant litter as substrates in reclaimed coal mine soils // *Soil Biology and Biochemistry*. 2004. Vol. 36 (1). PP. 67–75. doi: 10.1016/j.soilbio.2003.08.020
 22. Rumpel C., Kogel-Knabner I. The role of lignite in the carbon cycle of lignite-containing mine soils: evidence from carbon mineralization and humic acid extractions // *Organic Geochemistry*. 2002. Vol. 33 (3). PP. 393–399. doi: 10.1016/S0146-6380(01)00169-3
 23. Геннадиев А.Н., Цибарт А.С. Факторы и особенности накопления пирогенных полициклических ароматических углеводородов в почвах заповедных и антропогенно-измененных территорий // *Почвоведение*. 2013. № 1. С. 32–40. doi: 10.7868/S0032180X13010024
 24. Соколов Д.А., Морозов С.В., Абакумов Е.В., Андроханов В.А. Полициклические ароматические углеводороды в почвах отвалов антрацитовых месторождений Сибири // *Почвоведение*. 2021. № 6. С. 701–714. doi: 10.31857/S0032180X21060125
 25. Feng Y., Wang J., Bai Z., Reading L. Effects of surface coal mining and land reclamation on soil properties: A review // *Earth-Science Reviews*. 2019. Vol. 191. PP. 12–25. doi: 10.1016/j.earscirev.2019.02.015
 26. Хитров Н.Б., Никитин Д.А., Иванова Е.А., Семенов М.В. Пространственно-временная изменчивость органического вещества почв: аналитический обзор // *Почвоведение*. 2023. № 12. С. 1493–1521. doi: 10.31857/S0032180X23600841
 27. Красильников В.П. Устойчивые соединения углерода в почвах: происхождение и функции // *Почвоведение*. 2015. № 9. 1131. doi: 10.1134/S1064229315090069
 28. Соколов Д.А., Кулижский С.П., Лим А.Г., Гуркова Е.А., Нечаева Т.В., Мерзляков О.Э. Сравнительная оценка методов определения педогенного органического углерода в углесодержащих почвах // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2017. № 39. С. 29–43. doi: 10.17223/19988591/39/2
 29. Ussiri D.A.N., Jacinthe P-A., Lal R. Methods for determination of coal carbon in reclaimed minesoils: A review // *Geoderma*. 2014. Vol. 214–215. PP. 155–167. doi: 10.1016/j.geoderma.2013.09.015

30. Карта почвенно-экологического районирования Российской Федерации // Географическая основа – 1 : 2 500 000, 25 км в 1 см / науч. ред. Г.В. Добровольский, И.С. Урусевская. М. : Талка+, 2013.
31. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps, 4th ed. Vienna, Austria : International Union of Soil Sciences (IUSS), 2022. 234 p.
32. Скотарева А.Е., Иванов Н.А., Соколов Д.А. Оценка факторов, определяющих скорость и направленность развития растительных сообществ на отвалах отходов добычи угля (на примере Горловского антрацитового месторождения) // Почвы и окружающая среда. 2024. Т. 7, № 2. e259. doi: 10.31251/pos.v7i2.259
33. Курачев В.М., Андроханов В.А. Классификация почв техногенных ландшафтов // Сибирский экологический журнал. 2002. Т. 9, № 3. С. 255–261.
34. Кандрашин Е.Р. Сукцессии биоты в техногенных экосистемах (на примере Кузнецкого угольного бассейна) : дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск, 1989. 180 с.
35. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
36. Соколова Н.А., Госсен И.Н., Соколов Д.А. Оценка пригодности вегетационных индексов для выявления почвенно-экологического состояния поверхности отвалов антрацитовых месторождений // Экология и промышленность России. 2020. Т. 24, № 1. С. 62–68. doi: 10.18412/1816-0395-2020-1-62-68
37. Соколов Д.А., Гуркова Е.А., Осинцева М.А. Бурова Н.В. Органическое вещество почв отвалов угольных предприятий Сибири: количественная и качественная оценка // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 63. С. 132–149. doi: 10.17223/19988591/63/8
38. Нечаева Т.В., Соколов Д.А., Соколова Н.А. Оценка поглощательной способности углей различной степени метаморфизации на примере фиксации калия // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2018. № 44. С. 6–23. doi: 10.17223/19988591/44/1
39. Maharaj S., Barton C.D., Karatkanasis T.A.D., Rowe H.D., and Rimmer S.M. Distinguishing “new” from “old” organic carbon on reclaimed coal mine sites using thermogravimetry: I. Method development // Soil Science. 2007. Vol. 172 (4). PP. 292–301. doi: 10.1097/SS.0b013e31803146e8
40. Когут Б.М., Семенов В.М., Артемьева З.С., Данченко Н.Н. Дегумусирование и почвенная секвестрация углерода // Агрохимия. 2021. № 5. С. 3–13. doi: 10.31857/S0002188121050070
41. Тебенькова Д.Н., Гичан Д.В., Гагарин Ю.Н. Влияние лесоводственных мероприятий на почвенный углерод: обзор // Вопросы лесной науки. 2022. Т. 5, № 4. С. 116. doi: 10.31509/2658-607x-202252-116
42. Еремченко О.З., Шестаков И.Е., Москвина Н.В. Почвы и техногенные поверхностные образования урбанизированных территорий Прикамья. Пермь : ПГНИУ, 2016. 256 с.
43. Колпакова Д.Е., Милентьева И.С., Асякина Л.К., Фотина Н.В., Просеков А.Ю. Особенности минералогического состава техногенных почв угольных отвалов Кузбасса // Юг России: экология, развитие. 2024. № 19 (2). С. 92–103. doi: 10.18470/1992-1098-2024-2-9
44. Швабенланд И.С., Середина В.П. Почвенно-геоботаническая характеристика техногенных ландшафтов Восточно-Бейского каменноугольного месторождения // Вестник Томского государственного университета. 2013. № 366. С. 188–193.
45. Das R., Maiti S.K. Importance of carbon fractionation for the estimation of carbon sequestration in reclaimed coalmine soils – A case study from Jharia coalfields, Jharkhand, India // Ecological Engineering. 2016. Vol. 90. PP. 135–140. doi: 10.1016/j.ecoleng.2016.01.025
46. Baumgartl T., Chan J., Bucka F., Pihlap E. Soil organic carbon in rehabilitated coal mine soils as an indicator for soil health // Mine Closure 2021: Proceedings of the 14th International Conference on Mine Closure / ed. by A.B. Fourie, M. Tibbett, A. Sharkuu. Ulaanbaatar : QMC Group, 2021. doi: 10.36487/ACG_repo/2152_121

47. Schlezinger W.H. Inorganic carbon: Global carbon cycle // *Managing Global Resources and Universal Processes* / ed. by B.D. Fath, S.E. Jorgensen. Boca Raton : CRC Press, 2020. PP. 706–708.
48. Хмелев В.А., Танасиенко А.А. Земельные ресурсы Новосибирской области и пути их рационального использования. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2009. 349 с.

References

1. Chukov SN, Perminova IV, Zavarzina AG, Abakumov EV, Kholodov VA, Lodygin ED. Organicheskoe veshchestvo pochv: problemy i zadachi izucheniya [Soil organic matter: problems and tasks of study]. In: *Pochvy - strategicheskii resurs Rossii. Materialy plenarnykh dokladov VIII s"ezda Obshchestva pochvedovedov im. V.V. Dokuchaeva i Shkoly molodykh uchenykh po morfologii i klassifikatsii pochv* [Soils - strategic resource of Russia. Proc. of Sci. Conf. (Syktyvkar, Russia, 10-14 August 2022). Shoba CA, Savin IYu, Lapteva EM, editors. Moscow, Syktyvkar: Publ. of Institute of Biology Komi SC UrB RAN; 2022. pp. 52-59. In Russian
2. Abakumov EV, Polyakov VI, Chukov SN. Approaches and methods for studying soil organic matter in the carbon polygons of Russia (Review). *Eurasian Soil Science*. 2022;55:849-860. doi: 10.1134/s106422932207002x
3. VIP GZ Uglerod v jekosistemah: monitoring [The most important innovative project of national importance. Carbon in ecosystems: monitoring] [Electronic resource]. Available at: <https://vipgz-igras.ru> (accessed 02.02.2024). In Russian
4. Stolbovoy VS, Fil PP. Assessment of the carbon content in agricultural soils of the European Russia for climate projects. *Izvestiâ Rossijskoj Akademii Nauk. Seriâ Geograficheskââ*. 2023;87(4):568-583. doi: 10.31857/S2587556623040143. In Russian
5. Koptsik GN, Koptsik SV, Kupriianova IV, Kadulin MS, Smirnova IE. Estimation of carbon stocks in soils of forest ecosystems as a basis for monitoring climatically active substances. *Eurasian Soil Science*. 2023;12:1686-1702. doi: 10.31857/S0032180X23601329
6. Kuznetsova AI, Geras'kina AP, Lukina NV, Smirnov VE, Tikhonova EV, Gornov AV, Shevchenko NE, Teben'kova DN, Ruchinskaya EV. Vliyanie bioticheskikh i abioticheskikh faktorov na zapasy pochvennogo ugleroda v lesakh [The influence of biotic and abiotic factors on soil carbon stocks in forests]. In: *Bioraznoobrazie i funkcionirovanie lesnykh ekosistem* [Biodiversity and functioning of forest ecosystems]. Lukina NV, editor. Moscow: TNI KMK; 2021. pp. 131-152. In Russian
7. Shrestha RK, Lal R. Ecosystem carbon budgeting and soil carbon sequestration in reclaimed mine soil. *Environment International*. 2006;32:781-796. doi: 10.1016/j.envint.2006.05.001
8. Sokolov DA, Androkhanov VA, Abakumov EV. Soil formation in technogenic landscapes: trends, results, and representation in the current classifications (review). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;56:6-32. doi: 10.17223/19988591/56/1
9. Gosudarstvennyy doklad o sostoyanii i okhrane okruzhayushchey sredy Kemerovskoy oblasti-Kuzbassa v 2022 godu [State report on the state and protection of the environment of the Kemerovo region - Kuzbass in 2022]. Kemerovo; 2023 [Electronic resource]. Available at: http://kuzbassecu.ru/wp-content/uploads/2023/11/Doklad_zh_2022_01_07_2023_04.pdf (accessed: 10.02.2024). In Russian
10. Gosudarstvennyy doklad o sostoyanii i okhrane okruzhayushchey sredy v Krasnoyarskom krae v 2022 godu [State report on the state and protection of the environment in the Krasnoyarsk territory in 2022]. Krasnoyarsk; 2023 [Electronic resource]. Available at: http://www.mpr.krskstate.ru/dat/bin/art_attach/23022_svod_28.06.2023.pdf (accessed: 10.02.2024). In Russian
11. Gosudarstvennyy doklad o sostoyanii i okhrane okruzhayushchey sredy v Respublike Sakha (Yakutiya) v 2022 godu [State report on the state and protection of the environment in the Republic of Sakha (Yakutia) in 2022]. Yakutsk; 2023 [Electronic resource].

- Available at: <https://minpriroda.sakha.gov.ru/doklady-o-sostojanii-okruzhajuschej-sredy> (accessed: 10.02.2024). In Russian
12. Gosudarstvennyy doklad o sostoyanii i okhrane okruzhayushchey sredy Rossiyskoy Federatsii v 2020 godu [State report on the state and protection of the environment in the Russian Federation in 2020]. Moscow: Minprirody, MGU im. M.V. Lomonosova; 2021. 864 p. [Electronic resource]. Available at: https://www.mnr.gov.ru/docs/gosudarstvennye_doklady/gosudarstvennyy_doklad_o_sostoyanii_i_ob_okhrane_okruzhayushchey_sredy_rossiyskoy_federatsii_v_2020/?special_version=Y (accessed: 10.02.2024). In Russian
 13. Zenkov IV, Nefedov BN, Yuronen YuP, Zayats VV. Space view of the Krasnoyarsk territory coal open-pit mines. Disturbed lands environment. *Ugol*. 2017;2:66-68. doi: 10.18796/0041-5790-2017-2-66-68. In Russian
 14. Zenkov IV, Trinh LH, Anischenko YuA, Vokin VN, Kiryushina EV, Veretenova TA, Maglinets YuA, Latyntsev AA, Raevich KV, Kondrashov PM, Pavlova PL, Lunev AS. Study of work product on reforestation on rock dumps of coal open-cuts in the area of Angara-Yenisei Siberia. *Ecology and Industry of Russia*. 2022;26(10):45-51. doi: 10.18412/1816-0395-2022-10-45-51. In Russian
 15. Rumpel C, Knicker H, Kogel-Knabner I, Skjemstad JO, Huttel RF. Types and chemical composition of organic matter in reforested lignite-rich mine soils. *Geoderma*. 1998; 86(1-2):123-142. doi: 10.1016/S0016-7061(98)00036-6
 16. Schmidt MWI, Knicker H, Hatcher PG, Kogel-Knabner I. Impact of brown coal dust on the organic matter in particle-size fractions of a Mollisol. *Org. Geochem*. 1996;25(1-2):29-39. doi: 10.1016/S0146-6380(96)00104-0
 17. Vinduškova O, Dvořáček V, Prohasková A, Frouz J. Distinguishing recent and fossil organic matter - A critical step in evaluation of post-mining soil development - using near infrared spectroscopy. *Ecological Engineering*. 2014;73:643-648. doi: 10.1016/j.ecoleng.2014.09.086
 18. Sokolov DA, Kulizhskiy SP, Loiko SV, Domozhakova EA. Using electronic scanning microscopy for diagnostics of soil-forming processes on the surface of coal mine dumps in Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):36-52. In Russian, English summary
 19. Bragina PS, Tsi bart AS, Zavadskaya MP, Sharapova AV. Soils on overburden dumps in the forest-steppe and mountain taiga zones of the Kuzbass. *Eurasian Soil Science*. 2014;47(7):723-733. doi: 10.7868/80032180X14050037
 20. Chabbi A, Rumpel C, Grootes PM, Gonzalez-Perez JA, Delaune RD, Gonzalez-Vila F, Nixdorf B. Lignite degradation and mineralization in lignite-containing mine sediment as revealed by ^{14}C activity measurements and molecular analysis. *Organic Geochemistry*. 2006;37:957-976. doi: 10.1016/j.orggeochem.2006.02.002
 21. Rumpel C. Microbial use of lignite compared to recent plant litter as substrates in reclaimed coal mine soils. *Soil Biology and Biochemistry*. 2004;36(1):67-75. doi: 10.1016/j.soilbio.2003.08.020
 22. Rumpel C, Kögel-Knabner I. The role of lignite in the carbon cycle of lignite-containing mine soils: evidence from carbon mineralization and humic acid extractions. *Organic Geochemistry*. 2002;33(3):393-399. doi: 10.1016/S0146-6380(01)00169-3
 23. Gennadiev AN, Tsi bart AS. Hydrogenic polycyclic aromatic hydrocarbons in soils of reserved and anthropogenically modified areas: factors and features of accumulation. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(1):32-40. doi: 10.1134/S106422931301002X
 24. Sokolov DA, Androkhonov VA, Morozov SV, Abakumov EV. Polycyclic aromatic hydrocarbons in soils of anthracite deposit dumps in Siberia. *Eurasian Soil Science* 2021;54(6):701-714. doi: 10.1134/S1064229321060120
 25. Feng Y, Wang J, Bai Z, Reading L. Effects of surface coal mining and land reclamation on soil properties: A review. *Earth-Science Reviews*. 2019;191:12-25. doi: 10.1016/j.earscirev.2019.02.015

26. Khitrov NB, Nikitin DA, Ivanova EA, Semenov MV. Changeability of content and storage of soil organic matter: an analytical review. *Počvovedenie*. 2023;12:1493-1521. doi: 10.31857/S0032180X23600841. In Russian
27. Krasilnikov VP. Stable carbon compounds in soils: their origin and functions. *Eurasian Soil Science*. 2015;48(9):997-1008. doi: 10.1134/S1064229315090069
28. Sokolov DA, Kulizhskiy SP, Lim AG, Gurkova EA, Nechaeva TV, Merzlyakov OE. Comparative evaluation of methods for determination of pedogenic organic carbon in coal-bearing soils. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;39:29-43. doi: 10.17223/19988591/39/2. In Russian
29. Ussiri DAN, Jacinthe PA, Lal R. Methods for determination of coal carbon in reclaimed mine soils: A review. *Geoderma*. 2014;214-215:155-167. doi: 10.1016/j.geoderma.2013.09.015
30. Karta pochvenno-ekologicheskogo rayonirovaniya Rossiyskoy Federatsii / geograficheskaya osnova - 1 : 2 500 000, 25 km v 1 sm [Map of soil-ecological zoning of the Russian Federation / geographical basis - 1 : 2 500 000, 25 km in 1 cm]. Dobrovol'skiy GV, Urusevskaya IS, editors. Moscow: Talka+; 2013. 31 p. In Russian
31. Kandrashin ER. *Suksessii bioty v tekhnogennykh ekosistemakh (na primere Kuznetskogo ugol'nogo basseyna)* [Biota succession in technogenic ecosystems (on the example of the Kuznetsk coal basin)] [CandSci. Disserrtation, Soil Science]. Dnepropetrovsk; 1989. 180 p. In Russian
32. Skotareva AE, Ivanov NA, Sokolov DA. Assessment of factors determining the rate and direction of plant communities development on coal mining spoils (the case study of the Gorlovskoye anthracite deposit). *The Journal of Soils and Environment*. 2024;7,2:e259. doi: 10.31251/pos.v7i2.259. In Russian
33. Kurachev VM, Androkhonov VA. Klassifikatsiya pochv tekhnogennykh landshaftov [Classification of soils in technogenic landscapes]. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal*. 2002;9,3:255-261. In Russian
34. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps, 4th ed. Vienna, Austria: International Union of Soil Sciences (IUSS); 2022. 234 p.
35. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnosis of soil of Russia]. Smolensk: Oykumena; 2004. 342 p. In Russian
36. Sokolova NA, Gossen IN, Sokolov DA. Assessment of the suitability of vegetation indices to identify soil and ecological condition of the surface of anthracite deposits dumps. *Ecology and Industry of Russia*. 2020;24(1):62-68. doi: 10.18412/1816-0395-2020-1-62-68. In Russian
37. Sokolov DA, Gurkova EA, Osintseva MA, Burova NV. Organic matter in soil of coal mine dumps in Siberia: quantitative and qualitative assessment. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023; 63:132-149. doi: 10.17223/19988591/63/8. In Russian, English summary
38. Nechaeva TV, Sokolov DA, Sokolova NA. Estimation of absorption capacity of coals metamorphosed to a different extent using the example of potassium fixation. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;44:6-23. doi: 10.17223/19988591/44/1. In Russian, English summary
39. Maharaj S, Barton CD, Karatkanasis TAD, Rowe HD, Rimmer SM. Distinguishing “new” from “old” organic carbon on reclaimed coal mine sites using thermogravimetry: I. Method development. *Soil Science*. 2007;172(4):292-301. doi: 10.1097/SS.0b013e31803146e8
40. Kogut BM, Semenov VM, Artemyeva ZS, Danchenko NN. Humus Depletion and Soil Carbon Sequestration. *Agrochemistry*. 2021;5:3-13. doi: 10.31857/S0002188121050070. In Russian

41. Tebenkova DN, Gichan DV, Gagarin YuN. Impact of silvicultural practices on soil carbon: a review. *Forest Science Issues*. 2022;5-4:116. doi: 10.31509/2658-607x-202252-116. In Russian
42. Eremchenko OZ, Shestakov IE, Moskvina NV. Pochvy i tekhnogennyye poverkhnostnyye obrazovaniya urbanizirovannykh territoriy Prikam'ya [Soils and technogenic surface formations of urbanized areas of the Kama region]. Perm: Perm State National Research University Publ.; 2016. 256 p. In Russian
43. Kolpakova DE, Milentjeva IS, Asyakina LK, Fotina NV, Prosekov AYU. Features of the mineralogical composition of technogenic soils of coal dumps in Kuzbass, Kemerovo Region, Russia. *South of Russia: Ecology, Development*. 2024;19(2):92-103. doi: 10.18470/1992-1098-2024-2-9. In Russian
44. Shvabenland IS, Seredina VP. Pochvenno-geobotanicheskaya harakteristika tehnoennykh landshaftov Vostochno-Beiskogo kamennougolnogo mestorozhdeniya [Geobotanical characteristic of soils of technogenic landscapes of East Beisk coal deposit]. *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta = Tomsk State University Journal*. 2013;366: 188-193. In Russian
45. Das R, Maiti SK. Importance of carbon fractionation for the estimation of carbon sequestration in reclaimed coalmine soils - A case study from Jharia coalfields, Jharkhand, India. *Ecological Engineering*. 2016;90:135-140. doi: 10.1016/j.ecoleng.2016.01.025
46. Baumgartl T, Chan J, Bucka F, Pihlap E. Soil organic carbon in rehabilitated coal mine soils as an indicator for soil health. In: *Mine Closure 2021*. Proceedings of the 14th International Conference on Mine Closure. Ulaanbaatar: QMC Group; 2021. doi: 10.36487/ACG_repo/2152_121
47. Schlezinger WH. Inorganic carbon: Global carbon cycle. In: *Managing Global Resources and Universal Processes*. Fath BD, Jorgensen SE, editors. Boca Raton: CRC Press; 2020. pp. 706-708.
48. Khmelev VA, Tanasienko AA. Zemel'nyye resursy Novosibirskoy oblasti i puti ikh ratsional'nogo ispol'zovaniya [Land resources of the Novosibirsk region and ways of their rational use]. Novosibirsk: Publishing house SB RAS; 2009. 349 p. In Russian

Информация об авторах:

Соколов Денис Александрович, д-р биол. наук, зав. лабораторией рекультивации почв Института почвоведения и агрохимии СО РАН (Новосибирск, Россия).

E-mail: sokolovdenis@issa-siberia.ru

Гуркова Евгения Александровна, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории рекультивации почв Института почвоведения и агрохимии СО РАН (Новосибирск, Россия).

E-mail: gurkova@issa-siberia.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Denis A. Sokolov, Dr. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Soil Reclamation, Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation).

E-mail: sokolovdenis@issa-siberia.ru

Evgeniya A. Gurkova, Cand. Sci. (Biol.), senior researcher in Laboratory of Soil Reclamation, Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation).

E-mail: gurkova@issa-siberia.ru

The Authors declare no conflict of interest.

Статья поступила в редакцию 18.07.2024;
одобрена после рецензирования 30.08.2024; принята к публикации 19.05.2025

The article was submitted 18.07.2024;
approved after reviewing 30.08.2024; accepted for publication 19.05.2025

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 579.6

doi: 10.17223/19988591/70/3

Выделение и изучение эпифитного штамма дрожжей *Rhodotorula mucilaginosa* AgIV RCAM05019 (Basidiomycota)

Анна Викторовна Луценко¹, Ольга Борисовна Сопрунова²

¹ Астраханский государственный медицинский университет Минздрава России,
Астрахань, Россия

^{1, 2} Астраханский государственный технический университет, Астрахань, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0001-8423-3351>, ahrapova@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-5710-6362>, soprunova@mail.ru

Аннотация. Исследованы культурально-морфологические и физиолого-биохимические свойства базидиомицетового штамма дрожжей *Rhodotorula mucilaginosa* AgIV RCAM05019, идентифицированного и депонированного в Ведомственной коллекции полезных микроорганизмов сельскохозяйственного назначения (ФГБНУ «ВНИИСХМ»). На плотной среде Сабуро исследуемый штамм образует ярко-розовые, гладкие, блестящие, слизистые колонии, при микроскопии наблюдали клетки округлой формы. Изучение специфических свойств штамма выявило ингибирующий эффект присутствия 50% и 60% глюкозы в среде, отмечен слабый рост при повышенных температурах. Исследуемый штамм проявляет уреаза и протеолитическую активность, не синтезирует крахмалоподобных соединений. Амилолитическая и липолитическая активность не выявлена. Постановка экспериментов *in vivo* (токсичность, токсигенность, вирулентность и диссеминация) на белых мышах-самцах линии Balb/c выявила отсутствие негативного влияния анализируемого штамма на подопытных животных. Проведенные испытания периодического глубинного режима культивирования и лабораторные тесты по определению показателей качества дрожжевой биомассы свидетельствуют о возможности дальнейшего изучения *R. Mucilaginosa* AgIV RCAM05019 в качестве объекта для получения кормового белка.

Ключевые слова: *Rhodotorula mucilaginosa*, Basidiomycota, идентификация, single-cell protein, кормовой белок, токсигенность, токсичность, диссеминация

Источник финансирования: работа выполнена в рамках выполнения государственного задания НИОКР ФГБОУ ВО «Астраханский государственный технический университет».

Для цитирования: Луценко А.В., Сопрунова О.Б. Выделение и изучение эпифитного штамма дрожжей *Rhodotorula mucilaginosa* AgIV RCAM05019 (Basidiomycota) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 70. С. 53–76. doi: 10.17223/19988591/70/3

Original article

doi: 10.17223/19988591/70/3

Isolation and study of the epiphytic yeast strain *Rhodotorula mucilaginosa* AgIV RCAM05019 (Basidiomycota)

Anna V. Lutsenko¹, Olga B. Soprunova²

¹ Astrakhan State Medical University of the Ministry of Health of Russian Federation, Astrakhan, Russian Federation

^{1, 2} Astrakhan State Technical University, Astrakhan, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0001-8423-335>, ahrapova@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-5710-6362>, soprunova@mail.ru

Summary. The pigmented yeast *Rhodotorula*, which belongs to the division *Basidiomycota*, family *Sporidiobolaceae*, and class *Microbotryomycetes*, is found in a wide variety of natural reservoirs, including air, soil, freshwater, seawater, plant substrates, and milk. This yeast is distributed from tropical regions to the permafrost of the Arctic Circle. Various strains of *Rhodotorula* are considered safe and promising biotechnological candidates for the production of a wide range of biologically active substances, such as proteins, lipids, and vitamins. However, despite its low pathogenicity, an increasing number of studies are reporting on the pathogenic potential of this species, including cases of dermatomycosis in immunocompromised patients. The aim of this study was to obtain and investigate the cultural, morphological, physiological, and biochemical properties of the yeast strain *Rhodotorula mucilaginosa* AgIV RCAM05019, as well as to explore its potential use as a source of feed protein.

The objects of this research were the yeast strain *Rhodotorula mucilaginosa* AgIV, which was previously isolated from the epiphytic yeast complex found in the fruiting bodies of the champignon *Agaricus sp.* This strain was obtained from the microbiological monitoring laboratory within the Department of Applied Biology and Microbiology at Astrakhan State Technical University. Additionally, the collection strain of *Candida tropicalis* SK-4-1 was provided by the All-Russian Scientific Research Institute of Agriculture (Pushkin) to serve as a control strain for the experimental enhancement of cell biomass under various submerged cultivation modes. Obtaining a pure culture, analyzing cultural-morphological and physiological-biochemical characteristics, assessing growth kinetics, conducting deep cultivation on an orbital shaker, performing periodic cultivation in a fermenter, and carrying out physicochemical studies to determine biomass quality were carried out using standard methods. The yeast strain under investigation was identified through Sanger sequencing, which determined the nucleotide sequence of a fragment of the ITS region at the All-Russian Research Institute of Agricultural Microbiology in Pushkin. This strain has been deposited in the Departmental Collection of Beneficial Microorganisms for Agricultural Purposes under registration number RCAM05019 (FGBNU “VNIISKHM”). The safety of the yeast strain, including its toxicity, toxigenicity, virulence, and dissemination potential, was evaluated in white male Balb/c mice.

On solid Sabouraud medium, the studied strain of *Rhodotorula mucilaginosa* AgIV RCAM05019 exhibited growth in the form of a smooth, shiny, mucus-like streak of bright pink color. It did not penetrate the surface of the nutrient medium (see Fig. 1a) and formed a large pale pink colony on morphological agar (see Fig. 1b). Microscopic examination revealed round-shaped cells measuring 1.5-2.3 µm (see Fig. 1c). The results of the analysis of micro-, macromorphological, and physiological-biochemical characteristics are presented in the block diagram (see Fig. 2). When

comparing the analyzed nucleotide sequences with those deposited in BLAST, the species *Rhodotorula mucilaginosa* was identified as the closest match to the strain under study, with a similarity of 99%. The *R. mucilaginosa* AgIV strain RCAM05019 has been deposited in GenBank under accession number PP531621. No signs of acute toxicity, toxigenicity, virulent properties, or dissemination effects were observed in the identified strain of *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019; this strain did not result in the death of laboratory animals. The mice remained active and mobile, with clean skin and unchanged fur. They exhibited a normal appetite and reactions, did not lose weight, and the surfaces of their internal organs appeared smooth, with no visible pathology, normal coloration, and a dense structure (see Tables 3 and 4). When assessing growth kinetics, the most significant effect was observed in the growth medium containing molasses, which is characterized by a pronounced exponential growth phase of the test strain (see Fig. 3). When the stock culture was established using depth culture on an orbital shaker, intensive growth of *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 strain cells (10^7 cells/mL) was detected as early as one day after the initiation of the culture, in contrast to the control strain *C. tropicalis* CK-4-1 (4.0×10^6 cells/mL) (see Table 1). From the analysis of experimental data obtained during periodic cultivation in a fermenter, it was established that the *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 strain (6.0×10^7 cells/mL) accumulates biomass in a shorter period compared to the *C. tropicalis* CK-4-1 strain (5.0×10^7 cells/mL) (see Table 1). The quality indicators of the biomass for the tested strains meet the requirements outlined in regulatory documentation: moisture mass fraction for *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 is 11.5%, while for *C. tropicalis* CK-4-1 it is 11.8%; ash mass fraction for *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 is 7.0%, and for *C. tropicalis* CK-4-1 it is 7.8%; and the mass fraction of crude protein for *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 is 67%, whereas for *C. tropicalis* CK-4-1 it is 48% (see Table 2).

The article contains 4 Figures, 4 Tables, 45 References.

Keywords: *Rhodotorula mucilaginosa*, Basidiomycota, identification, single-cell protein, feed protein, toxigenicity, toxicity, dissemination

Fundings: the work was carried out within the framework of the state assignment for R&D Astrakhan State Technical University.

For citation: Lutsenko AV, Soprunova OB. Isolation and study of the epiphytic yeast strain *Rhodotorula mucilaginosa* AgIV RCAM05019 (Basidiomycota). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = Tomsk State University Journal of Biology. 2025;70:53-76. doi: 10.17223/19988591/70/3

Введение

Пигментированные дрожжи *Rhodotorula*, принадлежащие к отделу *Basidiomycota*, семейству *Sporidiobolaceae* и классу *Microbotryomycetes*, обнаруживаются в самых разных природных резервуарах (воздух, почва, пресная и морская вода, растительные субстраты, молоко и т.д.), распространенных от тропических регионов до вечной мерзлоты Полярного круга. Эти дрожжевые виды образуют гладкие, выпуклые ярко-розовые, оранжевые и красные маслянистые (при температуре 30°C) или слизистые (при температуре ниже 20°C) колонии с круглыми или овальными клетками [1–5]. Впервые этот вид обнаружен и описан Фрэнсисом Чарльзом Харрисоном в 1930 г. при исследовании дрожжевой микробиоты сыров [6]. По данным Международной микологической ассоциации дрожжи *R. mucilaginosa* отнесены к отделу *Basidiomycota*, семейству *Sporidiobolaceae*, порядку

Sporidiobolales, классу *Pucciniomycotina* (цит.: по Z. Li, C. Li, P. Cheng, G. Yu, 2022) [6]. Низкая патогенность *R. mucilaginosa*, вероятно, связана со сниженной способностью к росту при 37°C, что обычно повышает вирулентность патогенных штаммов [7]. Дрожжи *Rhodotorula mucilaginosa* обладают преимуществом перед бактериями, микроводорослями и растениями благодаря одноклеточной форме, быстрой скорости роста, нетребовательности к дешевым субстратам из агропромышленных отходов и, следовательно, экономически выгодны для получения биомассы в ферментерах [8]. *R. mucilaginosa* является продуцентом природных каротиноидов, окрашивающих колонии в оранжевые, розовые и красные оттенки [9]. Обнаружено, что *R. mucilaginosa* синтезирует β -каротин, торулен и торулародин [6], проявляющие антиоксидантные, противоопухолевые и иммуностимулирующие свойства [10]. Тем не менее, несмотря на низкую патогенность, появляется все больше опубликованных данных по патогенности данного вида, например, заболеваемость дерматомикозами у пациентов с ослабленным иммунитетом [6].

В настоящее время прослеживается тенденция увеличения спроса на белковые продукты питания [11]. Однако современная антропогенная нагрузка в условиях меняющегося климата представляет серьёзную угрозу для продовольственных ресурсов. Возникает острая необходимость поиска альтернативных экономических решений традиционным дорогостоящим источникам белка, поскольку люди из развитых стран заинтересованы в разработке более здоровых продуктов питания с оптимальным составом аминокислот и жиров, произведенных экологически безопасным способом [12–14]. Белковая биомасса дрожжей (single-cell protein) представляет собой продукт, получаемый при преимущественном использовании в качестве питательной среды различных сельскохозяйственных и промышленных отходов. Дрожжевой белок рассматривается как ценный источник незаменимых аминокислот (изолейцин, лейцин, лизин, фенилаланин, метионин и треонин, триптофан, валин), кальция, фосфора, цинка и микроэлементов [15]. Биотин, фолиевая кислота, пиридоксин, рибофлавин, тиамин и цианокобаламин, присутствующие в белковой биомассе дрожжей, выполняют важные катаболические функции в качестве коферментов, участвующих в метаболизме углеводов, липидов и белков. Таким образом, возможность получения дрожжевого белка не только обеспечивает высокие пищевые потребности, но и решает проблему утилизации отходов производства и, следовательно, является экологически натуральным и безопасным [6].

Дрожжевой белок можно использовать как недорогую добавку в различных пищевых продуктах, помогая восполнить проблему белкового дефицита для населения во всем мире, а также в качестве корма для животных [6]. Дрожжевые добавки для птиц и уток нормализуют микробиоту кишечника, ингибируют колонизацию бактериальных патогенов в желудочно-кишечном тракте, усиливают иммунные реакции, улучшают показатели мяса и стабилизируют значение pH рубца жвачных животных [16].

В последнее время дрожжи и компоненты их клеточных стенок успешно применяются в качестве иммуностимуляторов в аквакультуре. Многочисленные исследования показывают, что полученные из дрожжей β -глюканы и маннанолигосахариды способствуют усилению иммунного статуса и регулируют кишечную микробиоту у различных видов рыб [17, 18]. X.Q. Chen et al. [19] выявили иммуностимулирующий и антиоксидантный эффект, улучшение показателей роста и гематологических параметров при добавлении в рацион молоди нильской теляпии биомассы гидролизированных дрожжей *R. mucilaginosa*.

Цель исследования заключалась в получении и изучении культурально-морфологических, физиолого-биохимических свойств штамма дрожжей *Rhodotorula mucilaginosa* AgIV RCAM05019 и возможности его применения в качестве объекта для получения кормового белка.

Материалы и методики исследования

Объектами исследований являлись штамм дрожжей *R. mucilaginosa* AgIV, ранее полученный из эпифитного дрожжевого комплекса плодовых тел шампиньона *Agaricus* sp. в научно-исследовательской лаборатории микробиологического мониторинга кафедры «Прикладная биология и микробиология» Астраханского государственного технического университета [20], и коллекционный штамм дрожжей *Candida tropicalis* СК-4-1, предоставленный Всероссийским научно-исследовательским институтом сельского хозяйства (г. Пушкин) в качестве контрольного штамма для экспериментального наращивания биомассы клеток в условиях периодического культивирования в ферментере. В работе использовали микробиологические, биохимические, биологические, токсикологические, молекулярно-генетические, биоинформативные и статистические методы.

Получение чистой культуры, анализ культурально-морфологических и физиолого-биохимических признаков. Для получения чистой культуры *R. mucilaginosa* AgIV руководствовались стандартными методиками последовательных пересевов на плотную среду Сабуро [21]. Морфологию дрожжевых клеток изучали методом световой микроскопии окрашенных препаратов (Микромед Р-1 (LED), Россия) [22]. Исследование макро- и микро-морфологических признаков включало культивирование тестируемого штамма в бульоне Сабуро, на чашках с морфологическим агаром выявляли рост гигантских колоний, формирование истинного и псевдомицелия при высеве на картофельно-глюкозный агар, способность к образованию баллистоспор и аскоспор определяли чашечным методом с использованием модифицированной среды Городковой [22].

Специфические свойства. Осмотолерантность анализируемого штамма изучали при культивировании в пробирках с питательной средой с внесенными 50% и 60% глюкозы в течение 7 суток при температуре 21–25°C [22]. Способность к росту при повышенных температурах (30°C, 37°C, 40°C) определяли посевом штамма *R. mucilaginosa* AgIV в пробирки с глюкозно-пептонной средой и термостатировали при заданных температурах в течение 7 суток [22].

Для проверки способности к ассимиляции источников углерода культуру штрихом высевали на специальную среду «Difco» [22]. При сбраживании сахаров (глюкоза, лактоза, сахароза, мальтоза, раффиноза) оценивали наличие газа, осадка и помутнения [22]. Уреаза́ную активность определяли посевом дрожжевого штамма на скошенную среду Христенсена, содержащую 20 вес. % раствор мочевины [22]. Для оценки амилалитической активности штамм культивировали в течение 5 сут на плотной питательной среде с водорастворимым крахмалом, затем для выявления зон гидролиза поверхность агара с выросшими колониями заливали Люголем. Протеолиз казеина выявляли чашечным методом с использованием молочной среды. Через 5 сут культивирования зоны гидролиза замеряли от края штриха исследуемого штамма до границы зоны осветления питательной среды [21]. Для определения липолитической активности тестируемый штамм газом высевали на агаризированную среду Селибера с добавлением бромтимолового синего, через сутки культивирования в термостате при температуре 30°C оценивали наличие зон гидролиза около выросшей культуры [21].

Предварительную идентификацию исследуемого штамма осуществляли, опираясь на полученные результаты культурально-морфологических и физиолого-биохимических свойств с использованием определителей В.И. Кудрявцева «Систематика дрожжей» и С. Kurtzman et al. «The yeasts: a taxonomic study» [23, 24]. Полученных данных было недостаточно для отнесения к роду, поэтому амплифицировали внутренние транскрибируемые спейсеры (ITS) последовательности рибосомной ДНК.

Молекулярно-генетическая идентификация. Исследуемый штамм дрожжей *R. mucilaginosa* AgIV идентифицирован методом секвенирования по Сенгеру с определением нуклеотидной последовательности фрагмента ITS-региона на базе ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии», г. Пушкин, и депонирован в Ведомственной коллекции полезных микроорганизмов сельскохозяйственного назначения под регистрационным номером RCAM05019 (ФГБНУ «ВНИИСХМ»). ДНК суточной культуры выделяли лизированием СТАВ и SDS с последующей фенол-хлороформной экстракцией. После амплификации фрагмента ITS-региона с помощью прямого (TCCGTAGGTGAACCTGCGG) и обратного (TCCTCCGCTTATTGATATGC) праймеров ITS1–ITS4 и последующей очистки из геля осуществляли секвенирование нуклеотидной последовательности фрагмента ITS-региона на секвенаторе Applaid Bioscience XL3500 с применением праймеров и реактивов по протоколу и рекомендациям фирмы Applied Bioscience (США) [25]. Сходства нуклеотидных последовательностей проанализированы с использованием программ BLAST GenBank.

Для оценки кинетики роста *R. mucilaginosa* AgIV и контрольного штамма *C. tropicalis* СК-4-1 использовали три варианта экспериментальных питательных сред (г/л):

1) при культивировании на среде с глюкозой (глюкоза – 15,0; пептон – 5,0; KH_2PO_4 – 3,0; MgSO_4 – 1,0; H_2O – 1,0);

2) при культивировании на питательной среде с мелассой (меласса – 20,0; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ – 4,5; KH_2PO_4 – 0,85; K_2HPO_4 – 0,15; $\text{MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,15; NaCl – 0,1; $\text{CaCl}_2 \times 4\text{H}_2\text{O}$ – 0,1; H_2O – 1,0; pH = 5,0);

3) при культивировании на стерильной пивной дробине (измельченную в фарфоровой ступке навеску 70 г заливали 1 л водопроводной воды, оставляли на сутки, затем тщательно перемешивали, настаивали еще несколько часов. Затем отфильтровывали до полной прозрачности, доводили pH до 4,3–4,8 и на 1 л раствора добавляли 4,5 г сульфата аммония) [26].

Экспериментальные среды стерилизовали автоклавированием 20 мин при температуре 121°C, после чего разливали в пенициллиновые флаконы объемом 10 мл и засеивали 1 мл суспензии клеток дрожжевых штаммов [26]. Посевы инкубировали при 25°C в течение 96 ч, прирост биомассы клеток определяли отбором проб в контрольные точки (каждые 6 ч) для подсчета нефелометрическим методом. Измерение оптической плотности (спектрофотометр Промэколаб ПЭ-5300 в, Россия) и построение калибровочной кривой проводили по рекомендованным методикам [26].

В качестве жидкой среды для глубинного культивирования на орбитальном шейкере использовали питательную среду следующего состава (г/л): меласса – 20,0; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ – 4,5г; KH_2PO_4 – 0,85г; K_2HPO_4 – 0,15г; $\text{MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,15г; NaCl – 0,1г; $\text{CaCl}_2 \times 4\text{H}_2\text{O}$ – 0,1г; H_2O – 1,0; pH = 5,0, в которую вносили по 1 мл инокулята исследуемых штаммов дрожжей *R. mucilaginosa* AgIV и *C. tropicalis* СК-4-1, содержащего начальную концентрацию клеток $4,9 \times 10^5$ клеток/мл. Посевной материал выращивали на орбитальном шейкере в колбах (объем среды 40 мл) в течение суток при 25°C. Титр дрожжевых клеток подсчитывали в камере Горяева–Тома [27]. Пользуясь формулой, высчитывали удельную скорость роста (расчет проводили в экспоненциальной фазе роста) [26]: $K_p = 2,303(\lg a_2 - \lg a_1)/(t_2 - t_1)$, где a_1 – количество клеток в начале опыта; a_2 – количество клеток в конце промежутка времени; $(t_2 - t_1)$ – промежуток времени от начала опыта, ч; 2,303 – коэффициент перевода натуральных логарифмов в десятичные.

Периодическое культивирование в ферментере. После инкубирования в посевных колбах биомассу штаммов *R. mucilaginosa* AgIV (начальный титр клеток 10×10^6 клеток/мл) и *C. tropicalis* СК-4-1 (начальный титр клеток $4,0 \times 10^6$ клеток/мл) переносили в газово-вихревой биореактор «Торнадо» («Саяны», Россия, V = 10 л) для периодического культивирования в питательной среде того же состава, что и для глубинных культур. Процесс наращивания биомассы дрожжей проводили в течение суток при температуре 26–28°C, аэрации 15–25 м³/ч на 1,0 м³ среды, pH = 5,0. Выбранные параметры определялись исходя из индивидуальных потребностей культивируемого штамма [28, 29]. Контроль численности клеток осуществляли периодическим взятием проб культуральной жидкости и подсчетом в камере Горяева–Тома [27], рассчитывали удельную скорость роста (K_p) [26]. При каждом отборе проб контролировали значение pH с помощью pH-метра Hanna pHep5 HI 98128 (Германия). Центрифугирование культуральной жидкости проводили при 500–10 000 об/мин в течение 15–20 мин, супернатант сливали, осадок промывали дистиллированной водой и снова

центрифугировали, после чего высушивали в сушильном шкафу при температуре 80°C [26] и по методикам ГОСТ 20083-74 «Дрожжи кормовые. Технические условия» оценивали качественный состав биомассы штаммов (массовая доля влаги, массовая доля золы, массовая доля сырого протеина) [30].

Оценка безопасности *R. mucilaginosa* AgIV включала определение токсичности, токсигенности, вирулентности и диссеминации [31] на 140 мышак-самцах линии Balb/c в ФГБУ «Научно-исследовательский институт по изучению лепры» Минздрава России, г. Астрахань (на основании приказа Министерства здравоохранения Российской Федерации от 01.11.2021 № 1029 с 01.04.2022 г. ФГБУ «Научно-исследовательский институт по изучению лепры» Минздрава России присоединен к ФГБОУ ВО Астраханский ГМУ Минздрава России). Содержание лабораторных животных (перевод из питомника вивария, адаптация, экспериментальные исследования) соответствовало действующим санитарным требованиям, правилам GLP и этическим нормам [32, 33]. В экспериментах по оценке острой токсичности и вирулентности дрожжевого штамма *R. mucilaginosa* AgIV контрольная группа мышей получала физиологический раствор в объеме, соответствующем дозировке суспензии штамма в опытных группах. Острую токсичность исследовали однократным введением внутрибрюшинно и *per os* 1,0 мл суспензии термоинактивированного трехсуточного штамма титром 1×10^{10} КОЕ/мышь с последующим наблюдением за подопытными животными в течение 14 сут. Для оценки вирулентности и диссеминации 1,0 мл суспензии трехсуточного исследуемого штамма титром 1×10^7 КОЕ/мышь вводили мышам однократно внутрибрюшинно с ежедневным наблюдением в течение 30 сут. Каждые 7 сут эксперимента (7, 14, 28 сут соответственно) проводили эвтаназию и вскрытие животных из опытной группы для выявления диссеминационного эффекта. Оценивали патологоанатомические изменения почек, селезенки, печени, легких, сердца, после чего осуществляли посев внутренних органов и крови на плотную среду Сабуро методом отпечатков, полученные колонии окрашивали водно-спиртовым раствором фуксина и микроскопировали с целью выявления тестируемых штаммов дрожжей (Olympus CX41, OlympusCorp. Япония). Для исследования токсигенности отфильтрованную через бактериальные фильтры трехсуточную и семисуточную бульонные культуры штамма дрожжей *R. mucilaginosa* AgIV внутрибрюшинно вводили в дозировках 1,0 и 1,7 мл (трехсуточная дрожжевая культура) и 0,8 и 1,5 мл (семисуточная дрожжевая культура). Использовали восемь групп мышей по 10 животных в каждой. Мыши первой, второй, третьей и четвертой групп служили контролем – они получали стерильный бульон Сабуро в аналогичных объемах – 0,8; 1,5; 1,0; 1,7 мл. Животным пятой и шестой опытных групп вводили 1,0 и 1,7 мл фильтрата трехсуточной культуры, седьмая и восьмая опытные группы получали 0,8 и 1,5 мл фильтрата семисуточной культуры [31].

Результаты подвергали статистической обработке с использованием программы «BioStat-2009» (Analyst Soft Ins., США) и пакета программ Microsoft Excel.

Результаты исследования и обсуждение

Получение чистой культуры, морфология клеток. Чистоту выросших колоний анализируемой культуры дрожжей определяли визуально и с помощью световой микроскопии (Микромед Р-1 (LED), Россия). На плотной среде Сабуро чистая культура исследуемого штамма дрожжей *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 представляет собой гладкий, блестящий слизеподобный штрих ярко-розового цвета, в поверхность питательной среды не врастал (рис. 1, а), на морфологическом агаре образовывал гигантскую бледно-розовую колонию (рис. 1, б), при микроскопии наблюдали клетки округлой формы размером 1,5–2,3 мкм (рис. 1, в).

Результаты анализа микро-, макроморфологических и физиолого-биохимических признаков представлены на блок-схеме (рис. 2).

Молекулярно-генетическая идентификация. Следующий этап работы заключался в подтверждении таксономической принадлежности штамма с помощью молекулярно-генетической идентификации методом секвенирования ДНК по Сэнгеру нуклеотидной последовательности фрагмента ITS-региона. На современном этапе развития молекулярной биологии «золотым стандартом» является идентификация дрожжевых грибов с использованием секвенирования генетического маркера – фрагмента ITS (Internal

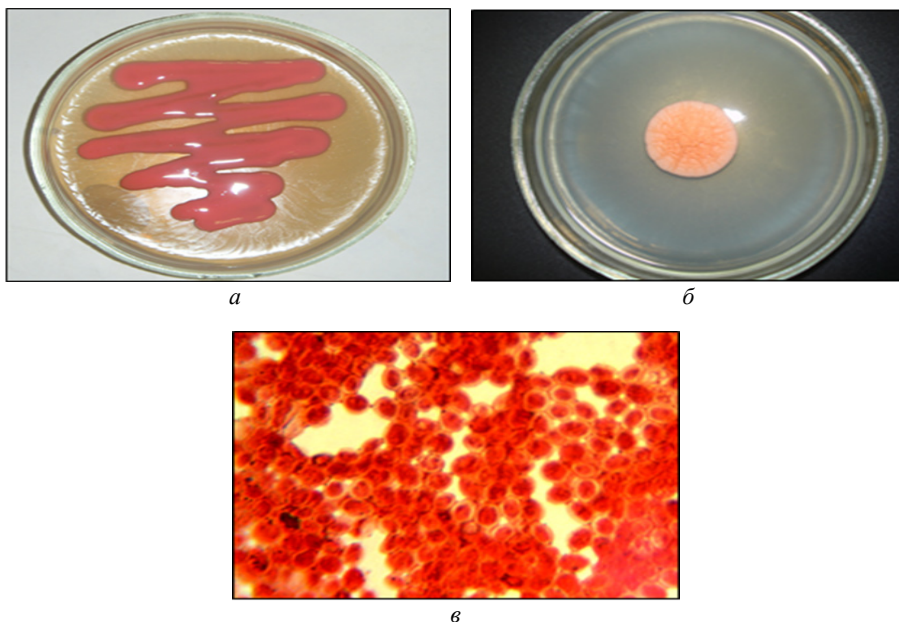


Рис. 1. Внешний вид колоний штамма *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 и морфология его клеток: а – рост на плотной среде Сабуро, б – гигантская колония на морфологическом агаре, в – микроскопия окрашенных водно-спиртовым раствором фуксина мазков [Fig. 1. Appearance of colonies of the *R. mucilaginosa* strain AgIV RCAM05019 and morphology of its cells: а - growth on solid Sabouraud media, б - giant colony on morphological agar, в - microscopy of smears stained with aqueous-alcoholic solution of fuchsin]

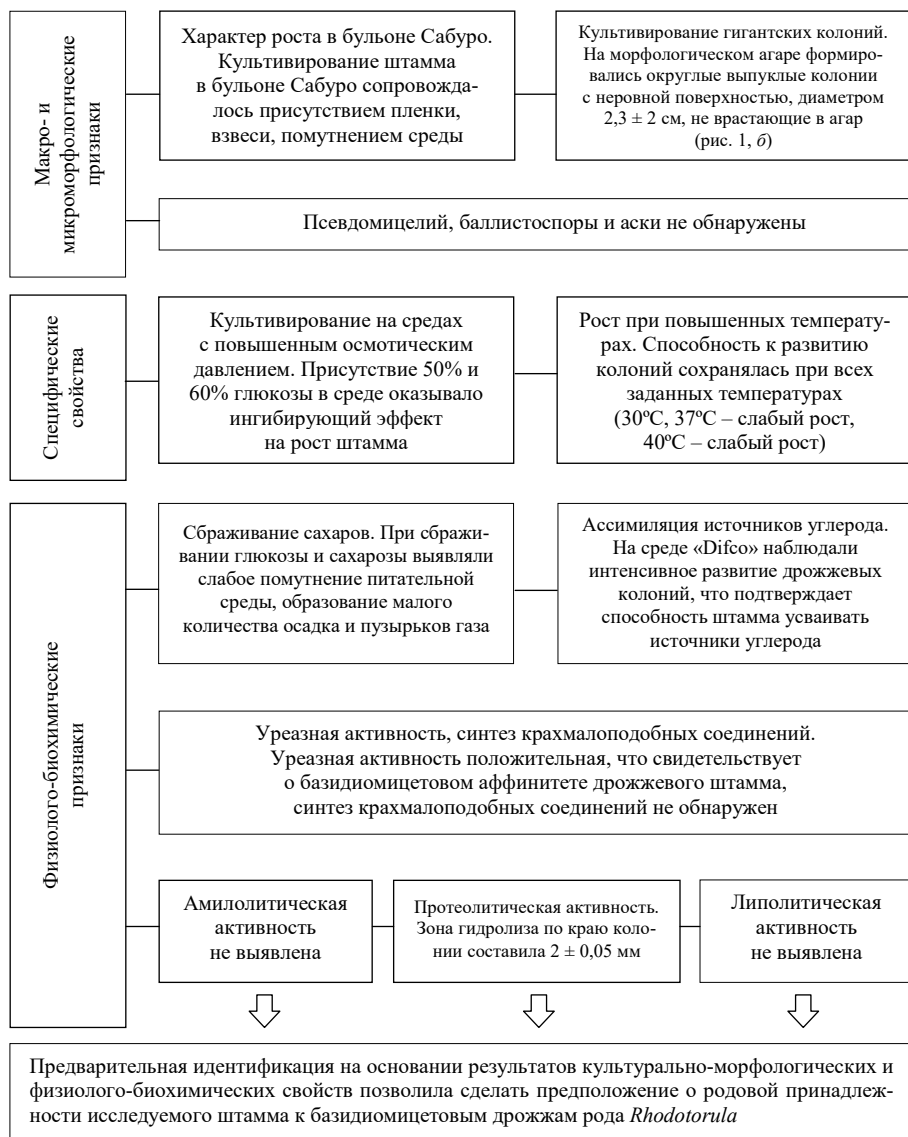


Рис. 2. Блок-схема результатов изучения культурально-морфологических и физиолого-биохимических признаков штамма *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019
[Fig. 2. Block diagram of the results of studying the cultural-morphological and physiological-biochemical characteristics of the strain *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019]

Transcribed Spacer), позволяющая установить филогенетическую принадлежность и эволюционные особенности грибной ДНК [34, 35]. При сравнении анализируемой нуклеотидной последовательности с последовательностями, депонированными в BLAST, установили вид *Rhodotorula mucilaginosa* как наиболее близкий к исследуемому штамму (99%). Штамм

R. mucilaginosa AgIV RCAM05019 депонирован в GenBank под регистрационным номером PP531621.

Кинетика роста. Для определения влияния особенностей адаптации к компонентам питательной среды и длительности культивирования на процесс роста биомассы штамма *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 оценивали кинетику роста посевами на каждую из экспериментальных сред в пяти повторностях. Наибольший эффект получен на питательной среде с мелассой, для которой характерна экспоненциальная фаза роста клеток исследуемого штамма. Более сглажена экспоненциальная фаза на пивной дробине с непродолжительной стационарной фазой. На питательной среде с глюкозой развитие клеток дрожжевого штамма аналогично росту на мелассной среде, но титр, отражающий количество биомассы, ниже (рис. 3). В работе Z. Li et al. [6] отмечены высокая продуктивность дрожжей рода *Rhodotorula* в сравнении с микроводорослями, неприхотливость к питательным веществам, универсальность в ассимиляции различных возобновляемых источников углерода, за счет чего синтезируемая биомасса приобретает устойчивость к ингибирующим компонентам химических веществ, содержащимся во вторичном сырье пищевой промышленности. Авторы [6] выявили экономическую выгодность и целесообразность использования глицерина, сахарного тростника, гидролизата пшеничной соломы и других отходов сельскохозяйственного производства. Например, в исследованиях W.R.C. Machado et al. [36] показано, что побочные продукты сахарного производства (свекловичная меласса, кукурузный экстракт, виноградное сусло, тростниковая меласса), содержащие необходимый набор сахаров (сахарозу, глюкозу, фруктозу) для осуществления жизненно важных процессов метаболизма дрожжевых клеток, являются ценными и экономически доступными источниками углерода.

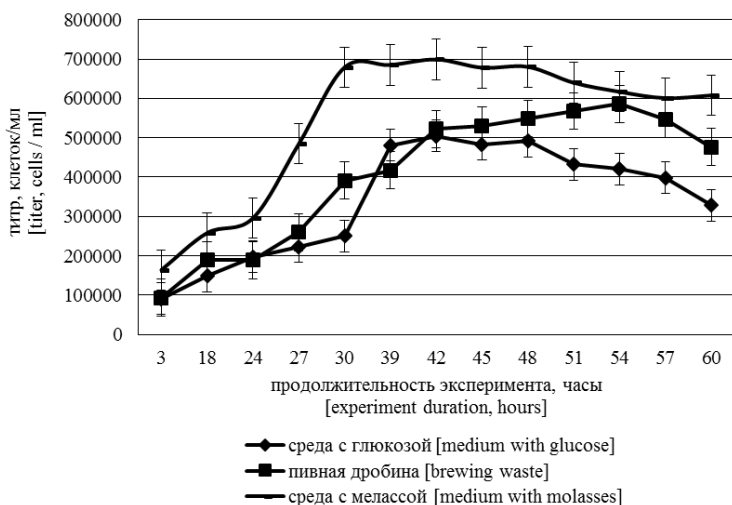


Рис. 3. Динамика накопления биомассы штамма *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019
 [Fig. 3. Dynamics of biomass accumulation of the *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 strain]

Таблица 1 [Table 1]

**Влияние режимов культивирования на динамику титра
клеток штаммов дрожжей**
[Influence of cultivation regimes on cell titer dynamics of yeast strains]

Исследуемые штаммы [Investigated strains]	Динамика титра клеток, 10^6 клеток/мл [Cell titer dynamics, 10^6 cells/ml]					
	Глубинное культивирование на орбитальном шейкере, часы [Submerged cultivation on a on an orbital shaker, hours]			Периодическое культивирование в ферментере, часы [Periodic cultivation in a fermenter, hours]		
	4	8	24	4	8	24
<i>R. mucilaginosa</i> AgIV RCAM05019	3	4	10	22	38	60
<i>C. tropicalis</i> СК-4-1	2	3	4	9	25	50

При получении маточной культуры методом глубинного культивирования на орбитальном шейкере уже через сутки от начала культивирования выявлен интенсивный рост клеток штамма *R. mucilaginosa* AgIV RCAM 05019 (10^7 клеток/мл) по сравнению с контрольным *C. tropicalis* СК-4-1 ($4,0 \times 10^6$ клеток/мл) (табл. 1). Показатели удельной скорости роста штамма *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 превышали показатели контрольного штамма (рис. 4).

При последующем периодическом культивировании маточных культур в ферментере установлена способность штамма *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 к накоплению биомассы также в более короткие сроки, чем

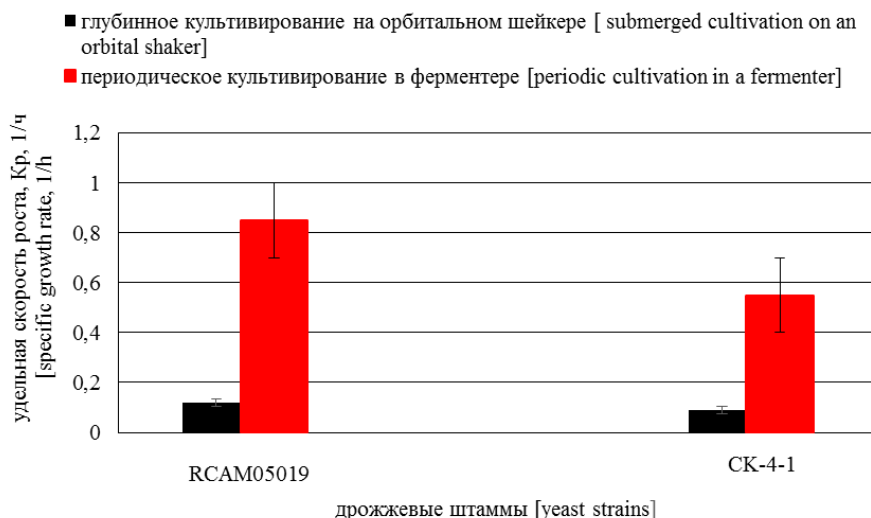


Рис. 4. Удельная скорость роста штаммов дрожжей
[Fig. 4. Specific growth rate of yeast strains]

у штамма *C. tropicalis* СК-4-1 (см. табл. 1). В исследовании T.V.D. Rodrigues et al. [37] авторами успешно продемонстрирована перспективность добавления тростниковой мелассы в питательную среду (30 г/л) при периодическом культивировании с подпиткой, что позволило увеличить количество каротиноидов в биомассе *R. mucilaginosa* с 1248,5 до 3726,7 мкг/л.

Удельная скорость роста анализируемого штамма также превышала значения контрольного штамма (см. рис. 4). Результаты эксперимента, представленные на рис. 4, показывают, что удельная скорость роста анализируемого штамма при культивировании в ферментере выше, чем при выращивании на орбитальном шейкере. Выявленную закономерность можно объяснить:

1. Двухэтапным алгоритмом исследования. Первый этап эксперимента заключался в культивировании исследуемых штаммов на орбитальном шейкере для получения маточной культуры. Выбор питательной среды с мелассой для данного этапа обусловлен необходимым набором сахаров (сахароза, глюкоза, фруктоза) для осуществления жизненно важных процессов метаболизма дрожжевых клеток [36]. Компоненты питательной среды способствовали продолжительной экспоненциальной фазе роста с четко выраженной фазой размножения (ускорения роста) и нарастанию биомассы клеток. Достигнутый титр штамма *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 при выращивании на орбитальном шейкере в течение суток составлял 3×10^6 – 10×10^6 клеток/мл, для контрольного штамма *C. tropicalis* СК-4-1 зафиксирован диапазон 2×10^6 – 4×10^6 клеток/мл (см. табл. 1). Подготовленные таким образом дрожжевые культуры являлись маточными для дальнейшего засева (титр клеток 10×10^6 клеток/мл для *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 и титр клеток $4,0 \times 10^6$ клеток/мл для *C. tropicalis* СК-4-1) в газово-вихревой биореактор «Торнадо» с питательной средой того же состава. Увеличение удельной скорости роста, определяемой в экспоненциальную фазу роста (при культивировании и на орбитальном шейкере, и в ферментере), сопровождалось приростом биомассы (см. рис. 4). Представленные в табл. 1 данные демонстрируют интенсивный прирост биомассы штамма *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 (22×10^6 клеток/мл уже через 4 часа культивирования и 60×10^6 кл/мл к 24 ч) по сравнению с контрольным штаммом *C. tropicalis* СК-4-1 (9×10^6 – 50×10^6 клеток/мл) (см. табл. 1).

2. Преимуществом культивирования в ферментере (рН, аэрация, перемешивание и др.). Известно, что параметры культивирования и физиологические особенности микроорганизмов оказывают влияние на удельную скорость роста, отражающую прирост биомассы клеток за относительно малый промежуток времени [21, 26]. Из литературных источников известно о влиянии аэрации и перемешивания на скорость роста микробных клеток при культивировании в ферментерах. От степени аэрации и процесса перемешивания зависит осуществление транспортировки питательных веществ и кислорода к микробным клеткам, а также удаление продуктов обмена и равномерное насыщение кислородом культуральной жидкости [38]. В работе М.С. Фирсовой с соавт. также экспериментально доказана зави-

симосьть удельной скорости от выбранного режима аэрации при глубинном культивировании *Avibacterium paragallinarum* [39].

В нашем исследовании указанное значение аэрации (15–25 м³/ч на 1 м³ среды) задавалось в начале эксперимента и варьировалось автоматически. Экспериментально доказано, что оптимальным pH для дрожжей *R. mucilaginosa* является pH = 5,0, так как способствует максимальному накоплению биомассы [28, 29]. Для исследуемого штамма также установлена продолжительная экспоненциальная фаза роста, что способствовало повышению удельной скорости роста и накоплению биомассы.

Результаты физико-химических исследований по установлению качества биомассы, представленные в табл. 2, указывают на то, что показатели ценности тестируемых штаммов соответствуют требованиям нормативной документации (массовая доля влаги: *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 – 11,5%; *C. tropicalis* СК-4-1 – 11,8%; массовая доля золы: *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 – 7,0%; *C. tropicalis* СК-4-1 – 7,8%). Содержание массовой доли сырого протеина у штамма *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 превосходит показатели (67%), устанавливаемые НТД, а контрольный штамм *C. tropicalis* СК-4-1 отнесен к первой группе (48%).

В.В. Колпакова с соавт. [40] получили биомассу *R. mucilaginosa* с массовой долей белка $58,90 \pm 3,03\%$ на сухое вещество при выращивании дрожжей на гороховой сыворотке, что в 1,6 раза выше, чем на картофельной

Таблица 2 [Table 2]

**Оценка физико-химических показателей качества
дрожжевой биомассы**
[Assessment of physical and chemical indicators of the quality of yeast biomass]

Физико-химические показатели, % [Physical and chemical indicators, %]	Допустимый уровень по ГОСТ 20083-74 [30] [Permissible level according to GOST 20083-74 [30]]	Результат испытаний, % [Test result, %]	
		<i>R. mucilagi- nosa</i> AgIV RCAM05019	<i>C. tropicalis</i> СК-4-1
Массовая доля влаги [Mass fraction of moisture]	Не более 12% [No more than 12%]	11,5	11,8
Массовая доля золы (в пересчете на абсо- лютно сухое вещество) [Mass fraction of ash (in terms of absolutely dry matter)]	Не более 10% [No more than 10%]	7,0	7,8
Массовая доля сырого протеина (в пересчете на абсолютно сухое вещество) [Mass fraction of crude protein (in terms of absolutely dry matter)]	Не менее, %: 54 – высшая группа 51 – первая группа 46 – вторая группа 43 – третья группа [Not less, %: 54 - highest group 51 - first group 46 - second group 43 - third group]	67	48

среде. В исследовании А. Campos-Valdez et al. отмечен потенциал накопления белковой биомассы ($2,3 \text{ г/л}^{-1}$) почвенного штамма *Rhodotorula mucilaginosa* M1K4 на средах с гидролизированными бумажными отходами [41]. D. Díaz-Vázquez et al. установили возможность утилизации отходов производства текилы, используя их в качестве субстрата для накопления дрожжевой биомассы (*Candida utilis* ATCC 9950, *Rhodotorula mucilaginosa* ATCC 9450, *Kluyveromyces marxianus* ATCC 2512), обогащенной белком ($18,08 \pm 2,73 \text{ г/л}$), для дальнейшего применения в качестве кормового продукта в животноводстве [42].

Оценка безопасности. При оценке острой токсичности после введения суспензии штамма дрожжей *R. mucilaginosa* AgIV концентрацией $1,0 \times 10^{10}$ клеток/мышь (по 10 особей в контрольной и опытных группах) ежедневно следили за их внешним видом и состоянием. У животных отмечали активное поведение, нормальный аппетит и адекватную реакцию на физические раздражители (свет, шум, манипуляции экспериментатора). Во всех группах аномальный внешний вид (поникшая голова, сгорбленная поза, вялость) и смертность мышей отсутствовали, животные не теряли в весе (табл. 3).

Таблица 3 [Table 3]

Изменение массы тела мышей при воздействии суспензии штамма *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 при оценке острой токсичности, вирулентности и диссеминации

[Changes in the weight of mice exposed to a suspension of the strain *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 in the assessment of acute toxicity, virulence and dissemination]

Масса тела мышей до/после окончания эксперимента при оценке острой токсичности, г [Weight of mice before/after the end of the experiment in the assessment of acute toxicity, g]							
Контрольная группа [Control group]				Опытная группа [Experienced group]			
<i>per os</i>		Внутрибрюшинное [Intraperitoneal]		<i>per os</i>		Внутрибрюшинное [Intraperitoneal]	
До [Before]	После [After]	До [Before]	После [After]	До [Before]	После [After]	До [Before]	После [After]
19,2 ± 0,48	20,8 ± 0,47	19,0 ± 0,33	20,25 ± 0,37	19,3 ± 0,49	20,8 ± 0,4	19,1 ± 0,35	20,6 ± 0,26

Масса тела мышей до/после окончания эксперимента при оценке вирулентности и диссеминации, г [Weight of mice before/after the end of the experiment in the assessment of acute toxicity, g]							
Контрольная группа / дни эксперимента [Control group/experiment days]				Опытная группа / дни эксперимента [Experienced group/experiment days]			
7	14	21	28	7	14	21	28
19,1 ± 0,37	19,5 ± 0,43	19,5 ± 0,34	21 ± 0,42	19,1 ± 0,27	20,4 ± 0,4	20,6 ± 0,35	21,6 ± 0,35*

Примечание. * $p \leq 0,05$ относительно веса соответствующей группы в начале эксперимента.

[Note. * $p \leq 0.05$ relative to the weight of the corresponding group at the beginning of the experiment].

При изучении вирулентности и диссеминации лабораторных животных заражали суспензией *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 концентрацией $1,0 \times 10^7$ клеток/мышь (по 10 особей в контрольной и опытных группах) и затем проводили ежедневный визуальный мониторинг. В течение всего наблюдения поведение мышей не менялось, изменений кожных покровов, слизистой не наблюдалось. Активность, поведенческие и пищевые реакции оставались без изменения. При вскрытии в контрольных точках (7, 14, 21, 28 сут) обнаружили, что поверхность внутренних органов гладкая, без видимой патологии, нормальной окраски, плотной структуры. В посевах на питательную среду внутренних органов мышей тестируемая культура дрожжей не выявлена (см. табл. 3).

При изучении токсигенности внутрибрюшинное введение мышам фильтрата 3-й и 7-й суточной суспензии исследуемого штамма дрожжей *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 (по 1,0 и 1,7 мл; 0,8 и 1,5 мл соответственно) не влияло на их общее состояние и не привело к гибели животных. Мыши активны, подвижны, кожные покровы чистые, шерсть без изменений, с нормальным аппетитом и реакциями, не теряли в весе (табл. 4).

Таблица 4 [Table 4]

**Изменение массы тела мышей при воздействии суспензии штамма
R. mucilaginosa AgIV RCAM05019 при оценке токсигенности
[Changes in the weight of mice exposed to a suspension
of the *R. mucilaginosa* strain AgIV RCAM05019 when assessing toxicity]**

Масса тела мышей до/после окончания эксперимента, г/ Объем фильтрата трехсуточной культуры, мл [Weight of mice before/after the end of the experiment, g/ The volume of the filtrate of a three-day culture, mL]							
Контрольная группа [Control group]				Опытная группа [Experienced group]			
До [Before]	После [After]	До [Before]	После [After]	До [Before]	После [After]	До [Before]	После [After]
1,0 мл	1,0 мл	1,7 мл	1,7 мл	1,0 мл	1,0 мл	1,7 мл	1,7 мл
19 ± 0,33	20 ± 0,28	19,1 ± 0,35	20,4 ± 0,32	18,6 ± 0,26	19,6 ± 0,18*	19,3 ± 0,37	20,3 ± 0,37

Масса тела мышей до/после окончания эксперимента, г/ Объем фильтрата семисуточной культуры, мл [Mice weight (before/after the end of the experiment), g/ The volume of the seven-day culture filtrate, mL]							
Контрольная группа [Control group]				Опытная группа [Experienced group]			
До [Before]	После [After]	До [Before]	После [After]	До [Before]	После [After]	До [Before]	После [After]
0,8 мл	0,8 мл	1,5 мл	1,5 мл	0,8 мл	0,8 мл	1,5 мл	1,5 мл
19 ± 0,35	20 ± 0,33	18,9 ± 0,35	19,8 ± 0,25	20 ± 0,6	20,5 ± 0,5	19 ± 0,33	20,4 ± 0,32*

Примечание. * $p \leq 0,05$ относительно веса соответствующей группы в начале эксперимента.

[Note. * $p \leq 0.05$ relative to the weight of the corresponding group at the beginning of the experiment].

Таким образом, проявлений острой токсичности, токсигенности, вирулентных свойств, диссеминационного эффекта и гибели экспериментальных животных не выявлено. Известно, что кормовая добавка «Полиэкт», содержащая живые (активные) дрожжи *Cryptococcus flavescens* 1-АЛ-3 ($3,5 \times 10^7$ КОЕ/г) и *Rhodotorula* sp. ФПСК-17 ($2,0 \times 10^6$ КОЕ/г), не вызывает патологоанатомических изменений организма и токсичного действия при испытании острой и подострой токсичности на белых нелинейных мышах, а применение в рационе у телят черно-пестрой породы повышает прирост живой массы до 10,5% и благотворно влияет на физиологические показатели [43]. О.Р.А. Joana Coutinho et al. [44] выявили пробиотический потенциал штамма *Rhodotorula mucilaginosa* UFMGCB 18,377, выделенного из пробы антарктического снега, доказав способность дрожжей ослаблять клинические проявления мукозита, индуцированного 5-фторурацилом, при пероральном введении у шестинедельных мышей-самок Balb/c. Ранее этими же авторами установлена 60% выживаемость у мышей-самок Balb/c при внутрижелудочном введении штамма *Rhodotorula mucilaginosa* UFMGCB 18,377, зараженных *Salmonella typhimurium* [45].

Выводы

1. Согласно результатам изучения морфолого-культуральных и физиолого-биохимических признаков, исследуемая культура отнесена к дрожжевым грибам рода *Rhodotorula*. С использованием методов молекулярно-генетического анализа штамм идентифицирован как представитель вида *R. mucilaginosa*. Штамм *R. mucilaginosa* AgIV депонирован в Ведомственной коллекции полезных микроорганизмов сельскохозяйственного назначения ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии», г. Пушкин (регистрационный номер RCAM05019), и в GenBank (регистрационный номер PP531621).

2. Проявлений острой токсичности, токсигенности, вирулентных свойств и диссеминационного эффекта у идентифицированного штамма *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 не обнаружено, данный штамм не вызвал гибели лабораторных животных. Кроме того, при определении специфических свойств штамма выявлена сниженная способность к росту при повышенных температурах (обычно повышающих вирулентность патогенных штаммов) [6], что может объяснять безопасное воздействие исследуемого штамма.

3. При культивировании в условиях периодического глубинного режима на средах, содержащих побочные продукты агропромышленного производства (меласса и пивная дробина) в качестве потенциальных источников питательных веществ, штамм *R. mucilaginosa* AgIV RCAM05019 интенсивно синтезирует биомассу, соответствующую требованиям ГОСТ 20083-74 «Дрожжи кормовые. Технические условия».

4. В условиях глубинного культивирования при температуре 26–28°C, аэрации 15–25 м³/ч на 1,0 м³ среды, pH = 5,0 штамм *R. mucilaginosa* AgIV имеет продолжительную экспоненциальную фазу роста с высокой удельной скоростью роста, достигающей значения 0,8 ч⁻¹.

Список источников

1. Глушакова А.М., Качалкин А.В., Желтикова Т.М., Чернов И.Ю. Дрожжевые грибы, ассоциированные с ветроопыляемыми растениями, ведущими пыльцевыми аллергиями в средней полосе России // Микробиология. 2015. Т. 84, № 5. С. 612–615. doi: 10.7868/S0026365615050080
2. Parmar T.S., Gothwal R., Sahay S. Rhodotorula Mucilaginosa: Two Faces of the Yeast // International Journal of Scientific Research in Engineering and Management. 2022. Vol. 6 (8). PP. 1–9. doi: 10.55041/IJSREM16196
3. Sahay S., Khan A.M., Butt M., Sahu T., Rana R.S., Chouhan D., Ranjan K., Hamid B. Rhodotorula mucilaginosa PT1 can form arthrospore in response to cold temperature // Journal of Coastal Life Medicine. 2014. Vol. 2 (2). PP. 141–145. doi: 10.12980/JCLM.2.2014J25
4. Sen D., Paul K., Saha C., Mukherjee G., Nag M., Ghosh S., Das A., Seal A., Tripathy S. A unique life-strategy of an endophytic yeast Rhodotorula mucilaginosa JGTA-S1 – a comparative genomics viewpoint // DNA Research. 2019. Vol. 26 (2). PP. 131–146. doi: 10.1093/dnares/dsy044
5. Zalar P., Gunde-Cimerman N. Cold-adapted yeasts in arctic habitats. Berlin; Heidelberg : Springer, 2014. PP. 49–74.
6. Li Z., Li C., Cheng P., Yu G. Rhodotorula mucilaginosa – alternative sources of natural carotenoids, lipids, and enzymes for industrial use // Heliyon. 2022. Vol. 8 (11). e11505. doi: 10.1016/j.heliyon.2022.e11505
7. Wirth F., Goldani L. Z. Experimental Rhodotorulosis infection in rats // Apmis. 2012. Vol. 120 (3). PP. 231–235. doi: 10.1111/j.1600-0463.2011.02829.x
8. Gualberto N.C., Pedreira Nogueira J., de Souza da Silva A., Barbosa PF., Morais Santana Matos C., Rajan M., Santos Leite Neta M.T., Narain N. Optimization of the biotechnological process using Rhodotorula mucilaginosa and acerola (*Malpighia emarginata* L.) seeds for the production of bioactive compounds // LWT. 2022. Vol. 60. 113190. doi: 10.1016/j.lwt.2022.113190
9. Mannazzu I., Landolfo S., Lopes da Silva T., Buzzini P. Red yeasts and carotenoid production: outlining a future for non-conventional yeasts of biotechnological interest // World Journal of Microbiology and Biotechnology. 2015. Vol. 31. PP. 1665–1673. doi: 10.1007/s11274-015-1927-x
10. Maoka T. Carotenoids as natural functional pigments // Journal of natural medicines. 2020. Vol. 74 (1). PP. 1–16. doi: 10.1007/s11418-019-01364-x
11. Jach M.E., Serefko A., Ziaja M. Yeast protein as an easily accessible food source // Metabolites. 2022. Vol. 12 (1). 63. doi: 10.3390/metabo12010063
12. Matassa S., Boon N., Pikaar I., Verstraete W. Microbial protein: future sustainable food supply route with low environmental footprint // Microbial Biotechnology. 2016. Vol. 9 (5). PP. 568–575. doi: 10.1111/1751-7915.12369
13. Sheth U., Patel S. Production, Economics, and Marketing of Yeast Single Cell Protein // Food Microbiology Based Entrepreneurship: Making Money from Microbes. Singapore: Springer Nature Pte Ltd., 2023. PP. 133–152. doi: 10.1007/978-981-19-5041-4_8
14. Ritala A., Häkkinen S.T., Toivari M., Wiebe M.G. Single cell protein-state-of-the-art, industrial landscape and patents 2001–2016 // Front. Microbiol. 2017. Vol. 8. 2009. doi: 10.3389/fmicb.2017.02009
15. Michalik B., Biel W., Lubowicki R., Jacyno E. Chemical composition and biological value of proteins of the yeast *Yarrowia lipolytica* growing on industrial glycerol // Can. J. Anim. Sci. 2014. Vol. 94 (1). PP. 99–104. doi: 10.4141/cjas2013-05
16. Pang Y., Zhang H., Wen H., Wan H., Wu H., Chen Y., Li S., Zhang L., Sun X., Li B., Liu X. Yeast probiotic and yeast products in enhancing livestock feeds utilization and performance: An overview // Journal of Fungi. 2022. Vol. 8 (11). 191. doi: 10.3390/jof8111191

17. Agboola J.O., Lapeña D., Øverland M., Øverlie Arntzen M., Mydland L.T., Øvrum Hansen J. Yeast as a novel protein source-Effect of species and autolysis on protein and amino acid digestibility in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Aquaculture*. 2022. Vol. 546. 737312. doi: 10.1016/j.aquaculture.2021.737312
18. Barra M., Llanos-Rivera A., Cruzat F., Pino-Maureira N., González-Saldía R. The marine fungi *Rhodotorula* sp. (Strain CNYC4007) as a potential feed source for fish larvae nutrition // *Marine Drugs*. 2017. Vol. 15 (12). 369. doi: 10.3390/md15120369
19. Chen X.Q., Zhao W., Xie S-W., Xie J-J., Zhang Z-H., Tian L-X., Liu Y-J., Niu J. Effects of dietary hydrolyzed yeast (*Rhodotorula mucilaginosa*) on growth performance, immune response, antioxidant capacity and histomorphology of juvenile Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) // *Fish & Shellfish Immunology*. 2019. Vol. 90. PP. 30–39. doi: 10.1016/j.fsi.2019.03.068
20. Храпова А.В., Сопрунова О.Б. Скрининг новых штаммов дрожжей для получения кормового белка // *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 2011. Т. 13, № 5–3. С. 210–214.
21. Бабьева И.П., Чернов И.Ю. Биология дрожжей. М. : Товарищество науч. изд. КМК, 2004. 239 с.
22. Максимова И.А. Руководство к практическим занятиям по биологии дрожжей. Тула : Гриф и К., 2006. 96 с.
23. Кудрявцев В.И. Систематика дрожжей. М. : АН СССР, 1954. 428 с.
24. Kurtzman C. The yeasts: a taxonomic study / ed. by C. Kurtzman, J.W. Fell, T. Boekhout. Netherlands : Elsevier, 2011. 2071 p.
25. Zhou Y.J., Buijs N.A., Zhu Z., Siewers J.Q., Nielsen J. Production of fatty acid-derived oleochemicals and biofuels by synthetic yeast cell factories // *Nature Communications*. 2016. Vol. 7. PP. 1–44. doi: 10.1038/ncomms11709
26. Нетрусов А.И. Практикум по микробиологии. М. : Академия, 2005. 608 с.
27. Егоров Н.С. Руководство к практическим занятиям по микробиологии. 3-е изд. М. : Изд-во МГУ, 1995. 224 с.
28. Савчик А.В., Новик Г.И. Каротиноидсинтезирующие дрожжевые грибы и их применение в биотехнологии (обзор литературы) // *Пищевая промышленность: наука и технологии*. 2021. Т. 13, № 3. С. 70–83.
29. Igreja W.S., Andrade Maia F., Santos Lopes A., Campos Chisté R. Biotechnological production of carotenoids using low cost-substrates is influenced by cultivation parameters: A review // *International Journal of Molecular Sciences*. 2021. Vol. 22 (16). 8819. doi: 10.3390/ijms22168819
30. ГОСТ 20083-74. Дрожжи кормовые. Технические условия. М. : ГОСТ, 1993. 60 с.
31. МУ 2620-82. Методические указания, по гигиенической оценке, микробным средствам защиты растений от насекомых и болезней на основе неспорообразующих микроорганизмов (утв. Минздравом СССР 22.10.1982). Киев : Минздрав СССР, 1982. 23 с.
32. ГОСТ 33044-2014. Принципы надлежащей лабораторной практики (с поправкой). М. : Стандартиформ, 2019. 16 с.
33. Миронов А.Н. Руководство по проведению доклинических исследований лекарственных средств. М. : Гриф и К., 2012. 944 с.
34. Nilsson R.H., Anslan S., Bahram M., Wurzbacher C., Baldrian P., Tedersoo L. Mycobiome diversity: high-throughput sequencing and identification of fungi // *Nature Reviews Microbiology*. 2019. Vol. 17 (2). PP. 95–109. doi: 10.1038/s41579-018-0116-y
35. Zhang L., Xiao M., Wang H., Gao R., Fan X., Brown M., Gray T.G., Kong F., Xu Y-C. Yeast identification algorithm based on use of the Vitek MS system selectively supplemented with ribosomal DNA sequencing: proposal of a reference assay for invasive fungal surveillance programs in China // *Journal of Clinical Microbiology*. 2014. Vol. 52 (2). PP. 572–577. doi: 10.1128/jcm.02543-13
36. Machado W.R.C., Murari C.S., Ferrarezi Duarte A.L., Del Bianchi B.L. Optimization of agro-industrial coproducts (molasses and cassava wastewater) for the simultaneous pro-

- duction of lipids and carotenoids by *Rhodotorula mucilaginosa* // *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*. 2022. 102342. doi: 10.1016/j.bcab.2022.102342
37. Rodrigues T.V.D., Amore T.D., Teixeira E.C., Fernandes de Medeiros Burkert J. Carotenoid production by *Rhodotorula mucilaginosa* in batch and fed-batch fermentation using agroindustrial byproducts // *Food technology and Biotechnology*. 2019. V. 57 (3). 388. doi: 10.17113/ftb.57.03.19.6068
38. Гоголева И.В. Математическая модель скорости роста микроорганизмов путем регулирования степени аэрации в питательной среде // *Наука и образование: новое время*. 2019. № 2. С. 56–59.
39. Фирсова М.С., Евграфова В.А., Потехин А.В. Подбор питательной среды и оптимизация режима глубинного культивирования *Avibacterium paragallinarum* // *Ветеринария сегодня*. 2019. № 2 (29). С. 12–16. doi: 10.29326/2304-196X-2019-2-29-12-16
40. Колпакова В.В., Уланова Р.В., Куликов Д.С., Гулакова В.А., Васильева Л.В., Берестовская Ю.Ю., Черемных Е.Г., Ашихмин А.А. Использование экологически безопасного микромицета рода *Rhodotorula* для получения кормового каротинсодержащего концентрата // *Юг России: экология, развитие*. 2022. Т. 17, № 4. С. 61–78. doi: 10.18470/1992-1098-2022-4-61-78
41. Campos-Valdez A., Kirchmayr M.R., Barrera-Martínez I., Casas-Godoy L. Sustainable production of single-cell oil and protein from wastepaper hydrolysate: identification and optimization of a *Rhodotorula mucilaginosa* strain as a promising yeast // *FEMS Yeast Research*. 2023. Vol. 23. foad044. doi: 10.1093/femsyr/foad044
42. Díaz-Vázquez D., Orozco-Nunnally D.A., Yebra-Montes C., Senés-Guerrero C., Gradilla-Hernández M.S. Using yeast cultures to valorize tequila vinasse waste: An example of a circular bioeconomy approach in the agro-industrial sector // *Biomass and Bioenergy*. 2022. Vol. 161. 106471. doi: 10.1016/j.biombioe.2022.106471
43. Сапунова Л.И., Кулиш С.А., Лобанок А.Г., Тамкович О.И., Ерхова Л.В., Шарейко Н.А., Разумовский Н.П., Карелин В.В. Получение и оценка эффективности применения сухой кормовой добавки «Полиэкт» в производственных условиях // *Микробные биотехнологии: фундаментальные и прикладные аспекты*. 2020. С. 226–243.
44. Coutinho J.O.P.A., Quintanilha M.F., Campos M.R.A., Ferreira E., de Menezes G.C.A., Rosa L.H., Rosa C.A., Vital K.D., Fernandes S.O.A., Cardoso V.N., Nicoli J.R., Tiago F.C.P., Martins F.S. Antarctic strain of *Rhodotorula mucilaginosa* UFMGCB 18,377 attenuates mucositis induced by 5-fluorouracil in mice // *Probiotics and Antimicrobial Proteins*. 2022. Vol. 14 (3). PP. 486–500. doi: 10.1007/s12602-021-09817-0
45. Coutinho J.O.P.A., Peixoto T.S., de Menezes G.C.A., Carvalho C.R., Ogaki M.B., Gomes E.C.Q., Rosa C.A., Rosa L.H., Arantes R.M.E., Nicoli J.R., Tiago F.C.P., Martins F.S. In vitro and in vivo evaluation of the probiotic potential of Antarctic yeasts // *Probiotics and Antimicrobial Proteins*. 2021. Vol. 13 (5). PP. 1338–1354. doi: 10.1007/s12602-021-09758-8

References

1. Glushakova AM, Kachalkin AV, Zheltikova TM, Chernov IYu. Drozhzhevyye griby, assotsiirovannyye s vetroopylyayemyimi rasteniyami vedushchimi pyl'tsevyimi allergenami v sredney polose Rossii [Yeasts associated with wind-pollinated plants-leading pollen allergens in Central Russia]. *Mikrobiologiya = Microbiology*. 2015;84(5):612-615. doi: 10.7868/S0026365615050080. In Russian
2. Parmar TS, Gothalwal R, Sahay S. *Rhodotorula Mucilaginosa*: Two Faces of the Yeast. *International Journal of Scientific Research in Engineering and Management*. 2022;6(8): 1-9. doi: 10.55041/IJSREM16196
3. Sahay S, Khan AM, Butt M, Sahu T, Rana RS, Chouhan D, Ranjan K, Hamid B. *Rhodotorula mucilaginosa* PT1 can form arthrospore in response to cold temperature. *Journal of Coastal Life Medicine*. 2014;2(2):141-145. doi: 10.12980/JCLM.2.2014J25

4. Sen D, Paul K, Saha C, Mukherjee G, Nag M, Ghosh S, Das A, Seal A, Tripathy S. A unique life-strategy of an endophytic yeast *Rhodotorula mucilaginosa* JGTA-S1 - A comparative genomics viewpoint. *DNA Research*. 2019;26(2):131-146. doi: 10.1093/dnares/dsy044
5. Zalar P, Gunde-Cimerman N. Cold-adapted yeasts in arctic habitats. Berlin-Heidelberg: Springer; 2014. pp. 49-74.
6. Li Z, Li C, Cheng P, Yu G. *Rhodotorula mucilaginosa* - alternative sources of natural carotenoids, lipids, and enzymes for industrial use. *Heliyon*. 2022;8(11):e11505. doi: 10.1016/j.heliyon. 2022.e11505
7. Wirth F, Goldani LZ. Experimental *Rhodotorulosis* infection in rats. *Apmis*. 2012;120(3): 231-235. doi: 10.1111/j.1600-0463.2011.02829.x
8. Gualberto NC, Pedreira Nogueira J, de Souza da Silva A, Barbosa PF, Morais Santana Matos C, Rajan M, Santos Leite Neta MT, Narain N. Optimization of the biotechnological process using *Rhodotorula mucilaginosa* and acerola (*Malpighia emarginata* L.) seeds for the production of bioactive compounds. *LWT*. 2022;60:113190. doi: 10.1016/j.lwt. 2022.113190
9. Mannazzu I, Landolfo S, Lopes da Silva T, Buzzini P. Red yeasts and carotenoid production: outlining a future for non-conventional yeasts of biotechnological interest. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 2015;31:1665-1673. doi: 10.1007/s11274-015-1927-x
10. Maoka T. Carotenoids as natural functional pigments. *Journal of Natural Medicines*. 2020;74(1):1-16. doi: 10.1007/s11418-019-01364-x
11. Jach ME, Serefko A, Ziaja M. Yeast protein as an easily accessible food source. *Metabolites*. 2022;12(1):63. doi: 10.3390/metabo12010063
12. Matassa S, Boon N, Pikaar I, Verstraete W. Microbial protein: future sustainable food supply route with low environmental footprint. *Microbial Biotechnology*. 2016;9(5):568-575. doi: 10.1111/1751-7915.12369
13. Sheth U, Patel S. Production, Economics, and Marketing of Yeast Single Cell Protein. In: *Food Microbiology Based Entrepreneurship: Making Money from Microbes*. Singapore: Springer Nature Singapore Pte Ltd.; 2023. pp. 133-152. doi: 10.1007/978-981-19-5041-4_8
14. Ritala A, Häkkinen ST, Toivari M, Wiebe MG. Single cell protein-state-of-the-art, industrial landscape and patents 2001-2016. *Front. Microbiol*. 2017;8:2009. doi: 10.3389/fmicb.2017.02009
15. Michalik B, Biel W, Lubowicki R, Jacyno E. Chemical composition and biological value of proteins of the yeast *Yarrowia lipolytica* growing on industrial glycerol. *Can. J. Anim. Sci*. 2014;94(1):99-104. doi: 10.4141/cjas2013-05
16. Pang Y, Zhang H, Wen H, Wan H, Wu H, Chen Y, Li S, Zhang L, Sun X, Li B, Liu X. Yeast probiotic and yeast products in enhancing livestock feeds utilization and performance: An overview. *Journal of Fungi*. 2022;8(11):1191. doi: 10.3390/jof8111191
17. Agboola JO, Lapeña D, Øverland M, Øverlie Arntzen M, Mydland LT, Øvrum Hansen J. Yeast as a novel protein source-Effect of species and autolysis on protein and amino acid digestibility in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*. 2022;546:737312. doi: 10.1016/j.aquaculture.2021.737312
18. Barra M, Llanos-Rivera A, Cruzat F, Pino-Maureira N, González-Saldía R. The marine fungi *Rhodotorula* sp. (Strain CNYC4007) as a potential feed source for fish larvae nutrition. *Marine Drugs*. 2017;15(12):369. doi: 10.3390/md15120369
19. Chen XQ, Zhao W, Xie S-W, Xie J-J, Zhang Z-H, Tian L-X, Liu Y-J, Niu J. Effects of dietary hydrolyzed yeast (*Rhodotorula mucilaginosa*) on growth performance, immune response, antioxidant capacity and histomorphology of juvenile Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Fish & Shellfish Immunology*. 2019;90:30-39. doi: 10.1016/j.fsi.2019.03.068
20. Khrapova AV, Soprunova OB. Skrining novykh shtammov drozhzhey dlya polucheniya kormovogo belka [The screening new strains of yeast for reception of fodder protein]. *Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra Rossiyskoy Akademii Nauk*. 2011;13(5-3):210-213. In Russian

21. Bab'eva IP, Chernov IJu. *Biologiya drozhzhey* [Yeast biology]. Moscow: Tovarishestvo Nauch. Izd. KMK Publ.; 2004. 239 p.
22. Maksimova IA. *Rukovodstvo k prakticheskim zanyatiyam po biologii drozhzhey* [Guide to practical exercises in yeast biology]. Tula: Grif i K. Publ.; 2006. 96 p. In Russian
23. Kudryavtsev VI. *Sistematika drozhzhey* [Yeast taxonomy]. Moscow: AN SSSR Publ.; 1954. 428 p. In Russian
24. Kurtzman, C. The yeasts: a taxonomic study / Kurtzman C, Fell JW, Boekhout T, editors. Netherlands: Elsevier; 2011. 2071 p.
25. Zhou YJ., Buijs NA, Zhu Z, Siewers JQ, Nielsen J. Production of fatty acid-derived oleochemicals and biofuels by synthetic yeast cell factories. *Nature Communications*. 2016;7:1-44. doi: 10.1038/ncomms11709. In Russian
26. Netrusov AI. *Praktikum po mikrobiologii* [Workshop on microbiology]. Moscow: Akademiya Publ.; 2005. 608 p. In Russian
27. Egorov NS. *Rukovodstvo k prakticheskim zanyatiyam po mikrobiologii* [Guide to practical lessons in microbiology]. 3rd ed. Moscow: Moscow State University Publ.; 1995. 224 p. In Russian
28. Savchik AV, Novik GI. Karotinoidsintezirujushhie drozhzhevye griby i ih primeneniye v biotekhnologii (obzor literatury) [Carotene-producing yeast-like fungi and their application in biotechnology (survey)]. *Pishhevaya Promyshlennost': Nauka i Tekhnologii*. 2021;13(3):70-83. In Russian
29. Igreja WS, Andrade Maia F, Santos Lopes A, Campos Chisté R. Biotechnological production of carotenoids using low cost-substrates is influenced by cultivation parameters: A review. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021;22(16):8819. doi: 10.3390/ijms22168819
30. GOST 20083-74. *Drozhzhi kormovye. Tehnicheskie usloviya* [Feedingstaffs yeast. Specifications]. Moscow: GOST Publ.; 1993. 60 p. In Russian
31. MU 2620-82. *Metodicheskie ukazaniya po gigenicheskoy otsenke mikrobnnykh sredstv zashchity rasteniy ot nasekomykh i bolezney na osnove nesporoobrazuyushchikh mikroorganizmov. Metodicheskie ukazaniya (utv. Minzdravom SSSR 22.10.1982)* [Guidelines for the hygienic assessment of microbial plant protection products against insects and diseases based on non-spore-forming microorganisms. Guidelines (approved by the Ministry of Health of the USSR on 22/10/1982)]. Kiev: Ministry of Health of the USSR; 1982. 23 p. In Russian
32. GOST 33044-2014. *Printsipy nadlezhashchey laboratornoy praktiki s popravkoy* [Principles of good laboratory practice. as amended]. Moscow: Standartinform Publ.; 2019. 16 p. In Russian
33. Mironov AN. *Rukovodstvo po provedeniyu doklinicheskikh issledovaniy lekarstvennykh sredstv* [Guidelines for conducting preclinical studies of drugs]. Moscow: Grif i K. Publ.; 2012. 944 p. In Russian
34. Nilsson RH, Anslan S, Bahram M, Wurzbacher C, Baldrian P, Tedersoo L. Mycobiome diversity: High-throughput sequencing and identification of fungi. *Nature Reviews Microbiology*. 2019;17(2):95-109. doi: 10.1038/s41579-018-0116-y
35. Zhang L, Xiao M, Wang H, Gao R, Fan X, Brown M, Gray TG, Kong F, Xu Y-C. Yeast identification algorithm based on use of the Vitek MS system selectively supplemented with ribosomal DNA sequencing: proposal of a reference assay for invasive fungal surveillance programs in China. *Journal of Clinical Microbiology*. 2014;52(2):572-577. doi: 10.1128/jcm.02543-13
36. Machado WRC, Murari CS, Ferrarezi Duarte AL, Del Bianchi BL. Optimization of agro-industrial coproducts (molasses and cassava wastewater) for the simultaneous production of lipids and carotenoids by *Rhodotorula mucilaginosa*. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*. 2022;102342. doi: 10.1016/j.bcab.2022.102342
37. Rodrigues TVD, Amore TD, Teixeira EC, Fernandes de Medeiros Burkert J. Carotenoid production by *Rhodotorula mucilaginosa* in batch and fed-batch fermentation using

- agroindustrial byproducts. *Food technology and Biotechnology*. 2019;57(3):388. doi: 10.17113/ftb.57.03.19.6068
38. Gogoleva IV. Matematicheskaya model' skorosti rosta mikroorganizmov putem regulirovaniya stepeni aeratsii v pitatel'noy srede [Mathematical model of the growth rate of microorganisms by regulating the degree of aeration in the nutrient medium]. *Nauka i Obrazovaniye: Novoye Vremya*. 2019;(2):56-59. In Russian
 39. Firsova MS, Yevgrafova VA, Potekhin AV. Podbor pitatel'noy sredy i optimizatsiya rezhima glubinnogo kul'tivirovaniya Avibacterium paragallinarum [Selection of nutrient medium and optimization of the regime of deep cultivation of Avibacterium paragallinarum]. *Veterinariya Segodnya*. 2019;29(2):12-16. doi: 10.29326/2304-196X-2019-2-29-12-16. In Russian
 40. Kolpakova VV, Ulanova RV, Kulikov DS, Gulakova VA, Vasilyeva LV, Berestovskaya YuYu, Cheremnykh EG, Ashikhmin AA. Ispol'zovaniye ekologicheski bezopasnogo mikromitseta roda Rhodotorula dlya polucheniya kormovogo karotinsoderzhashchego kontsentrata [Use of environmentally safe micromycetes of the genus Rhodotorula to obtain fodder carotene-containing concentrate]. *Úg Rossii: ékologiya, razvitiye*. 2022;17(4):61-78. doi: 10.18470/1992-1098-2022-4-61-78. In Russian
 41. Campos-Valdez A, Kirchmayr MR, Barrera-Martínez I, Casas-Godoy L. Sustainable production of single-cell oil and protein from wastepaper hydrolysate: identification and optimization of a Rhodotorula mucilaginosa strain as a promising yeast. *FEMS Yeast Research*. 2023;23:foad044. doi: 10.1093/femsyr/foad044
 42. Díaz-Vázquez D, Orozco-Nunnally DA, Yebra-Montes C, Senés-Guerrero C, Gradilla-Hernández MS. Using yeast cultures to valorize tequila vinasse waste: An example of a circular bioeconomy approach in the agro-industrial sector. *Biomass and Bioenergy*. 2022;161:106471. doi: 10.1016/j.biombioe.2022.106471
 43. Sapunova LI, Kulish SA, Lobanok AG, Tamkovich OI, Erkhova LV, Shareiko NA, Razumovsky NP, Karelin VV. Polucheniye i otsenka effektivnosti primeneniya sukhoy kormovoy dobavki "Poliekt" v proizvodstvennykh usloviyakh [Production and farm feeding trials of dry fodder additive "Polyact"]. *Mikrobynye Biotekhnologii: Fundamental'nyye i Prikladnyye Aspekty*. 2020;226-243. In Russian
 44. Coutinho JOPA, Quintanilha MF, Campos MRA, Ferreira E, de Menezes GCA, Rosa LH, Rosa CA, Vital KD, Fernandes SOA, Cardoso VN, Nicoli JR, Tiago FCP, Martins FS. Antarctic strain of Rhodotorula mucilaginosa UFMGCB 18,377 attenuates mucositis induced by 5-fluorouracil in mice. *Probiotics and Antimicrobial Proteins*. 2022;14(3):486-500. doi: 10.1007/s12602-021-09817-0
 45. Coutinho JOPA, Peixoto TS, de Menezes GCA, Carvalho CR, Ogaki MB, Gomes ECQ, Rosa CA, Rosa LH, Arantes RME, Nicoli JR, Tiago FCP, Martins FS. *In vitro* and *in vivo* evaluation of the probiotic potential of Antarctic yeasts. *Probiotics and Antimicrobial Proteins*. 2021;13(5):1338-1354. doi: 10.1007/s12602-021-09758-8

Информация об авторах:

Луценко Анна Викторовна, канд. биол. наук, доцент кафедры клинической иммунологии с курсом последипломного образования, Астраханский государственный медицинский университет Минздрава России; доцент кафедры прикладной биологии и микробиологии, Астраханский государственный технический университет (Астрахань, Россия).

<https://orcid.org/0000-0001-8423-335>.

E-mail: ahrapova@yandex.ru

Сопрунова Ольга Борисовна, д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой прикладной биологии и микробиологии, Астраханский государственный технический университет (Астрахань, Россия).

<https://orcid.org/0000-0002-5710-6362>.

E-mail: soprunova@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Anna V. Lutsenko, Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor of the Department of clinical immunology with a postgraduate course, Astrakhan State Medical University of the Ministry of Health of Russian Federation; Associate Professor, Department of applied biology and microbiology, Astrakhan State Technical University (Astrakhan, Russian Federation).
<https://orcid.org/0000-0001-8423-335>.

E-mail: ahrapova@yandex.ru

Olga B. Soprunova, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of the department of applied biology and microbiology, Astrakhan State Technical University (Astrakhan, Russian Federation).
<https://orcid.org/0000-0002-5710-6362>.

E-mail: soprunova@mail.ru

The authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 22.08.2023;
одобрена после рецензирования 14.03.2024; принята к публикации 19.05.2025*

*The article was submitted 22.08.2023;
approved after reviewing 14.03.2024; accepted for publication 19.05.2025*

БОТАНИКА

Original article

UDC 579.64

doi: 10.17223/19988591/70/4

Bark anatomy of chosenia (*Salix arbutifolia*, Salicaceae): origin of cuticular cracks and mechanism of cork abscission

Ekaterina L. Kotina¹, Konstantin I. Skvortsov², Alexei A. Oskolski³

^{1, 2, 3} Komarov Botanical Institute, Saint Petersburg, Russian Federation

¹ Saint Petersburg State Forestry University, Saint Petersburg, Russian Federation

³ Department of Botany and Biotechnology, University of Johannesburg, South Africa

¹ <https://orcid.org/0000-0002-6961-329X>, elkotina@gmail.ru

² <https://orcid.org/0000-0001-9558-2573>, k.i.skvortsov@yandex.ru

³ <https://orcid.org/0000-0001-6205-8492>, aoskolski@uj.ac.za

Abstract. The microscopic structure of the bark of chosenia (*Salix arbutifolia*) has been examined in detail. Its bark exhibits several anatomical traits characteristic of other *Salix* species, including the presence of phellem cells with thick lignified walls in the first periderm coupled with exclusively non-sclerified phellem cells in subsequent periderms. Detailed anatomical observations confirmed that these thick-walled cells belong to the periderm rather than to the multiple epidermis, as some authors have suggested. *S. arbutifolia* is similar to *S. cardiophylla*, its closest phylogenetic relative, in possessing an exceptionally thick cuticle on the epidermis of young twigs. This cuticle undergoes tangential expansion and thickening during the vertical contraction and horizontal stretching of epidermal cells. The openings observed on the cuticular surface of *S. arbutifolia* are expansion cracks (i.e., ruptures in the protective tissues subtended by newly formed periderm) rather than lenticels (i.e., transformed parts of the existing periderm). In the subsequent periderms of chosenia, the phellem is subdivided into an outer layer of thin-walled (phelloid) cells and an inner layer of densely packed cells with thicker walls. The outer phellem layers facilitate the separation and shedding of bark flakes, while the inner phellem layers protect the bark surface exposed after their abscission. Thus, the two-layered phellem enables the regular shedding of the outer regions of the rhytidome, contributing to the shaggy appearance of mature bark - a distinctive feature of *S. arbutifolia* compared to other *Salix* species.

The article contains 7 Figures, 2 Tables, 47 References.

Keywords: *Salix*, chosenia, bark, periderm, phellem, phelloid cells

Fundings: this work was supported by Russian Science Foundation and the Saint Petersburg Science Foundation (Grant No. 23-24-10064, <https://rscf.ru/project/23-24-10064/>).

Acknowledgments: we are grateful to the Russian Science Foundation and the Saint Petersburg Science Foundation (Grant No. 23-24-10064, <https://rscf.ru/project/23-24-10064/>) for support. The third author is thankful to the University of Johannesburg for providing access to information sources and communication resources required for this study.

For citation: Kotina EL, Skvortsov KI, Oskolski AA. Bark anatomy of chosenia (*Salix arbutifolia*, Salicaceae): origin of cuticular cracks and mechanism of cork abscission. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;70:77-93. doi: 10.17223/19988591/70/4

Научная статья

УДК 579.64

doi: 10.17223/19988591/70/4

Анатомия коры чозении (*Salix arbutifolia*, Salicaceae): происхождение кутикулярных трещин и механизм опадения пробки

**Екатерина Леонидовна Котина¹, Константин Игоревич Скворцов²,
Алексей Асафьевич Оскольский³**

^{1, 2, 3} Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

¹ Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет,
Санкт-Петербург, Россия

³ Кафедра ботаники и биотехнологии растений, Университет Йоханнесбурга,
Южная Африка

¹ <https://orcid.org/0000-0002-6961-329X>, elkotina@gmail.ru

² <https://orcid.org/0000-0001-9558-2573>, k.i.skvortsov@yandex.ru

³ <https://orcid.org/0000-0001-6205-8492>, aoskolski@uj.ac.za

Аннотация. Подробно изучена микроскопическая структура коры чозении (*Salix arbutifolia*). Ее кора обладает рядом анатомических особенностей, характерных и для других видов *Salix*, включая наличие клеток феллемы с утолщенными одревесневшими стенками в первой перидерме в сочетании с несклерифицированными клетками феллемы в последующих перидермах. Подробные анатомические наблюдения подтвердили, что эти толстостенные клетки относятся к перидерме, а не к многослойному эпидермису, как предполагали некоторые исследователи. *S. arbutifolia* похожа на *S. cardiophylla*, филогенетически самый близкий, тем, что имеет исключительно толстую кутикулу на эпидермисе молодых веточек. Эта кутикула подвергается тангенциальному расширению и утолщению во время вертикального сжатия и горизонтального растяжения клеток эпидермиса. Крапинки и рубцы, наблюдаемые на кутикулярной поверхности *S. arbutifolia*, являются вертикальными разрывами (т.е. просветы в защитных тканях, под которыми закладывается новая перидерма), а не чечевичками (т.е. трансформированными частями существующей перидермы). В последующих перидермах чозении феллема подразделяется на внешний слой тонкостенных (феллоидных) клеток и внутренний слой плотно упакованных клеток с более толстыми стенками. Наружные слои феллемы служат для отделения и сбрасывания чешуек коры, а внутренние защищают её обнажающуюся поверхность. Таким образом, двухслойная феллема обеспечивает регулярное опадение внешних участков ритидома, что приводит к появлению лохматой зрелой коры, отличительной черты *S. arbutifolia* по сравнению с другими видами *Salix*.

Ключевые слова: *Salix*, чозения, кора, перидерма, феллема, феллоидные клетки

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке Российского научного фонда и Санкт-Петербургского научного фонда (грант № 23-24-10064, <https://rscf.ru/project/23-24-10064/>).

Благодарности: мы благодарны Российскому научному фонду и Санкт-Петербургскому научному фонду (грант № 23-24-10064, <https://rscf.ru/project/23-24-10064/>) за поддержку. Третий автор выражает благодарность Университету Йоханнесбурга за предоставление доступа к источникам информации и коммуникационным ресурсам, необходимым для этого исследования.

Для цитирования: Kotina E.L., Skvortsov K.I., Oskolski A.A. Bark anatomy of *chosenia* (*Salix arbutifolia*, Salicaceae): origin of cuticular cracks and mechanism of cork abscission // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 70. С. 77–93. doi: 10.17223/19988591/70/4

Introduction

Chosenia (*Salix arbutifolia* Pall.) is a tall tree commonly found on alluvial deposits in river valleys throughout Northeast Asia. This species is unique in the region for forming forests and maintaining its tree form even within the tundra zone north of the Arctic Circle [1]. The extensive range of *chosenia* extends from Lake Baikal and the Lena River to the Pacific coast of Asia, and from Korea and Northeast China to the Chukchi Peninsula.

S. arbutifolia is distinguished from other *Salix* species by the structure of its vegetative buds, as well as its wind pollination and floral traits, which include pendant catkins, short staminal filaments, and the absence of nectaries associated with this syndrome. Based on these differences, Nakai [2] classified *Chosenia* as a separate, monospecific genus. However, this generic segregation from *Salix* has not been supported by molecular evidence [3-6] and is accepted by most modern taxonomists [7-10].

While certain features of bark appearance are widely utilized in the systematics of willows (e.g., [7, 11, 12]), the diversity of bark microstructure within the genus *Salix*, as well as among other members of the Salicaceae family, remains underexplored. The bark anatomy of several *Salix* species has been investigated by various researchers [13-20]. Notably, the microstructure of the bark in *S. arbutifolia* has been examined in detail by Malychenko [21] and by Eremin and Kopanina [13]. However, several important aspects of the bark anatomy of this species remain unclear.

The shaggy appearance of mature bark, characterized by detached strips of rhytidome, is regarded by Skvortsov [11] as a distinguishing feature of *S. arbutifolia*, which is rare among most willows, with the exception of *Salix triandra* and a few related species. Anatomical data from other plants exhibiting peeling bark [22-25] suggest that this bark architecture involves the presence of regular separation layers - specifically, layers of fragile tissues that facilitate the regular abscission of the outer portions of the bark. These layers are typically associated with protective layers of dense (usually sclerified) tissues that cover the surfaces exposed after the outer bark is shed. Malychenko's [21] observations indicate that the distribution of separation and protective tissues in mature bark can vary among different *Salix* species: while the rhytidome strips in *chosenia* peel along

a few outermost cell rows of phellem in subsequent periderms, in *S. triandra*, they are abscised along the collapsed phloem. However, Malychenko [21] has not described the structural differences between the cells forming the separation layer and the protective layer in the phellem of *Chosenia* in sufficient detail.

Also, the available data on the structure of young shoots of *Chosenia* [13, 21] indicate the presence of a prominent thick solid layer (approximately 15-20 μm) covering the surface of its twigs. Malychenko [21] suggested that this covering layer consists of the thicker outer walls of epidermal cells, while Eremin and Kopanina [13] consider it to be a cuticle. Further anatomical examination is necessary to clarify its nature.

The presence of small diamond-like spots has been observed on the surface of *Chosenia* twigs (e.g., [1]). These spots, typically found on willow twigs, are commonly referred to as lenticels (e.g., [26]). However, it is challenging to accept that lenticels, which are transformed portions of the periderm [27-29], can be located on a surface covered by epidermis. Therefore, the morphological nature and origin of lenticel-like spots on the twig bark of *Chosenia* and other *Salix* species require further clarification.

Although the bark is literally in front of the eyes of any botanist, its appearance attracts very little attention from plant researchers. Consequently, the relationships between the macro- and microstructure of bark remain poorly understood. To date, Whitmore has made the most significant contributions to this field [30-33]. He identified seven macromorphological types of bark along with associated anatomical characteristics. Unfortunately, this classification is challenging to apply due to the lack of sufficient illustrations in his publications.

Recently, Shtein et al. [24] proposed a classification of four architectural bark types, referred to as stretched, exfoliating, furrowed, and peeling barks, which can be identified by their macroscopic traits. These types represent four possible combinations of binary states based on two features: (1) the ability or inability of the outermost layers of bark to maintain continuity during tangential expansion, and (2) the presence or absence of separation layers. This classification raises further questions regarding the mechanisms of bark expansion and abscission, as these processes significantly influence the appearance of the bark.

This study aims to elucidate the relationships between macroscopic appearance and microstructure of the bark of *Chosenia* (*S. arbutifolia*) through a detailed anatomical examination. Additionally, we seek to evaluate the significance of certain bark traits for the systematics and diagnostics of the boreal Salicaceae.

Material and methods

The bark samples collected from the twigs, branches, and trunks of *S. arbutifolia* were gathered by the second author during the 2023 field season in the mainland of the Kamchatka Territory, specifically in the Olyutorsky district (Table 1). These samples, along with herbarium vouchers, are deposited at the Komarov Botanical Institute in St. Petersburg, Russia.

From each tree, portions of twigs and branches of varying ages (Fig. 1), as well as pieces of mature bark have been collected from the trunks at approximately 30 cm above the ground, were gathered and preserved in 70% alcohol.

Table 1

Information on samples and locations of their collection

Sample number	Locality	Geographic coordinates	Habitat	Tree height H and maximum diameter $D_{\max}$
KS6_23	NE of Achaivayam village, Apuka river valley	61°00'46"N, 170°31'14"E	Poplar and chosenia open forests on pebble deposits	$H = 4$ m, $D_{\max} = 9.2$ cm
KS14_23	S of Srednie Pakhachi village, Pakhacha river valley	60°49'25"N, 169°03'54"E	Chosenia forest with sparse herb layer	$H = 8$ m, $D_{\max} = 12$ cm
KS23_23	S of Srednie Pakhachi village, Pakhacha river valley	60°49'25"N, 169°03'54"E	Chosenia forest with sparse herb layer	$H = 6.5$ m, $D_{\max} = 8$ cm
KS24_23	S of Srednie Pakhachi village, Pakhacha river valley	60°49'25"N, 169°03'54"E	Chosenia forest with sparse herb layer	$H = 7$ m, $D_{\max} = 10.5$ cm

Note. KS = Konstantin Skvortsov, abbreviation of collector and his reference number.

Additionally, photographs of the bark surface from different sections of these trees were taken in the field. For a comparative study of bark morphology, we also examined the chosenia trees cultivated in the Dendrarium of the Komarov Botanical Institute.



Fig. 1. The bark appearance at different stages of development: A-B Twigs under a stereomicroscope. A - current year's twig. Scale = 1 mm, B - 1-year-old twig. Scale = 1 mm (samples from Dendrarium), C-E The photographs were taken during field work, C - age-related changes in the periderm between 3- and 4-year-old twigs. Scale = 5 mm (KC24-23), D - Lanceolate to diamond-like shape cracks on thin trunk. Scale = 8 mm (KC14-23), E - the bark surface of a mature trunk (KC24-23)

Transverse and longitudinal (radial and tangential) sections of the bark were prepared using a freezing microtome (Ernst Leitz GMBH, Wetzlar, Germany). Unstained sections were mounted in glycerol and examined under a light microscope. Other sections were stained with a mixture of alcian blue/safranin (1:1) and subsequently mounted in Canada balsam. The maceration of secondary phloem was done in Jeffrey's solution for 24 hours prior to mounting the macerated material in glycerol.

Sections were examined using an Olympus CX-43 and BX-51 microscope (Olympus, Japan). Suberin and lignin were assessed for their autofluorescence [34-36] using the Olympus BX-51 microscope equipped with a fluorescence filter cube for ultraviolet excitation (wideband) U-MWU2. Additionally, histochemical tests were conducted using Sudan IV [37] for suberin and phloroglucinol/hydrochloric acid [38] for lignin on hand-made and freezing microtome bark sections.

Digital images and measurements of anatomical samples were captured using an Olympus DP74 digital camera (Olympus Corp., Japan) with cellSens Standard 4.1 software (Olympus, Japan). The bark macrostructure of young stems was examined under a Zeiss Stemi 2000 CS stereomicroscope, also equipped with the Olympus DP74 digital camera.

Results

The surfaces of twigs and young stems (up to approximately 2 cm in diameter) are typically smooth and usually glabrous; however, pubescence with simple hairs may occasionally be noticeable near the bud attachments (Figs. 1, A, 1, B). Their coloration ranges from green to yellow, with red to brown areas, and in some instances, they may be entirely red. The young twigs and stems often exhibit a glossy appearance, but in certain cases, a bluish-white coating (presumably wax) may develop on the stem surface. On thicker stems (greater than 2 mm in diameter), lanceolate to diamond-shaped pale brown superficial cracks, approximately 0.5 mm in width, are present. These cracks are sometimes arranged in vertical or slightly diagonal series.

The epidermis is uniseriate and primarily composed of upright rectangular cells measuring 5-13 μm in tangential size and 8-33 μm in radial size on current-year twigs (Figs. 2, A, 2, B). On two-year-old twigs, the epidermis consists mainly of square cells, which range from 6-26 μm in tangential size and 9-19 μm in radial size. In contrast, three-year-old and older twigs exhibit predominantly dome-like, cone-like, and flattened cells, with tangential sizes of 9-27 μm and radial sizes of 4-19 μm . Notably, the radial size of epidermal cells tends to decrease in older twigs, while their horizontal size increases with age (Figs. 2, C, 2, D and Fig. 3). The epidermis is covered by a prominent cuticle, which measures 7-23 μm in thickness on annual twigs and can reach up to 27 μm on older twigs (Table 2, Fig. 4). The thickness of the cuticle generally increases with age (Table 2). In unstained sections, a saturated yellow outer layer of the cuticle and a pale yellowish inner layer, with a gradual transition between them, are discernible. In stained sections, the colors range from saturated yellow to pale crimson. In the cuticle of older twigs, light dome- or cone-like portions

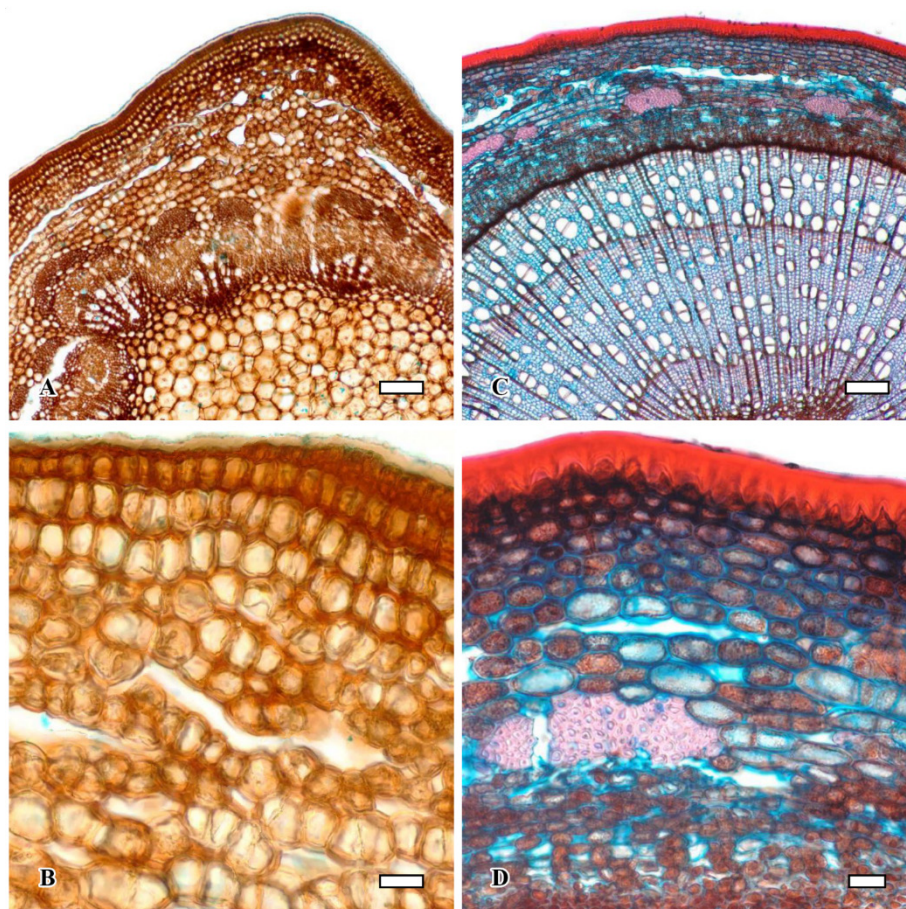


Fig. 2. A-D Transverse section, A-B current year's twig, cuticle and epidermis:
A - scale = 100 μm , B - scale = 20 μm , C-D 4-years-old twig with thick cuticle:
C - scale = 100 μm , D - scale = 20 μm

of the inner layer can be distinguished over the adjacent epidermal cells. The cuticle and epidermis are interrupted by expansion cracks that occur with an increase in stem circumference (Figs. 5, B, 5, C). Stomata are not present in the epidermis.

The cortex consists of 10 to 15 layers of isodiametric parenchyma cells. Vertically elongated cells, which could be attributed to cortical collenchyma, were not observed. The outer cortical region contains 4 to 7 layers of smaller parenchyma cells, measuring 8 to 20 μm in tangential diameter (average 14.5 μm), without prominent intercellular spaces. In contrast, the deeper part of the cortex is composed of larger cells, ranging from 15 to 42 μm in tangential diameter (average 21.6 μm), which are loosely arranged and feature prominent intercellular spaces (Fig. 2, A). The dilatation of the cortex is influenced by the expansion and anticlinal divisions of parenchyma cells, forming strands of 2 to 8 cells,

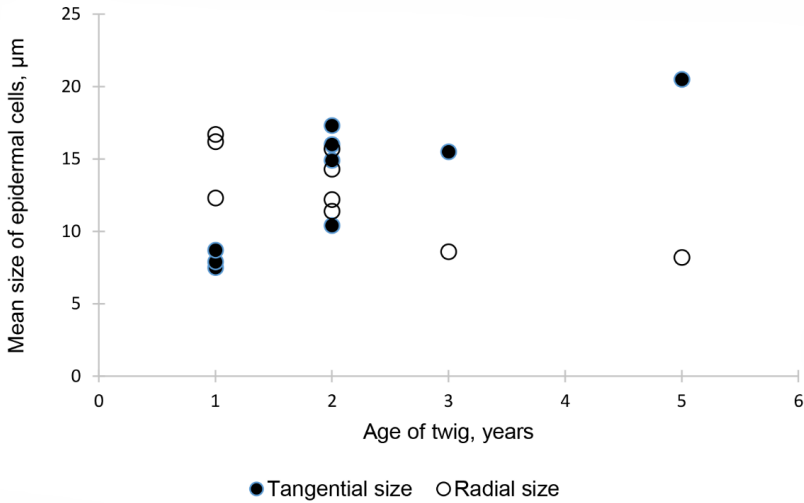


Fig. 3. Age transformations of epidermal cell size and cuticle thickness in *S. arbutifolia*. Average tangential (dots) and radial (circles) sizes of epidermal cells plotted against the twig age

as well as by the enlargement of intracellular spaces (Fig. 2, C). Druses occasionally occur in dilated cortical parenchyma cells, while sclereids were not observed.

Table 2

Size of epidermal cells and cuticle thickness on the twigs of different age and diameter

Sample. Age of twig	Twig diameter, mm	Cuticle thickness, μm mean/min-max	Size of epidermal cells, μm mean/min-max	
			Tangential size	Radial (vertical) size
KC6-23				
1 year	2.1-2.3	9.4/7.3-11.2	7.5/4.9-10.9	16.2/13.6-19.3
2 year	4.7-4.8	16.2/13.6-19.3	14.9/10.2-23.3	11.4/8.7-14.1
KC14-23				
1 year	1.8-2.2	18.7/14.6-22.6	7.9/5.5-11.3	12.3/9.3-16.7
2 years	4.5	20.1/17.0-23.7	16.0/9.5-26.6	15.7/11.6-21.6
KC23-23				
1 year	1.5-1.6	15.7/13.2-18.1	8.7/5.4-13.3	16.7/7.8-33.0
3 years	2.4-2.6	20.2/16.7-27.2	15.5/9.0-26.6	8.6/4.3-12.5
5 years	6.4-6.5	22.5/14.5-26.5	20.5/12.5-27.0	8.2/4.8-13.9
KC24-23				
2 years	1.6	14.7/12.3-17.1	10.4/6.0-15.0	14.3/10.4-18.8
3 years	2.3-2.8	23.2/17.2-26.2	17.3/11.1-24.9	12.2/8.5-16.9

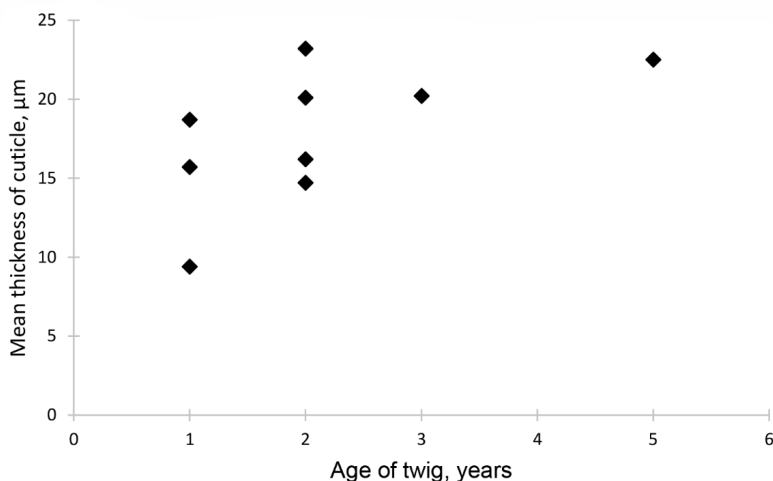


Fig. 4. Average thickness of cuticle plotted against the twig age

Protophloem fibers with thin walls (Fig. 2, A) are arranged in a nearly continuous 3-4-seriate band in 1-2-year-old twigs, while in older twigs, they are thick-walled and found in separated clusters of 4 to 50 or more fibers (Fig. 2, D).

The bark on branches and thin trunks (approximately 3 to 5 cm in diameter) is green or greenish-brown, sometimes pale brown, exhibiting a smooth to rugose texture (Figs. 1, C, 1, D). It features shallow vertically elongated fissures measuring 1-3 mm, lanceolate to diamondshaped sometimes with a darker center. The margins of the cracks occasionally reddish. Lenticels are absent. In some instances, structures resembling lenticels were observed; however, upon closer examination, they were identified as cracks with a darker center. The bark on thicker branches and trunks (greater than approximately 5-7 cm in diameter) varies from brownish to gray, displaying a rugose texture with V-shaped, narrow vertical fissures (less than 1 cm wide). These fissures form flattened ridges approximately 1-3 cm in width and can extend 5-50 cm or more in length when still in tight contact with the underlying layers. In the superficial layers, these

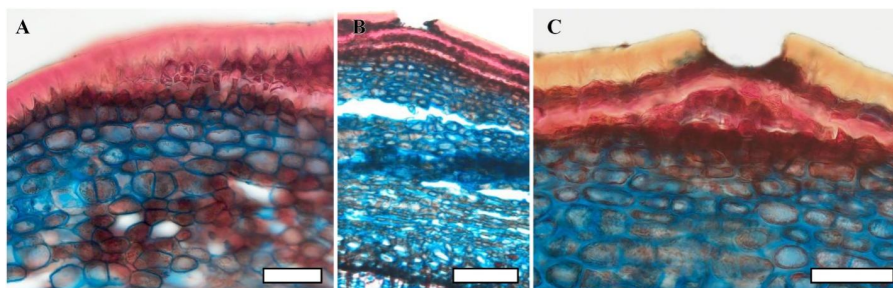


Fig. 5. Transverse section (KC24-23), A - epidermis and first periderm initiation in 3-years-old twig Scale = 50 μm , B-C epidermis with expansion crack, stratified phellum, dilated cortex in 5-years-old twig. B - Scale = 100 μm , C - Scale = 50 μm

ridges develop horizontal cracks and become detached, resulting in shaggy, curved, ribbon-like flakes measuring 5-15 cm in length (Fig. 1, E).

The first periderm is primarily initiated in the subepidermal layer of cortical parenchyma, with some development occurring in the epidermis, in 3-year-old twigs (Fig. 5, A). This periderm persists beneath the epidermis even in more mature bark, up to 6-7 years of age. The phellem typically consists of a single layer of dome-shaped cells, measuring 10-30 μm in height, with thick (6-18 μm) sclerified outer walls, and 1-3 layers of thin-walled, flattened cells, measuring 3-12 μm in height. Occasionally, the phellem is stratified, featuring 2 to 8 layers of thick-walled cells interspersed with zones of thin-walled cells (Fig. 5, B). The phelloderm comprises one or two rows of thin-walled, flattened cells, measuring 10-20 μm in height.

Subsequent periderms are initiated as short or long arches in the deeper layers of the cortex or secondary phloem. The phellem consists of 8 to 15 layers of thin-walled cells that exhibit no signs of sclerification, while the phelloderm is typically uniseriate, although it may be poorly defined. The outer zone of the phellem is composed of 2 to 4 layers of more or less isodiametric phelloid cells with non-suberized walls, whereas the inner zone consists of 6 to 12 layers of radially flattened cells with suberized walls (Figs. 6, A, 6, B). No crystals were detected.

Rhytidome is reticulate, featuring 2 to 4 (or more; the exact number is difficult to determine due to the brittle and crumbling nature of the structure) zones of secondary phloem or cortex, which are separated by successive periderms (Fig. 6, C). The abscised flakes of outer bark are shed along the outer phellem zone, composed of phelloid cells.

Secondary phloem comprises bands of conductive elements interspersed with axial parenchyma, which consists of 8 to 20 tangential layers. These are alternated with bands of phloem fibers associated with crystalliferous axial parenchyma, containing 4 to 8 tangential layers (Fig. 7, A). The transition from conducting to non-conducting secondary phloem is gradual. The obliteration of the sieve tubes occurs within 9 to 15 tangential bands that contain these elements.

In conducting secondary phloem, the sieve tube members measure 30-48 μm in tangential diameter, with lengths ranging from 140 to 434 μm (average 268 μm). The sieve plates can be simple or compound, featuring 4-10 sieve areas located on oblique cross walls. Axial parenchyma is organized in strands of 6 to 18 cells, exhibiting a brown content that stains red-brown with safranin and alcian blue. Phloem fibers are relatively long, measuring between 474 and 1360 μm (average 874 μm) in length. Their walls are thick and double-layered. Crystalliferous cells, associated with the fibers, contain prismatic crystals (Fig. 7, A). Secondary phloem rays are uniseriate (Fig. 7, B) and are primarily composed of procumbent cells, with rare square cells observed in radial sections.

Dilation of the non-conducting secondary phloem occurs due to tangential stretching of both axial parenchyma and phloem rays (Fig. 6, C). Anticlinal divisions of ray cells give rise to 2- and 3-seriate rays, which are found in the outermost regions of the dilated phloem cells. Starch grains are abundant in the

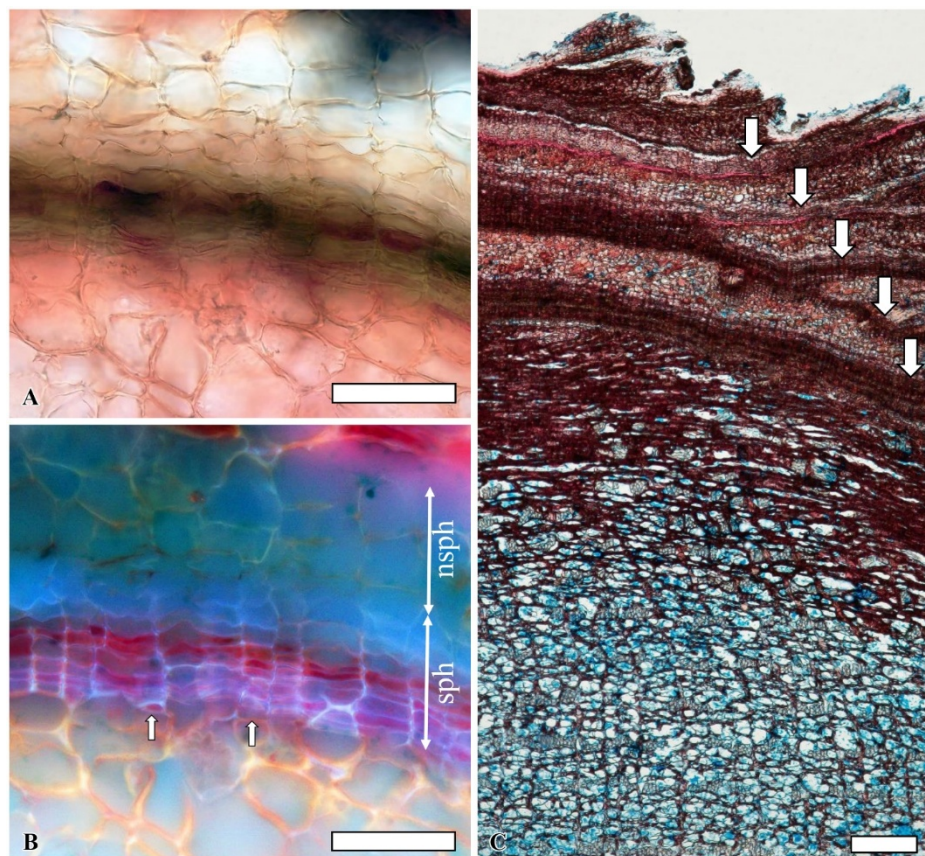


Fig. 6. A-B Subsequent periderm. Scale = 50 μm (fresh samples from the Dendrarium of the Komarov Botanical institute). A - usual light, B - fluorescence. In outer zone of phellem cells with non-suberized walls (nsph), in inner with suberized walls (sph). Blue glow (autofluorescence) indicates presents of suberin in the cell walls. Small arrows pointed to phellogen, phellogen on this photo is not visible. C - rhytidome, non-conducting secondary phloem. Scale = 200 μm (KC14-23)

dilated ray cells. Druses are present in the radial and axial parenchyma of the dilated regions of the phloem. Sclereids are absent.

Discussion

The suite of bark features observed in *S. arbutifolia*, including epidermis with a prominent cuticle, clusters of long secondary phloem fibers arranged in a tangential pattern, abundant crystalliferous axial parenchyma associated with these clusters, compound sieve plates, uniseriate phloem rays, and the formation of rhytidome, is also characteristic of other species of *Salix* and *Populus* studied to date [13-15]. However, the available data on the bark anatomy of other members of the Salicaceae family [39, 40] are insufficient for assessing the taxonomic significance of our findings in the broader context of the entire family.

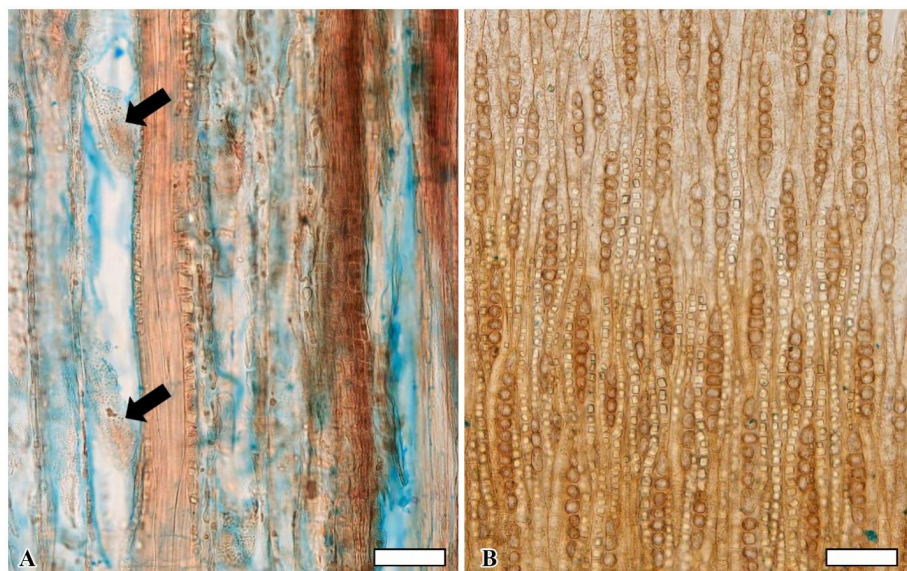


Fig. 7. Secondary phloem: A - radial section, sieve tube with sieve plates (arrows), crystalliferous cells associated with fibers. Scale = 50 μm (KC23-23), B - tangential section, uniseriate rays and crystalliferous cells with prismatic crystals. Scale = 100 μm (KC6-23)

Our observations confirm the presence of an exceptionally thick cuticle (up to 27 μm in thickness) on the epidermis of young twigs in *S. arbutifolia* [13] while the epidermal cells exhibit uniformly thickened walls, contrary to Malychenko's [21] suggestions. Although other *Salix* species also possess a prominent cuticle, its thickness is generally about half that of *S. arbutifolia*. Notably, a similarly thick cuticle (approximately 20 μm) has been reported in *S. cardiophylla*, whose bark Eremin and Kopanina [13] described under the name *Toisusu urbaniana*. This species, native to Japan and Sakhalin, shares similarities with *Chosenia* in both habit and ecological strategy and is considered as the closest relative to *S. arbutifolia* based on molecular phylogenetic data [41]. The presence of a very thick cuticle in both species further supports their close relationship. It is highly likely that this structure plays a role in protecting the bark of young twigs from the formation of ice crystals during the frost season [42, 43]. Such anti-icing protection is especially crucial for *S. arbutifolia* as it is the only tree that extends far north of the Arctic Circle [1].

The cuticle on the twigs of *S. arbutifolia* remains continuous while undergoing tangential expansion over a period of at least five years. Our observations and quantitative data (Table 2) suggest that cuticle thickness also increases significantly as the epidermal cells experience vertical contraction due to tangential stretching. This process is believed to begin with the partial separation of epidermal cells in their upper regions, which is accompanied by the deposition of cuticular outgrowths along the radial cell walls. Consequently, cavities form over the epidermal cells on the lower surface of the cuticle. The cuticular material is then deposited into these cavities by the cells during their vertical contraction. This scenario is supported by the observed pattern of older cuticle, which

features prominent lighter dome- or cone-like portions over the stretched epidermal cells. After the obliteration of the epidermis observed on the five-year-old stems, fragments of cuticle can persist on the cork surface for an extended period (Fig. 5).

The initial periderm of *S. arbutifolia* is distinctly different from its subsequent periderms due to the presence of one or a few rows of cells with thick-walled, lignified walls in its phellem. Kurczyńska [16, cited from: 17] identifies this feature as characteristic of the genus *Salix*. Available data confirm that this trait is present in all willows [13-15], but it is also observed in certain poplars, such as *Populus davidiana* [13].

It should be noted that Kurczyńska [16, cited from 17] interpreted these layers of thick-walled cells as a multiple epidermis rather than as periderm. However, Słupianek et al. [17] did not find any traits of a multiple epidermis in *Salix polaris*, and our data confirm this finding. As we observed in *S. arbutifolia*, the bark on its twigs is covered by a uniseriate epidermis from the very beginning of their formation, while the typical initiation of periderm occurs only in the third year. The phellogen is commonly initiated in the subepidermal cell layer, which is not collinear with the epidermal cells. Thick-walled cells located beneath the epidermis are aligned in radial files with other cells derived from the phellogen. A similar mode of periderm formation has been observed by Słupianek et al. [17] in *S. polaris*. Therefore, we propose that the outer region of the bark on the twigs of *S. arbutifolia*, and likely other *Salix* species, consists of a uniseriate epidermis and the first periderm rather than a multiple epidermis, as suggested by Kurczyńska [16, cited from 17].

Tiny diamond-like light dots appearing on the cuticular surface of the young bark of *S. arbutifolia* as well as other *Salix* species are commonly identified as lenticels (e.g., [21, 26]). However, our observations suggest that these structures are not lenticels but expansion cracks, as defined by Schneider [44], which are ruptures in protective tissues supported by newly formed periderms. Schneider [44] has described their formation in detail for the bark of the lemon tree (*Citrus x limon*). Such mechanism of young bark dilatation undoubtedly occurs in many other taxa, yet these structures are often confused with lenticels. Unlike the expansion cracks, lenticels are the structures of exclusively peridermal origin, specifically the portions of a persistent periderm exhibiting a particular type of phellogen activity [27-29]. While the filling tissue in lenticels is a modified phellem, the expansion cracks may contain non-peridermal tissue, such as cortical tissue. It is possible that the lenses of periderm formed under expansion cracks on young twigs of *S. arbutifolia* can develop into true lenticels found on the bark of older (7-year-old) stems. Further investigation on the relationship between expansion cracks and lenticels during bark dilatation would be of great interest to the field of plant anatomy.

Our observations confirm that Malychenko's data [21] indicated the flakes of the outer rhytidome in *S. arbutifolia* shed from the outermost layer of phellem in subsequent periderms. We found that the cells in this layer possess thin, non-suberized walls, while other phellem cells contain suberin in their walls. Clearly, the suberized cell walls in the inner phellem layer provide protection to the bark

surface exposed after abscission. Therefore, this two-layered phellem can be regarded as a microstructural feature that facilitates the regular abscission of flakes on the mature bark of *S. arbutifolia*. The presence of two layers in phellem is also corroborated by the microphotographs of Eremin and Kopanina [13] for *Chosenia*, although it has not been reported for other species within the Salicaceae family.

The phellem, serving as a separation layer, is the most common characteristic among taxa with peeling bark. This pattern has been observed, for instance, in several species of *Eucalyptus* L'Hér. [45], *Melaleuca* L. [46, 47], *Lonicera* L. [13, 15], *Buddleja* [22, 23], *Cliffortia*, and *Polylepis* [25]. In most of these taxa, however, the sclerified secondary phloem functions as a protective layer, whereas in *Polylepis*, there are no solid protective layers at all. In contrast, in *S. arbutifolia*, we found a well-defined separation layer and a protective layer located within the phellem. This is an uncommon condition that has not yet been reported in other taxa.

Conclusion

S. arbutifolia shares several bark characteristics with other species of *Salix* and *Populus*, including clusters of long secondary phloem fibers arranged in a tangential pattern, crystalliferous axial parenchyma associated with these clusters, compound sieve plates, uniseriate phloem rays, and the formation of rhytidome. However, *S. arbutifolia* is distinctive from most *Salix* species due to its exceptionally thick cuticle. This conspicuous cuticle has also been reported in *S. cardiophylla*, suggesting a close phylogenetic relationship between these two species. The openings observed on the cuticular surface of *S. arbutifolia* are expansion cracks (i.e., ruptures in the protective tissues supported by newly formed periderms) rather than lenticels (i.e., transformed parts of the existing periderm). The first periderm of *S. arbutifolia*, unlike subsequent periderms, consists of thick-walled phellem cells. This layer of thick-walled cells should not be classified as a multiple epidermis, as some authors have suggested. The two-layered phellem, with the outer layer composed of non-suberized thin-walled cells, is a microstructural feature that facilitates the regular abscission of flakes on mature bark. Additionally, there is a well-defined separation layer and a protective layer within the phellem. This condition is uncommon and has not yet been reported in other taxa.

References

1. Moskalyuk TA. *Chosenia arbutifolia* (Salicaceae): life strategies and introduction perspectives. *Siberian Journal of Forest Science*. 2016(3):34-45. doi: 10.15372/SJFS20160304
2. Nakai T. *Chosenia*, a new genus of Salicaceae. *Shokubutsugaku zasshi - Botanical Magazine, Tokyo*. 1920;34(401):66-69. doi: 10.15281/jplantres1887.34.401_66
3. Leskinen E, Alström-Rapaport C. Molecular phylogeny of Salicaceae and closely related Flacourtiaceae: evidence from 5.8S, ITS 1 and ITS 2 of the rDNA. *Plant Systematics and Evolution*. 1999;215(1):209-227. doi: 10.1007/BF00984656
4. Azuma T, Kajita T, Yokoyama J, Ohashi H. Phylogenetic relationships of *Salix* (Salicaceae) based on *rbcL* sequence data. *American Journal of Botany*. 2000;87(1):67-75. doi: 10.2307/2656686

5. Chen JH, Sun H, Wen J, Yang YP. Molecular phylogeny of *Salix* L. (Salicaceae) inferred from three chloroplast datasets and its systematic implications. *Taxon*. 2010;59(1):29-37. doi: 10.1002/tax.591004
6. He XD, Wang Y, Lian JM, Zheng JW, Zhou J, Li J, Jiao ZM, Niu YC, Wang WW, Zhang J, Wang BS, Zhuge Q. The whole-genome assembly of an endangered Salicaceae species: *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skv. *GigaScience*. 2022;11:1-9. doi: 1093/gigascience/giac109
7. Argus GW, Eckenwalder JE, Kiger RW. Salicaceae. In: *Flora of North America Editorial Committee. Flora of North America north of Mexico. Vol. 7. Magnoliophyta: Brassicaceae to Salicaceae*. New York: Oxford Univ. Press; 2010. 797 p.
8. Chang CS, Kim H, Chang KS. Salicaceae. In: *Provisional checklist of vascular plants for the Korea peninsula flora (KPF)*. Pjao: Desingpost; 2014. pp. 571-577.
9. Belyaeva IV. Challenges in identification and naming: Salicaceae *sensu stricto*. *Skvortsovia*. 2020;5(3):83-104.
10. Belyaeva IV, Govaerts RHA. Genera *Populus* L. and *Salix* L. In: *The World Checklist of Vascular Plants (WCVP)*, 2020 [Electronic resource]. Available at: <https://wcvp.science.kew.org/> (accessed 28 August 2024).
11. Skvortsov AK. Ivy SSSR: sistematičeskij i geografičeskij obzor [Willows of the USSR. A taxonomic and geographic revision]. Moscow: Nauka; 1968. 263 p. In Russian
12. Fang ZF, Zhao SD, Skvortsov AK. Salicaceae. In: *Flora of China*. Vol. 4. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press; 1999. pp. 139-279.
13. Eremin VM, Kopanina AV. Atlas anatomii kory derev'ev, kustarnikov i lian Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov [Atlas of the bark anatomy of trees, shrubs and lianas of Sakhalin and the Kuril Islands]. Brest: Poligrafika; 2012. 896 p. In Russian
14. Lotova LI. Mikrostruktura kory osnovnykh lesoobrazuyushchikh derev'ev i kustarnikov Vostochnoy Evropy [Microstructure of the bark of major forest-forming deciduous trees and shrubs of Eastern Europe]. Moscow: KMK; 1998. 107 p. In Russian
15. Schweingruber FH, Steiger P, Börner A. Bark anatomy of trees and shrubs in the temperate Northern Hemisphere. Cham: Springer; 2019. 394 p.
16. Kurczyńska EU. Epiderma wielokrotna łodyg wierzby: szczególny przypadek powtarzania fenotypu epidermalnego. Katowice: Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego; 2002. 119 p. In Polish
17. Ślupianek A, Wojtuń B, Myśkow E. Origin, activity and environmental acclimation of stem secondary tissues of the polar willow (*Salix polaris*) in high-Arctic Spitsbergen. *Polar Biology*. 2019;42:759-770. doi: 10.1007/s00300-019-02469-5
18. Małychenko EV, Lotova LI. Bark anatomy of the species of the genus *Salix* (Salicaceae) from the middle zone of the European part of the USSR. *Botanicheskii Zhurnal*. 1986;71(8):1060-1066. In Russian
19. Holdheide W. Anatomie Mitteleuropäischer Gehölzrinden. In: *Handbuch der Mikroskopie in der Technik*. Freud H, editor. Frankfurt am Main: Umschau Verlag; 1951. pp. 193-367. In German
20. Eremin VM, Shkuratova NV. Sravnitel'naja anatomija kory predstavitelej semejstva Salicaceae [Comparative anatomy of the Salicaceae bark]. Brest: BrGU im. AS Pushkina; 2007. 197 p. In Russian
21. Małychenko EV. Anatomija kory Chosenia nakai i sravnenie ee so strukturoj kory drugih predstavitelej semejstva Salicaceae [The anatomy of *Chosenia Nakai* bark and its comparison with the bark structure of other species of Salicaceae]. *Nauchnye Doklady Vysshey Shkoly. Biologičeskie Nauki*. 1988;295(7):71-76. In Russian
22. Frankiewicz KE, Chau JH, Oskolski AA. Wood and bark of *Buddleja*: uniseriate phellem, and systematic and ecological patterns. *IWA Journal*. 2021;42(1):3-30. doi: 10.1163/22941932-bja10020
23. Frankiewicz KE, Chau JH, Baczyński J, Wdowiak A, Oskolski A. Wood and bark structure in *Buddleja*: anatomical background of stem morphology. *AoB Plants*. 2023;15:1-17. doi: 10.1093/aobpla/plad003

24. Shtein I, Gričar J, Lev-Yadun S, Oskolski A, Pace MR, Rosell JA, Crivellaro A. Priorities for bark anatomical research: study venues and open questions. *Plants*. 2023;12(10): 1985. doi: 10.3390/plants12101985
25. Oskolski AA, Mthembu A, Shipunov AB, Kotina E. Bark anatomy of *Polylepis* (Rosaceae): a loose stratified phellem instead of the lenticels? *Botanica Pacifica*. 2023;12(2): 15-22. doi: 10.17581/bp.2023.12s02
26. Novikov AL. Opredelitel' derev'ev i kustarnikov v bezlistnom sostoyanii. 2 izdanie [An identification guide to the trees and shrubs during a leafless period. 2nd edition]. Minsk: Vysshaya Shkola; 1965. 408 p. In Russian
27. Evert RF. Esau's Plant Anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body - their structure, function, and development. 3rd ed. New Jersey: John Wiley & Sons, Inc.; 2006. 601 p.
28. Angyalossy V, Pace MR, Evert RF, Marcati CR, Oskolski AA, Terrazas T, Kotina E, Lens F, Mazzoni SC, Angeles G, Machado SR, Crivellaro A, Rao KS, Junikka L, Nikolaeva N, Baas P. IAWA List of microscopic bark features. *IAWA Journal*. 2016;37(4): 517-615. doi: 10.1163/22941932-20160151
29. Rosner S, Morris H. Breathing life into trees: the physiological and biomechanical functions of lenticels. *IAWA Journal*. 2022;43(3):234-262. doi: 10.1163/22941932-bja10090
30. Whitmore TC. Studies in systematic bark morphology. I. Bark morphology in Dipterocarpaceae. *New Phytologist*. 1962;61:191-207.
31. Whitmore TC. Studies in systematic bark morphology. II. General features of bark construction in Dipterocarpaceae. *New Phytologist*. 1962;61:208-220.
32. Whitmore TC. Studies in systematic bark morphology. III. Bark taxonomy in Dipterocarpaceae. *Gardens' Bulletin*. 1962;19:321-372.
33. Whitmore TC. Studies in systematic bark morphology. IV. The bark of beech, oak and sweet chestnut. *New Phytologist*. 1963;62(2):161-169.
34. Brundrett MC, Enstone DE, Peterson CA. A berberine-aniline blue fluorescent staining procedure for suberin, lignin, and callose in plant tissue. *Protoplasma*. 1988;146:133-142. doi: 10.1007/BF01405922
35. Thomas R, Fang XX, Ranathunge K, Anderson TR, Peterson CA, Bernards MA. Soybean root suberin: anatomical distribution, chemical composition, and relationship to partial resistance to *Phytophthora sojae*. *Plant Physiology*. 2007;144:299-311. doi: 10.1104/pp.106.091090
36. Donaldson LA, Radotic K. Fluorescence lifetime imaging of lignin autofluorescence in normal and compression wood. *Journal of Microscopy*. 2013;251(2):178-187. doi: 10.1111/jmi.12059
37. Johansen DA. Plant Microtechnique. New York: McGraw Hill; 1940. 523 p.
38. Jensen W. Botanical Histochemistry: Principles and Practice. San Francisco: W.H. Freeman; 1962. 408 p.
39. Zahur MS. Comparative study of secondary phloem of 423 species of woody dicotyledons belonging to 85 families. *Cornell University, Agricultural Experiment Station, Memoir*. 1959;358:1-160.
40. Gomes AV, Marchiori JNC. Estudo anatômico da madeira e da casca de *Prockia crucis* L. (Flacourtiaceae). *Ciência e Natura*. 1981;3:45-58. In Portuguese
41. Wu J, Nyman T, Wang DC, Argus GW, Yang YP, Chen JH. Phylogeny of *Salix* subgenus *Salix* s.l. (Salicaceae): delimitation, biogeography, and reticulate evolution. *BMC Evolutionary Biology*. 2015;15(1):31. doi: 10.1186/s12862-015-0311-7
42. Rahman T, Shao M, Pahari S, Venglat P, Soolanayakanahally R, Qiu X, Rahman A, Tanino K. Dissecting the roles of cuticular wax in plant resistance to shoot dehydration and low-temperature stress in *Arabidopsis*. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021;22(1554):1-21. doi: 10.3390/ijms22041554
43. Gorb SN, Gorb EV. Anti-icing strategies of plant surfaces: the ice formation on leaves visualized by Cryo-SEM experiments. *The Science of Nature*. 2022;109(24):1-14. doi: 10.1007/s00114-022-01789-7

44. Schneider H. Ontogeny of lemon tree bark. *American Journal of Botany*. 1955;42(10): 893-905. doi: 10.1002/j.1537-2197.1955.tb10439.x
45. Chattaway MM. The anatomy of bark. V. *Eucalyptus* species with stringy bark. *Australian Journal of Botany*. 1955;3:165-169. doi: 10.1071/BT9550165
46. Chiang ST, Wang SC. The structure and formation of the *Melaleuca* bark. *Wood and Fiber Science*. 1984;16(3):357-373.
47. Crivellaro A, Schweingruber FH. Atlas of wood, bark and pith anatomy of Eastern Mediterranean trees and shrubs: with a special focus on Cyprus. Heidelberg: Springer; 2013. 583 p.

Информация об авторах:

Котина Екатерина Леонидовна, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории анатомии и морфологии растений Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН; доцент кафедры общей экологии, анатомии и физиологии растений Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета им. С.М. Кирова (Санкт-Петербург, Россия). ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6961-329X>.

E-mail: elkotina@gmail.ru

Скворцов Константин Игоревич, м.н.с. лаборатории общей геоботаники Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9558-2573>.

E-mail: k.i.skvortsov@yandex.ru

Оскольский Алексей Асафьевич, д-р биол. наук, доцент кафедры ботаники и биотехнологии растений Университета Йоханнесбурга (Южная Африка); в.н.с. Ботанического музея Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6205-8492>.

E-mail: aoskolski@uj.ac.za

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Ekaterina L. Kotina, Cand. Sci. (Biol.), senior researcher, Laboratory of Anatomy and Morphology, Komarov Botanical; Associate Professor, Saint Petersburg State Forestry University (Saint Petersburg, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6961-329X>.

E-mail: elkotina@gmail.ru

Konstantin I. Skvortsov, junior researcher, Laboratory of Vegetation Science, Komarov Botanical Institute (Saint Petersburg, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9558-2573>.

E-mail: k.i.skvortsov@yandex.ru

Alexei A. Oskolski, Dr. Sci. (Biol.), Associate Professor, Department of Botany and Plant Biotechnology, University of Johannesburg (South Africa); leading researcher, Botanical Museum, Komarov Botanical Institute (Saint Petersburg, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6205-8492>.

E-mail: aoskolski@uj.ac.za

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 19.11.2024;
одобрена после рецензирования 30.12.2024; принята к публикации 19.05.2025*

*The article was submitted 19.11.2024;
approved after reviewing 30.12.2024; accepted for publication 19.05.2025*

ЗООЛОГИЯ

Научная статья
УДК 598.112.23:591.16
doi: 10.17223/19988591/70/5

Возрастная структура и рост ломкой веретеницы (*Anguis fragilis*, Reptilia, Anguidae) на востоке Балтийского региона (Калининградская область, Россия)

Артем Александрович Кидов¹, Андрей Алексеевич Иванов²,
Роман Александрович Иволга³, Валерия Рафаэлевна Никонова⁴,
Татьяна Эдуардовна Кондратова⁵

^{1, 2, 3, 4, 5} Российский государственный аграрный университет –
МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0001-9328-2470>, kidov@rgau-msha.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-3654-5411>, andrey.ivanov@rgau-msha.ru

³ <https://orcid.org/0000-0003-2050-5279>, romanivolga@rgau-msha.ru

⁴ <https://orcid.org/0009-0005-8709-279X>, eeeelira@gmail.com

⁵ <https://orcid.org/0000-0001-7533-7327>, t.kondratova@rgau-msha.ru

Аннотация. Наиболее распространенным методом определения возраста рептилий является скелетохронология. В качестве регистрирующих структур чаще всего используют окрашенные срезы трубчатых костей конечностей. Определенные трудности возникают при определении возраста у безногих видов. Возможным способом определения возраста у видов, способных к автотомии и регенерации хвоста, является анализ срезов хвостовых позвонков, полученных прижизненно. В настоящем исследовании приведены результаты изучения возрастной структуры и особенностей роста у ломкой веретеницы (*Anguis fragilis*) методом скелетохронологии. Животных отлавливали во II декаде июня 2023 г. в окрестностях г. Зеленоградска Калининградской области. У пойманных ящериц измеряли длину тела (SVL) и отламывали часть хвоста. Всех ящериц, за исключением самок, выпускали в местах поимки. У четырех веретениц, собранных мертвыми на автодороге, изымали также зубные кости нижней челюсти. Всего были изучены 24 особи: 10 самцов и 14 самок. Самок содержали в лаборатории поодиночке до рождения молоди. На подготовленных срезах хвостовых позвонков и зубных костей присутствовали линии остановленного роста. Изученные особи ломкой веретеницы имели возраст от 1 до 7 лет. Возраст половозрелых самок составил 3–6 лет (в среднем 4,15 года), а самцов – 4–7 лет (в среднем 5,00 лет). Длина тела самок в возрасте трех лет и старше изменялась в диапазоне 116,28–170,23 мм (в среднем 137,99 мм), а самцов – 110,16–163,51 мм (в среднем 146,51 мм). Самки и самцы разных возрастных групп по длине тела не различались. Длина тела половозрелых веретениц не зависела от возраста ни у самок, ни у самцов. Потомство принесли только две самки: трехлетняя особь с длиной тела 129,06 мм родила пять молодых ящериц длиной 42,70–47,72 мм (в среднем 44,90 мм) и шестилетняя – длиной 159,03 мм родила восемь молодых длиной 31,85–39,51 мм (в среднем 36,38 мм). Авторы считают, что *A. fragilis* принадлежит к числу видов со средней продолжительностью жизни. Рост этих ящериц замедляется после третьей зимовки, что связано с достижением ими половой зрелости.

Ключевые слова: *Anguis fragilis*, безногие ящерицы, демография, скелетохронология, продолжительность жизни

Источник финансирования: работа выполнена за счёт средств Программы развития РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева в рамках Программы стратегического академического лидерства «Приоритет-2030».

Для цитирования: Кидов А.А., Иванов А.А., Иволга Р.А., Никонова В.Р., Кондратова Т.Э. Возрастная структура и рост ломкой веретеницы (*Anguis fragilis*, Reptilia, Anguidae) на востоке Балтийского региона (Калининградская область, Россия) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 70. С. 94–109. doi: 10.17223/19988591/70/5

Original article

doi: 10.17223/19988591/70/5

Age structure and growth of the common slow worm (*Anguis fragilis*, Reptilia, Anguidae) in the eastern Baltic region (Kaliningrad Oblast, Russia)

Artem A. Kidov¹, Andrey A. Ivanov², Roman A. Ivolga³,
Valeriya R. Nikonova⁴, Tatyana E. Kondratova⁵

^{1, 2, 3, 4, 5} Russian State Agrarian University - Timiryazev Moscow Agricultural Academy, Moscow, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0001-9328-2470>, kidov@rgau-msha.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-3654-5411>, andrey.ivanov@rgau-msha.ru

³ <https://orcid.org/0000-0003-2050-5279>, romanivolga@rgau-msha.ru

⁴ <https://orcid.org/0009-0005-8709-279X>, eeeelira@gmail.com

⁵ <https://orcid.org/0000-0001-7533-7327>, t.kondratova@rgau-msha.ru

Summary. The most common method for determining the age of reptiles is skeletochronology. Hematoxylin-stained cross-sections of the tubular bones in the extremities are most frequently used as recording structures. Certain challenges arise when determining the age of legless species. One potential approach to ascertain the age of species capable of autotomy and tail regeneration is to examine the caudal vertebrae obtained from live specimens. Slow worms of the genus *Anguis* are widely distributed throughout the Western Palearctic and often exist in significant populations. The common slow worm (*A. fragilis*) is found in Western and Central Europe, and in Russia, it is known only from the western part of Kaliningrad Oblast. Among the representatives of the genus *Anguis*, age has been determined by skeletochronology only in *A. veronensis* and *A. colchica*.

This study presents the findings on the age structure and growth characteristics of *A. fragilis* as determined through skeletochronology. The specimens were collected in the second decade of June 2023 near Zelenogradsk, Kaliningrad Oblast. The snout-vent length (SVL) of the captured lizards was measured, and a section of the tail was removed. All lizards, except for the females, were released at their capture sites. Additionally, the dentary bone was also removed from four individuals that were killed by vehicles. A total of 24 individuals were examined, comprising 10 males and 14 females. The females were kept in the laboratory until they gave birth to their offspring. After measurements were taken, both the females and juveniles were released back into their natural habitat. Lines of arrested growth were observed in the prepared cross-

sections of the caudal vertebrae and dentary bones (see Fig. 1). The studied animals ranged in age from 1 to 7 years. Mature females were aged 3 to 6 years (average 4.15 years), while males ranged from 4 to 7 years (average 5.00 years). The modal age for females was three years, comprising 35.7% of the sample, whereas the largest proportion of males (50% of the sample) were four years old. The body length of females aged three years and older varied from 116.28 to 170.23 mm (average 137.99 mm), while males ranged from 110.16 to 163.51 mm (average 146.51 mm) (see Table 1). The calculated maximum body length (SVL_{max}) for females was 143.25 mm, and for males, it was 159.70 mm. There was no significant difference in body length between females and males across different age groups. The body length of adult slow worms did not correlate with the age of either sex (see Fig. 2). Among all captured females, only two individuals produced offspring in the laboratory. A three-year-old female, measuring 129.06 mm in body length, gave birth to five young lizards measuring between 42.70 and 47.72 mm (average 44.90 mm). Additionally, a six-year-old female, with a body length of 159.03 mm, gave birth to eight young, which measured between 31.85 and 39.51 mm (average 36.38 mm). The authors conclude that *A. fragilis* has an average lifespan (see Table 2). The growth of these lizards slows down at the age of 3 years and older, which is associated with the onset of puberty. This is further supported by the minimum age of one of the breeding females, which was 3 years old.

Based on the results of the research conducted, the authors draw the following conclusions: 1. An equal number of lines of arrested growth are formed in the caudal vertebrae and dental bones of the common slow worm; 2. The common slow worm in the eastern Baltic region typically lives for 6 years (females) to 7 years (males); 3. Adult common slow worms of different ages do not differ in body length, indicating a high degree of individual variability in growth rates; 4. Females reach maturity after their third winter and do not reproduce annually; they retain their fertility until the end of their lives.

The article contains 2 Figures, 2 Tables, 43 References.

Keywords: *Anguis fragilis*, legless lizards, demography, skeletochronology, life expectancy

Fundings: the research was financially supported by the Program of Development of the Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy within the Program of Strategic Academic Leadership “Priority-2030”.

For citation: Kidov AA, Ivanov AA, Ivolga RA, Nikonova VR, Kondratova TE. Age structure and growth of the common slow worm (*Anguis fragilis*, Reptilia, Anguidae) in the eastern Baltic region (Kaliningrad Oblast, Russia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;70:94-109. doi: 10.17223/19988591/70/5

Введение

Знание возраста животных является необходимым условием для оценки состояния популяций и управления ими [1]. Более чем 50 лет основным методом изучения возрастной структуры пресмыкающихся остается скелетохронология [2–5]. Образующиеся в костях в период гибернаций и эстиваций линии остановленного роста позволяют с высокой точностью определить продолжительность жизни животного [6, 7], а ширина зон роста между ними – рассчитать темпы роста [8]. Традиционно регистрирующими структурами в скелетохронологических исследованиях рептилий служат

поперечные срезы трубчатых костей конечностей (бедренной и плечевой костей, фаланг пальцев) [9–16]. Определенную проблему составляет определение возраста у безногих видов [17, 18]. В качестве регистрирующих структур для них можно использовать срезы нижних челюстей и ребер [18], однако получение материала такого типа возможно только от мертвых животных. Это не позволяет использовать скелетохронологию для редких безногих видов или на особо охраняемых территориях.

Ранее было показано [17, 19], что на срезах хвостовых позвонков рептилий образуются линии остановленного роста, а их число соответствует количеству пережитых зимовок [20] и совпадает с линиями на других костных структурах [18, 19]. Таким образом, у безногих ящериц, способных к автотомии хвоста, для определения возраста могут быть использованы хвостовые позвонки, полученные прижизненно [18–20]. Стоит отметить, что использование позвонков в качестве регистрирующих структур может приводить к недооценке или переоценке возраста некоторых особей в связи с ремоделированием костной ткани [21]. Однако использование данной структуры позволяет осуществлять определение возраста с минимальным ущербом для животных.

Веретеницы рода *Anguis* Linnaeus, 1758, несмотря на широкое распространение в Западной Палеарктике и высокую численность [22], являются группой ящериц с наименее изученной возрастной структурой. К настоящему времени скелетохронологическими исследованиями охвачены только 2 таксона (*A. veronensis* Pollini, 1818 и *A. colchica orientalis* Anderson, 1872) [17, 18]. Ломкая веретеница (*A. fragilis* Linnaeus, 1758), населяющая по современному представлению Западную и Центральную Европу [23, 24], в России известна только с запада Калининградской области, а восточную часть родового ареала (включая европейскую часть России и Кавказ) населяет *A. colchica* [25]. Таким образом, в нашей стране расположены крайние северо-восточные популяции вида, вероятно, находящиеся в условиях пессимума. Это определяет актуальность работ по изучению их демографической структуры для дальнейшего определения их состояния.

Настоящее исследование посвящено изучению возрастной структуры и особенностей роста ломкой веретеницы в Калининградской области методом скелетохронологии.

Материал и методы

Веретениц отлавливали во II декаде июня 2023 г. в окрестностях г. Зеленоградска Калининградской области. У пойманных животных электронным штангенциркулем по стандартной методике [26] измеряли длину тела (SVL – расстояние от кончика морды до клоаки) и отламывали кусочек хвоста без следов регенерации. Всех ящериц, за исключением самок, тут же выпускали в местах поймки. У веретениц, погибших на дороге под колесами автотранспорта, изымали также зубные кости нижней челюсти. Всего были изучены 24 особи (20 живых и 4 погибших), в том числе 10 самцов и 14 самок.

Пойманных самок содержали в лабораторных условиях вплоть до рождения потомства поодиночке в полипропиленовых контейнерах размером $300 \times 190 \times 180 \text{ мм}^3$. Субстратом служила смесь песка с нейтрализованным торфом, уложенная слоем 5–7 см. Контейнеры были оборудованы укрытиями и поилками. Донный обогрев осуществляли при помощи нагревательного кабеля Repti Zoo RS7050 (Repti Zoo, КНР) мощностью 80 Вт. Кормили животных трижды в неделю вволю дождевым червем *Dendrodrilus rubidus* Savigny, 1 826 лабораторного разведения.

Определение возраста осуществляли по стандартной процедуре [27]. Костный материал (хвостовые позвонки, а у погибших животных еще и зубные кости) очищали от мягких тканей и декальцинировали в 5%-м растворе азотной кислоты в течение 10–45 мин в зависимости от их размера. Срезы толщиной 30 мкм изготавливали с помощью санного микротомы MC-2, снабженного замораживающим столиком ОЛ-ЗСО 30, а затем окрашивали в течение 30 мин гематоксилином Эрлиха. Готовые препараты изучали под цифровым микроскопом Levenhuk MED D30T при 100–400-кратном увеличении. Фотографии поперечных срезов выполнены при 100–200-кратном увеличении цифровой камерой Levenhuk M500 BASE. Возраст определялся при помощи подсчета линий остановленного роста. Учитывая, что у живородящих рептилий в костях не образуется линия вылупления (также называемая сеголеточной, или неонатальной) [17, 18], общее число учтенных линий остановленного роста на срезе мы считали за количество пережитых животным зимовок.

Статистическую обработку и визуализацию данных выполняли в программах STATISTICA 12 и OriginPro 2022. Рассчитывали среднее арифметическое (M) и стандартное отклонение признаков (SD), а также их размах ($\text{min} - \text{max}$). Гипотезы о нормальности и гомогенности распределения выборок проверяли критериями Лиллиефорса и Левена. Анализ данных осуществляли при помощи однофакторного дисперсионного анализа (F), t -критерия Стьюдента (t_{St}) и теста ранговой корреляции Спирмена (r).

Рост веретениц описывали уравнением фон Берталанфи [28] по формуле

$$SVL_t = SVL_{\max} - (SVL_{\max} - SVL_0)e^{-kt},$$

где SVL_t – средняя длина тела в определенном возрасте; $SVL_{\max}$ – предельная длина тела (может отличаться от максимальной зарегистрированной длины тела); SVL_0 – средняя длина тела новорожденных; k – коэффициент роста; t – количество пережитых зимовок.

За SVL_0 мы принимали собственные данные о средней длине тела новорожденных особей веретеницы – 39,65 мм. Предельную длину тела $SVL_{\max}$ и коэффициент роста k квакш рассчитывали нелинейным оцениванием R^2 .

Годовая оценка выживаемости веретениц была определена по формуле Робсона и Чапмена [29]

$$S = \frac{T}{T + n - 1},$$

где S – годовая оценка выживаемости; $T = n_{i+1} + 2n_{i+2} + 3n_{i+3} + \dots$, $n = \sum n_i$, где n_i – число особей в возрастной группе i .

Ожидаемую продолжительность жизни особей рассчитывали по формуле Себера [30]

$$ESP = 0,5 + \frac{1}{1 - S},$$

где ESP – ожидаемая продолжительность жизни; S – показатель выживаемости. ESP может отличаться от максимального зарегистрированного возраста изученных особей.

Результаты исследования

На срезах обеих регистрирующих структур присутствовали линии остановленного роста. При этом количество линий на срезах хвостовых позвонков и зубных костей, полученных от одних и тех же погибших под колесами автотранспорта веретениц, совпадало (рис. 1).

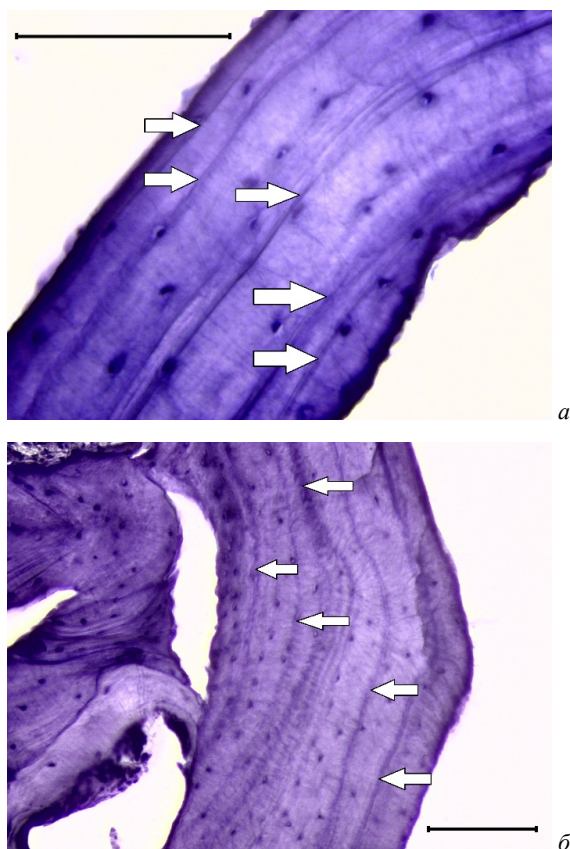


Рис. 1. Окрашенные гематоксилином поперечные срезы хвостового позвонка (а) и зубной кости (б) у пятилетнего самца *Anguis fragilis* (SVL = 148,47 мм).

Шкала составляет 0,1 мм

[Fig. 1. Hematoxylin-stained cross-sections of caudal vertebra (a) and dentale bone (б) from the five-year-old male of *Anguis fragilis* (SVL = 148.47 mm). Scale is 0.1 mm]

Изученные особи ломкой веретеницы имели возраст от 1 до 7 лет, при этом в выборке отсутствовали двухлетки. Единственной однолетней особью была самка с длиной тела 55,45 мм. Средний возраст половозрелых самок составил $4,15 \pm 1,14$ года с размахом этого признака от 3 до 6 лет, а самцов – $5,00 \pm 1,25$ и 4–7 лет соответственно (табл. 1). Модальный возраст самок составил три года (35,7% выборки), а наибольшее количество самцов (50% выборки) были четырехлетними. Так как выборка самок моложе трех лет была нерепрезентативной, а самцы моложе четырех лет отсутствовали, то ожидаемую продолжительность жизни возможно было рассчитать только для самок, переживших три зимовки ($ESP = 3,04$ года, $S = 0,606$), а для самцов – четыре ($ESP = 2,61$ года, $S = 0,526$).

Длина тела самок трех лет и старше изменялась в диапазоне 116,28–170,23 мм (в среднем – $137,99 \pm 17,93$), а самцов – 110,16–163,51 мм (в среднем – $146,51 \pm 15,41$) (см. табл. 1). При этом при сравнении этого показателя данных групп между собой статистически значимых различий обнаружено не было ($t_{st} = -1,199$, $p = 0,243$). Не различались по длине тела самки разных возрастных групп ($F_{3,9} = 2,844$, $p = 0,098$), а также самцы ($F_{3,6} = 0,661$, $p = 0,606$). Длина тела веретениц не зависела от возраста ни в выборке самок ($r = 0,107$, $p > 0,05$), ни в выборке самцов ($r = 0,326$, $p > 0,05$).

Модель, основанная на уравнении фон Берталанфи, была надежной для описания роста самок ($R^2 = 0,662$) и самцов ($R^2 = 0,855$) (рис. 2). Рассчитанная предельная длина тела (SVL_{max}) для первых составила $143,25 \pm 12,37$ мм ($p < 0,001$), а для вторых – $159,70 \pm 15,56$ ($p < 0,001$). Однако из-за отсутствия в выборках достаточного количества молодых особей полученные

Таблица 1 [Table 1]

Длина тела (SVL) *Anguis fragilis* в разных половозрастных группах
[*Anguis fragilis* body length (SVL) in different sex and age groups]

Возраст [Age]	Самки [Females]		Самцы [Males]		Самки + самцы [Females + males]	
	<i>n</i>	SVL, мм [SVL, mm]	<i>n</i>	SVL, мм [SVL, mm]	<i>n</i>	SVL, мм [SVL, mm]
1+	1	55,45	–	–	1	55,45
3+	5	$\frac{148,91 \pm 19,16}{129,06-170,23}$	–	–	5	$\frac{148,91 \pm 19,16}{129,06-170,23}$
4+	3	$\frac{119,20 \pm 2,58}{116,28-121,16}$	5	$\frac{142,18 \pm 18,97}{110,16-160,86}$	8	$\frac{133,56 \pm 18,68}{110,16-160,86}$
5+	3	$\frac{132,90 \pm 9,64}{121,87-139,75}$	2	$\frac{141,71 \pm 8,74}{135,53-147,89}$	5	$\frac{136,42 \pm 9,43}{121,87-147,89}$
6+	2	$\frac{146,51 \pm 17,71}{133,98-159,03}$	1	163,51	3	$\frac{152,17 \pm 15,91}{133,98-163,51}$
7+	–	–	2	$\frac{153,66 \pm 9,58}{146,88-160,43}$	2	$\frac{153,66 \pm 9,58}{146,88-160,43}$

Примечание. *n* – количество особей.

[Note. *n* - number of specimens].

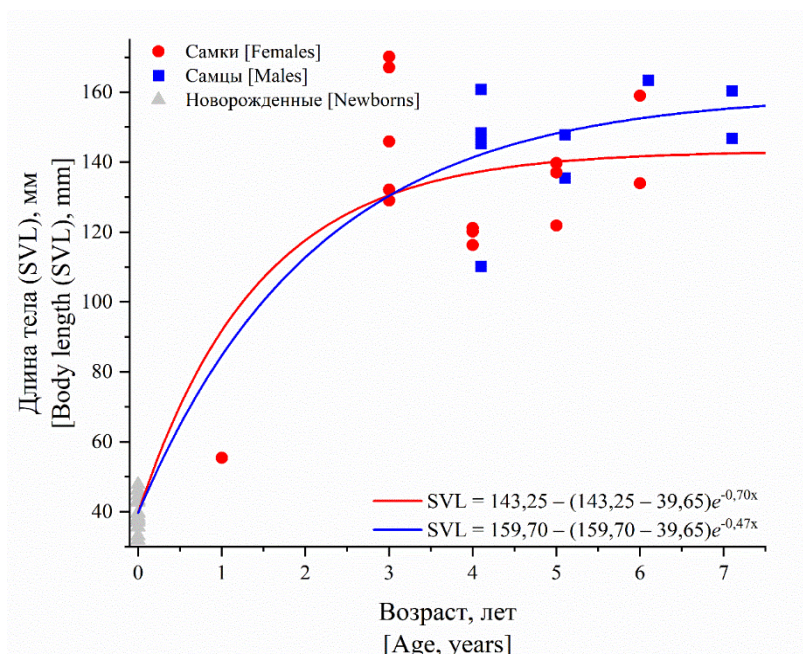


Рис. 2. Изменение длины тела *Anguis fragilis* с возрастом
[Fig. 2. Change in body length of *Anguis fragilis* with age]

значения коэффициента роста самок ($k = 0,70 \pm 0,38$) и самцов ($k = 0,47 \pm 0,23$) были недостоверными ($p = 0,084$ и $0,067$ соответственно).

Из всех отловленных самок (14 особей) потомство в условиях лаборатории принесли только две. Трехлетняя самка с длиной тела 129,06 мм 31 июля родила пять молодых ящериц длиной 42,70–47,72 мм (в среднем $44,90 \pm 2,10$ мм), а шестилетняя самка длиной 159,03 мм 26 июля родила восемь молодых длиной 31,85–39,51 мм (в среднем $36,38 \pm 2,67$ мм).

Учитывая средний размер новорожденной молоди (39,65 мм), можно считать, что за первый год жизни самки прирастают на 39,85%, на третий год – на 225,50–329,33%, на четвертый год – на 193,27–205,57%, на пятый год – на 207,36–252,46%, на шестой год – на 237,91–301,08%. Самцы от рождения к возрасту четырех лет прирастают на 177,83–305,70%, к пяти годам – на 241,82–272,99%, к шести годам – на 312,38%, к семи годам – на 270,44–304,62%.

Обсуждение результатов исследования

По результатам скелетохронологических исследований ломкая веретеница принадлежит к числу видов со средней продолжительностью жизни [31], что отмечалось и для других представителей рода (табл. 2) [17, 18]. Рост ящериц замедляется после третьей зимовки (рис. 2), что по аналогии с ранее изученными видами рептилий [13, 16, 32] связано с достижением

Таблица 2 [Table 2]

**Продолжительность жизни половозрелых особей у некоторых
представителей рода *Anguis***
[Lifespan of some members of the genus *Anguis*]

Вид [Species]	Локалитет [Locality]	Пол [Sex]	Продолжительность жизни, лет [Lifespan, years]			Источ- ники [Refer- ences]
			Сред- няя [mean]	Макси- мальная [maxi- mum]	Ожидае- мая [expectancy]	
<i>Anguis veronensis</i>	Руво-дель-Монте, Потенца, Ита- лия и Валле- Агрикола, Ка- зерта, Италия [Ruvo del monte, Potenza, Italy and Valle Agricola, Caserta, Italy]	Самки [fe- males]	7,0	7	—	[17]
		Самцы [males]	5,7	9	—	
<i>Anguis colchica</i>	Сым, Астарин- ский район, Азербайджан [Sym, Astara dis- trict, Republic of Azerbaijan]	Самки [fe- males]	6,2	10	1 + 6,70	[18]
		Самцы [males]	5,4	9	1 + 5,93	
<i>Anguis fragilis</i>	Зеленоградск, Калининград- ская область, Россия [Zelenogradsk, Kaliningrad Oblast', Russia]	Самки [fe- males]	4,2	6	3 + 3,04	Наши данные [our data]
		Самцы [males]	5,0	7	4 + 2,61	

ими половой зрелости. Это подтверждается также и минимальным возрастом одной из размножившихся самок (3 года).

Считается, что *A. fragilis* приступает к размножению в возрасте трех лет в Испании [33] и четырех-пяти лет в Великобритании [34, 35]. Также многие авторы [33, 34, 36, 37] указывали, что достижение половой зрелости у самок веретениц, по всей видимости, зависит не столько от возраста особи, сколько от ее размера. Так, считается, что половозрелыми особями являются животные с длиной тела 130 мм [33, 34, 36], что в целом соотносится с полученными нами данными.

При этом возраст второй размножившейся самки (6 лет) из Калининградской области совпадает с предельным возрастом в изученной выборке, что, по всей видимости, свидетельствует о сохранении фертильности до конца жизни.

Учитывая, что только 2 из 14 отловленных самок принесли потомство, можно утверждать, что для ломкой веретеницы на востоке Балтийского

региона характерно неежегодное размножение, что отмечалось и для других популяций [34, 38–41].

Число новорожденных веретениц в двух изученных потомствах находилось в пределах изменчивости для вида. В целом по ареалу для *A. fragilis* плодовитость самок варьирует от 1 до 26 экземпляров [42, 43].

Выводы

1. В хвостовых позвонках и зубных костях нижней челюсти ломкой веретеницы образуется равное число линий остановленного роста.

2. Ломкая веретеница на востоке Балтийского региона доживает до возраста 6 (самки) – 7 (самцы) лет.

3. Взрослые веретеницы разного возраста не различаются по длине тела, что свидетельствует о высокой индивидуальной изменчивости темпов роста.

4. Самки достигают половой зрелости после третьей зимовки, размножаются неежегодно и сохраняют фертильность до конца жизни.

Список источников

1. Cagle F.R. A system of marking turtles for future identification // Copeia. 1939. Vol. 1939. PP. 170–173. doi: 10.2307/1436818
2. Клейненберг С.Е., Смирин Э.М. К методике определения возраста амфибий // Зоологический журнал. 1969. Т. 48, № 7. С. 1090–1094.
3. Смирин Э.М. Перспективы определения возраста рептилий по слоям в кости // Зоологический журнал. 1974. Т. 53, № 1. С. 111–117.
4. Castanet J., Smirina E.M. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles // Annales des Sciences Naturelles, Zoologie 13e Série. 1990. Vol. 11. PP. 191–196.
5. Székely D., Stănescu F., Székely P., Telea A.E., Cogălniceanu D. A review of age estimation methods in non-avian reptiles by growth marks in hard tissues // Integrative Zoology. 2024. PP. 1–18. doi: 10.1111/1749-4877.12808
6. Castanet J. Age estimation and longevity in reptiles // Gerontology. 1994. Vol. 40 (2–4). PP. 174–192. doi: 10.1159/000213586
7. Smirina E. Age determination and longevity in amphibians // Gerontology. 1994. Vol. 40 (2–4). PP. 133–146. doi: 10.1159/000213583
8. Marunouchi J., Kusano T., Ueda H. Validity of back-calculation methods of body size from phalangeal bones: an assessment using data for *Rana japonica* // Current Herpetology. 2000. Vol. 19 (2). PP. 81–89. doi: 10.5358/hcj.19.81
9. Смирин Э.М., Ройтберг Е.С. Развитие исследований роста рептилий в направлениях, определенных А.М. Сергеевым // Зоологический журнал. 2012. Т. 91, № 11. С. 1291–1301.
10. Dubey S., Sinsch U., Dehling M., Chevalley M., Shine R. Population demography of an endangered lizard, the blue mountains water skink // BMC Ecology. 2013. Vol. 13. 4. doi: 10.1186/1472-6785-13-4
11. Клевезаль Г.А., Смирин Э.М. Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований // Зоологический журнал. 2016. Т. 95, № 8. С. 872–896. doi 10.7868/S0044513416080079
12. Comas M., Reguera S., Zamora-Camacho F.J., Salvado H.H., Moreno-Rueda G. Comparison of the effectiveness of phalanges vs. Humeri and femurs to estimate lizard age

- with skeletochronology // Animal Biodiversity and Conservation. 2016. Vol. 39 (2). PP. 237–240. doi: 10.32800/abc.2016.39.0237
13. Кидов А.А., Иванов А.А., Иволга Р.А., Кондратова Т.Э. Возрастная структура и особенности роста согдианской круглоголовки *Phrynocephalus sogdianus* (Reptilia, Agamidae) // Труды Зоологического института РАН. 2023. Т. 327, № 2. С. 226–233. doi: 10.31610/trudyzin/2023.327.2.226
 14. Guarino F.M., Di Nocera F., Pollaro F., Galiero G., Iaccarino D. et al. Skeletochronology, age at maturity and cause of mortality of loggerhead sea turtles *Caretta caretta* stranded along the beaches of Campania (south-western Italy, western Mediterranean Sea) // Herpetozoa. 2020. Vol. 33. PP. 39–51. doi: 10.3897/herpetozoa.33.e47543
 15. Altunışık A., Yildiz M.Z., Üçeş F., Bozkurt M.A., Sömer M. Altitude impacts body size but not age in the Asia Minor thin-toed gecko (*Mediodactylus heterocercus*) // Canadian Journal of Zoology. 2022. Vol. 100 (5). PP. 315–321. doi: 10.1139/cjz-2021-0197
 16. Kidov A.A., Kondratova T.E., Ivolga R.A., Lyapkov S.M. Age structure, growth, and reproduction of the twin-striped skink (*Ablepharus bivittatus*, Reptilia, Scincidae) in the Talysh Mountains (Ardabil Province, Iran) // Biology Bulletin. 2023. Vol. 50 (9). PP. 2271–2277. doi: 10.1134/S1062359023090157
 17. Guarino F.M., Mezzasalma M., Odierna G. Usefulness of postpygal caudal vertebrae and osteoderms for skeletochronology in the limbless lizard *Anguis veronensis* Pollini, 1818 (Squamata: Sauria: Anguidae) // Herpetozoa. 2016. Vol. 29 (1/2). PP. 69–75.
 18. Kidov A.A., Ivanov A.A., Ivolga R.A., Kondratova T.E., Kidova E.A. Age structure of the population of *Anguis colchica orientalis* (Reptilia, Anguidae) in the Talysh Mountains // Biology Bulletin. 2023. Vol. 50 (10). PP. 2857–2860. doi: 10.1134/S1062359023100345
 19. Guarino F.M. Structure of the femora and autotomous (postpygal) caudal vertebrae in the three-toed skink *Chalcides chalcides* (Reptilia: Squamata: Scincidae) and its applicability for age and growth rate determination // Zoologischer Anzeiger. 2010. Vol. 248 (4). PP. 273–283. doi: 10.1016/j.jcz.2009.11.001
 20. Wayne H.L., Gregory P. Determining the age of garter snakes (*Thamnophis spp.*) by means of skeletochronology // Canadian Journal of Zoology. 1998. Vol. 76 (2). PP. 288–294. doi: 10.1139/cjz-76-2-288
 21. Ma M., Luo S., Tang X., Chen Q. Age structure and growth pattern of a high-altitude lizard population based on age determination by skeletochronology // Journal of Experimental Zoology. Part A: Ecological and Integrative Physiology. 2022. Vol. 337 (5). PP. 491–500. doi: 10.1002/jez.2583
 22. Ananjeva N.B., Orlov N.L., Khalikov R.G., Darevsky I.S., Ryabov S.A., Barabanov A.V. The reptiles of Northern Eurasia: taxonomic diversity, distribution, conservation status. Sofia, Bulgaria: Pensoft Publishers, 2006. 247 p.
 23. Gvoždík V., Harca Z., Hánová A., Jablonski D., Pupins M., Čeirāns A., Paasikunnas T. Two species of slow worm (*Anguis fragilis*, *A. colchica*) present in the Baltic region // Amphibia-Reptilia. 2021. Vol. 42 (3). PP. 383–389. doi: 10.1163/15685381-bja10055
 24. Jablonski D., Najbar B., Grochowalska R., Gvoždík V., Strzala T. Phylogeography and postglacial colonization of Central Europe by *Anguis fragilis* and *Anguis colchica* // Amphibia-Reptilia. 2017. Vol. 38 (4). PP. 562–569. doi: 10.1163/15685381-00003133
 25. Jablonski D., Sillero N., Oskyrko O., Bellati A., Čeirāns A., Cheylan M., Cogălniceanu D., Crnobrnja-Isailović J., Crochet P., Crottini A., Doronin I., Džukić G., Geniez P., Ilgaz Ç., Iosif R., Jandzik D., Jelić D., Litvinchuk S., Ljubisavljević K., Lymberakis P., Mikulíček P., Mizsei E., Moravec J., Najbar B., Pabijan M., Pupins M., Sourrouille P., Strachinis I., Szabolcs M., Thanou E., Tzoras E., Vergilov V., Vörös J., Gvoždík V. The distribution and biogeography of slow worms (*Anguis*, Squamata) across the Western Palearctic, with an emphasis on secondary contact zones // Amphibia-Reptilia. 2021. Vol. 42 (2). PP. 519–530. doi: 10.1163/15685381-bja10069

26. Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 415 с.
27. Смирина Э.М. Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям в кости // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев: Наукова думка, 1989. С. 144–153.
28. Bertalanffy von L. A quantitative theory of organic growth (inquires on growth laws. II) // Human Biology. 1938. Vol. 10. PP. 181–213.
29. Robson D.S., Chapman D.G. Catch curves and mortality rates // Transactions of the American Fisheries Society. 1961. Vol. 90 (2). PP. 181–189. doi: 10.1577/1548-8659(1961)90[181:CCAMR]2.0.CO;2
30. Seber G.A.F. The estimation of Animal Abundance and Related Parameters. London: Griffin, 1973. 506 p.
31. Reinke B.A., Cayuela H., Janzen F.J., Lemaître J.-F., Gaillard J.-M., Lawing A.M., Iversen J.B., Christiansen D.G., Martínez-Solano I., Sánchez-Montes G., Gutiérrez-Rodríguez J., Rose F.L., Nelson N., Keall S., Crivelli A.J., Nazirides T., Grimm-Seyfarth A., Henle K., Mori E., Guiller G., Homan R., Olivier A., Muths E., Hossack B.R., Bonnet X., Pilliod D.S., Lettink M., Whitaker T., Schmidt B.R., Gardner M.G., Cheylan M., Poitevin F., Golubović A., Tomović L., Arsovski D., Griffiths R.A., Arntzen J.W., Baron J.-P., Le Galliard J.-F., Tully T., Luiselli L., Capula M., Rugiero L., McCaffery R., Eby L.A., Briggs-Gonzalez V., Mazzotti F., Pearson D., Lambert B.A., Green D.M., Jreidini N., Angelini C., Pyke G., Thirion J.-M., Joly P., Léna J.-P., Tucker A.D., Limpus C., Priol P., Besnard A., Bernard P., Stanford K., King R., Garwood J., Bosch J., Souza F.L., Bertoluci J., Famelli S., Grossenbacher K., Lenzi O., Matthews K., Boitaud S., Olson D.H., Jessop T.S., Gillespie G.R., Clobert J., Richard M., Valenzuela-Sánchez A., Fellers G.M., Kleeman P.M., Halstead B.J., Grant E.H.C., Byrne P.G., Frétey T., Le Garff B., Levionnois P., Maerz J.C., Pichenot J., Olgun K., Üzümlü N., Avcı A., Miaud C., Elmerberg J., Brown G.P., Shine R., Bendik N.F., O'Donnell L., Davis C.L., Lannoo M.J., Stiles R.M., Cox R.M., Reedy A.M., Warner D.A., Bonnaire E., Grayson K., Ramos-Targarona R., Baskale E., Muñoz D., Measey J., de Villiers F.A., Selman W., Ronget V., Bronikowski A.M., Miller D.A.W. Diverse aging rates in ectothermic tetrapods provide insights for the evolution of aging and longevity // Science. 2022. Vol. 376 (6600). PP. 1459–1466. doi: 10.1126/science.abm0151
32. Liu X., Li G., Liu C., Xiong J. Age and growth of the mountain dragon, *Diploderma micangshanense* (Squamata: Lacertilia: Agamidae) // Animal Biology. 2023. Vol. 73 (3). PP. 299–303. doi: 10.1163/15707563-bja10112
33. Ferreira R., Galán P. Reproductive ecology of the slow worm (*Anguis fragilis*) in the northwest Iberian Peninsula // Animal Biology. 2004. Vol. 54 (4). PP. 353–371. doi: 10.1163/1570756042729528
34. Smith N. The ecology of the slow-worm (*Anguis fragilis* L.) in southern England: Master's thesis. Southampton, UK: University of Southampton, 1990. 229 p.
35. Platenberg R. Population ecology and conservation of the slow-worm *Anguis fragilis* in Kent: PhD thesis. Kent, UK: University of Kent at Canterbury, 1999.
36. Guiller G. Taille, Age à maturité sexuelle et croissance chez *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758 (Reptilia; Anguillidae) en France // Bulletin de la Société Chimique de France. 2016. Vol. 158. PP. 23–34.
37. Yakin B.Y., Tok C.V. Data on the reproductive biology of two Anguillids in Turkey // Biharean Biologist. 2021. Vol. 15 (1). PP. 48–52.
38. Patterson J.W. Frequency of reproduction, clutch size and clutch energy in the lizard *Anguis fragilis* // Amphibia-Reptilia. 1983. Vol. 4 (2–4). PP. 195–203. doi: 10.1163/156853883X00094
39. Stumpel A.H.P. Biometrical and ecological data from a Netherlands population of *Anguis fragilis* (Reptilia, Sauria, anguillidae) // Amphibia-Reptilia. 1985. Vol. 6 (2). PP. 181–194. doi: 10.1163/156853885X00083

40. Capula M., Luiselli L., Anibaldi C. Biennial reproduction and clutch parameters in an alpine population of the slow worm, *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758 (Squamata, Sauria, Anguidae) // *Herpetozoa*. 1992. Vol. 5 (3/4). PP. 95–98.
41. Capula M., Anibaldi C., Filippi E., Luiselli L. Sexual combats, matings, and reproductive phenology in an alpine population of the slow worm, *Anguis fragilis* // *Herpetological Natural History*. 1998. Vol. 6 (1). PP. 33–39.
42. Dely O.G. *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758 – Blindschleiche // *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 1. Echsen (Sauria) 1. Wiesbaden : AULA-Verlag, 1981. PP. 241–258.
43. Günther R., Völkl W. Blindschleiche – *Anguis fragilis* // *Die Amphibien und Reptilien Deutschlands*. Jena : Gustav Fischer Verlag, 1996. PP. 617–631.

References

1. Cagle FR. A system of marking turtles for future identification. *Copeia*. 1939;1939:170-173. doi: 10.2307/1436818
2. Kleinenberg SE, Smirina EM. A contribution to the method of age determination in amphibians. *Zoologicheskii Zhurnal*. 1969;48(7):1090-1094. In Russian
3. Smirina EM. Prospects of age determination by bone layers in reptilian. *Zoologicheskii Zhurnal*. 1974;53(1):111-117. In Russian
4. Castanet J, Smirina EM. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie 13e Série*. 1990;11:191-196.
5. Székely D, Stănescu F, Székely P, Telea AE, Cogălniceanu D. A review of age estimation methods in non-avian reptiles by growth marks in hard tissues. *Integrative Zoology*. 2024;00:1-18. doi: 10.1111/1749-4877.12808
6. Castanet J. Age estimation and longevity in reptiles. *Gerontology*. 1994;40(2-4):174-192. doi: 10.1159/000213586
7. Smirina E. Age determination and longevity in amphibians. *Gerontology*. 1994;40(2-4):133-146. doi: 10.1159/000213583
8. Marunouchi J, Kusano T, Ueda H. Validity of back-calculation methods of body size from phalangeal bones: an assessment using data for *Rana japonica*. *Current Herpetology*. 2000;19(2):81-89. doi: 10.5358/hsj.19.81
9. Smirina EM, Roitberg ES. On investigations of the reptilian growth in the directions suggested by A.M. Sergeev. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2012;91(11):1291-1301. In Russian
10. Dubey S, Sinsch U, Dehling M, Chevalley M, Shine R. Population demography of an endangered lizard, the blue mountains water skink. *BMC Ecology*. 2013;13:4. doi: 10.1186/1472-6785-13-4
11. Klevezal GA, Smirina EM. Recording structures of terrestrial vertebrates. A sketch of history and the current state of investigations. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2016;95(8):872-896. doi: 10.7868/S0044513416080079. In Russian
12. Comas M, Reguera S, Zamora-Camacho FJ, Salvado HH, Moreno-Rueda G. Comparison of the effectiveness of phalanges vs. Humeri and femurs to estimate lizard age with skeletochronology. *Animal Biodiversity and Conservation*. 2016;39(2):237-240. doi: 10.32800/abc.2016.39.0237
13. Kidov AA, Ivanov AA, Ivolga RA, Kondratova TE. Age structure and growth features of the Tajikistan toadhead agama *Phrynocephalus sogdianus* (Reptilia, Agamidae). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2023;327(2):226-233. doi: 10.31610/trudyzin/2023.327.2.226
14. Guarino FM, Di Nocera F, Pollaro F, Galiero G, Iaccarino D, Iovino D, Mezzasalma M, Petraccioli A, Odierna G, Maio N. Skeletochronology, age at maturity and cause of mortality of loggerhead sea turtles *Caretta caretta* stranded along the beaches of Campania (south-western Italy, western Mediterranean Sea). *Herpetozoa*. 2020;33:39-51. doi: 10.3897/herpetozoa.33.e47543

15. Altunışık A, Yıldız MZ., Üçeş F, Bozkurt MA, Sömer M. Altitude impacts body size but not age in the Asia Minor thin-toed gecko (*Mediodactylus heterocercus*). *Canadian Journal of Zoology*. 2022;100(5):315-321. doi: 10.1139/cjz-2021-0197
16. Kidov AA, Kondratova TE, Ivolga RA, Lyapkov SM. Age structure, growth, and reproduction of the twin-striped skink (*Ablepharus bivittatus*, Reptilia, Scincidae) in the Talysh Mountains (Ardabil Province, Iran). *Biology Bulletin*. 2023;50(9):2271-2277. doi: 10.1134/S1062359023090157
17. Guarino FM, Mezzasalma M, Odierna G. Usefulness of postpygal caudal vertebrae and osteoderms for skeletochronology in the limbless lizard *Anguis veronensis* Pollini, 1818 (Squamata: Sauria: Anguidae). *Herpetozoa*. 2016;29(1/2):69-75.
18. Kidov AA, Ivanov AA, Ivolga RA, Kondratova TE, Kidova EA. Age structure of the population of *Anguis colchica orientalis* (Reptilia, Anguidae) in the Talysh Mountains. *Biology Bulletin*. 2023;50(10):2857-2860. doi: 10.1134/S1062359023100345
19. Guarino FM. Structure of the femora and autotomous (postpygal) caudal vertebrae in the three-toed skink *Chalcides chalcides* (Reptilia: Squamata: Scincidae) and its applicability for age and growth rate determination. *Zoologischer Anzeiger*. 2010;248(4):273-283. doi: 10.1016/j.jcz.2009.11.001
20. Wayne HL, Gregory P. Determining the age of garter snakes (*Thamnophis spp.*) by means of skeletochronology. *Canadian Journal of Zoology*. 1998;76(2):288-294. doi: 10.1139/cjz-76-2-288
21. Ma M, Luo S, Tang X, Chen Q. Age structure and growth pattern of a high-altitude lizard population based on age determination by skeletochronology. *Journal of Experimental Zoology, Part A: Ecological and Integrative Physiology*. 2022;337(5):491-500. doi: 10.1002/jez.2583
22. Ananjeva NB, Orlov NL, Khalikov RG, Darevsky IS, Ryabov SA, Barabanov AV. The reptiles of Northern Eurasia: taxonomic diversity, distribution, conservation status. Sofia, Bulgaria: Pensoft Publishers; 2006. 247 p.
23. Gvoždík V, Harca Z, Hánová A, Jablonski D, Pupins M, Čeirāns A, Paasikunnas T. Two species of slow worm (*Anguis fragilis*, *A. colchica*) present in the Baltic region. *Amphibia-Reptilia*. 2021;42(3):383-389. doi: 10.1163/15685381-bja10055
24. Jablonski D, Najbar B, Grochowalska R, Gvoždík V, Strzala T. Phylogeography and postglacial colonization of Central Europe by *Anguis fragilis* and *Anguis colchica*. *Amphibia-Reptilia*. 2017;38(4):562-569. doi: 10.1163/15685381-00003133
25. Jablonski D, Sillero N, Oskyrko P, Crottini A, Doronin I, Džukić G, Geniez P, Ilgaz Ç, Iosif R, Jandzik D, Jelić D, Litvinchuk S, Ljubisavljević K, Lymberakis P, Mikulíček P, Mizsei E, Moravec J, Najbar B, Pabijan M, Pupins M, Sourrouille P, Strachinis I, Szabolcs M, Thanou E, Tzoras E, Vergilov V, Vörös J, Gvoždík V. The distribution and biogeography of slow worms (*Anguis*, Squamata) across the Western Palearctic, with an emphasis on secondary contact zones. *Amphibia-Reptilia*. 2021;42(2):519-530. doi: 10.1163/15685381-bja10069
26. Bannikov AG, Darevsky IS, Ishchenko VG, Rustamov AK, Szczerbak NN. A Guide of Amphibians and Reptiles of Fauna of USSR. Moscow: Prosveshchenie; 1977. 415 p. In Russian
27. Smirina EM. Metodika opredeleniya vozrasta amfibi i reptiliy po sloyam v kosti [A technique for determining the age of amphibians and reptiles by layers in bones]. In: *Rukovodstvo po izucheniyu zemnovodnykh i presmykayushchikhsya* [A Guide to the Study of Amphibians and Reptiles]. Szczerbak NN, editor. Kiev: Academy of Sciences of USSR; 1989. pp. 144-153. In Russian
28. Bertalanffy von L. A quantitative theory of organic growth (inquires on growth laws. II). *Human Biology*. 1938;10:181-213.
29. Robson DS, Chapman DG. Catch curves and mortality rates. *Transactions of the American Fisheries Society*. 1961;90(2):181-189. doi: 10.1577/1548-8659(1961)90[181:CCAMR]2.0.CO;2

30. Seber GAF. The estimation of Animal Abundance and Related Parameters. London: Griffin; 1973. 506 p.
31. Reinke BA, Cayuela H, Janzen FJ, Lemaître J-F, Gaillard J-M, Lawing AM, Iverson JB, Christiansen DG, Martínez-Solano I, Sánchez-Montes G, Gutiérrez-Rodríguez J, Rose FL, Nelson N, Keall S, Crivelli AJ, Nazirides T, Grimm-Seyfarth A, Henle K, Mori E, Guiller G, Homan R, Olivier A, Muths E, Hossack BR, Bonnet X, Pilliod DS, Lettink M, Whitaker T, Schmidt BR, Gardner MG, Cheylan M, Poitevin F, Golubović A, Tomović L, Arsovski D, Griffiths RA, Arntzen JW, Baron J-P, Le Galliard J-F, Tully T, Luiselli L, Capula M, Rugiero L, McCaffery R, Eby LA, Briggs-Gonzalez V, Mazzotti F, Pearson D, Lambert BA, Green DM, Jreidini N, Angelini C, Pyke G, Thirion J-M, Joly P, Léna J-P, Tucker AD, Limpus C, Priol P, Besnard A, Bernard P, Stanford K, King R, Garwood J, Bosch J, Souza FL, Bertoluci J, Famelli S, Grossenbacher K, Lenzi O, Matthews K, Boitaud S, Olson DH, Jessop TS, Gillespie GR, Clobert J, Richard M, Valenzuela-Sánchez A, Fellers GM, Kleeman PM, Halstead BJ, Grant EHC, Byrne PG, Frétey T, Le Garff B, Levionnois P, Maerz JC, Pichenot J, Olgun K, Üzümlü N, Avcı A, Miaud C, Elmberg J, Brown GP, Shine R, Bendik NF, O'Donnell L, Davis CL, Lannoo MJ, Stiles RM, Cox RM, Reedy AM, Warner DA, Bonnaire E, Grayson K, Ramos-Targarona R, Baskale E, Muñoz D, Measey J, de Villiers FA, Selman W, Ronget V, Bronikowski AM, Miller DAW. Diverse aging rates in ectothermic tetrapods provide insights for the evolution of aging and longevity. *Science*. 2022;376(6600):1459-1466. doi: 10.1126/science.abm0151
32. Liu X, Li G, Liu C, Xiong J. Age and growth of the mountain dragon, *Diploderma micangshanense* (Squamata: Lacertilia: Agamidae). *Animal Biology*. 2023;73(3):299-303. doi: 10.1163/15707563-bja10112
33. Ferreiro R, Galán P. Reproductive ecology of the slow worm (*Anguis fragilis*) in the northwest Iberian Peninsula. *Animal Biology*. 2004;54(4):353-371. doi: 10.1163/1570756042729528
34. Smith N. The ecology of the slow-worm (*Anguis fragilis* L.) in southern England. Master's thesis. Southampton, UK: University of Southampton; 1990. 229 p.
35. Platenberg R. Population ecology and conservation of the slow-worm *Anguis fragilis* in Kent. PhD thesis. Kent, UK: University of Kent at Canterbury; 1999.
36. Guiller G. Taille, âge à maturité sexuelle et croissance chez *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758 (Reptilia; Anguidae) en France. *Bulletin de la Société Chimique de France*. 2016;158:23-34.
37. Yakin BY, Tok CV. Data on the reproductive biology of two Anguids in Turkey. *Biharean Biologist*. 2021;15(1):48-52.
38. Patterson JW. Frequency of reproduction, clutch size and clutch energy in the lizard *Anguis fragilis*. *Amphibia-Reptilia*. 1983;4(2-4):195-203. doi: 10.1163/156853883X00094
39. Stumpel AHP. Biometrical and ecological data from a Netherlands population of *Anguis fragilis* (Reptilia, Sauria, anguidae). *Amphibia-Reptilia*. 1985;6(2):181-194. doi: 10.1163/156853885X00083
40. Capula M, Luiselli L, Anibaldi C. Biennial reproduction and clutch parameters in an alpine population of the slow worm, *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758 (Squamata, Sauria, Anguidae). *Herpetozoa*. 1992;5(3/4):95-98.
41. Capula M, Anibaldi C, Filippi E, Luiselli L. Sexual combats, matings, and reproductive phenology in an alpine population of the slow worm, *Anguis fragilis*. *Herpetological Natural History*. 1998;6(1):33-39.
42. Dely OG. *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758 – Blindschleiche. In: *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 1. Echsen (Sauria) 1*. Böhme W, editor. Wiesbaden: AULA-Verlag; 1981. pp. 241-258.
43. Günther R, Völkl W. Blindschleiche – *Anguis fragilis*. In: *Die Amphibien und Reptilien Deutschlands*. Günther R, editor. Jena: Gustav Fischer Verlag; 1996. pp. 617-631.

Информация об авторах:

Кидов Артем Александрович, доцент, д-р биол. наук, заведующий кафедрой зоологии Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева (Москва, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9328-2470>.

E-mail: kidov@rgau-msha.ru

Иванов Андрей Алексеевич, ассистент кафедры зоологии Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева (Москва, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3654-5411>.

E-mail: andrey.ivanov@rgau-msha.ru

Иволга Роман Александрович, ассистент кафедры зоологии Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева (Москва, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2050-5279>.

E-mail: romanivolga@rgau-msha.ru

Никонова Валерия Рафаэлевна, студентка кафедры зоологии Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева (Москва, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0005-8709-279X>.

E-mail: eeeeelira@gmail.com

Кондратова Татьяна Эдуардовна, ассистент кафедры зоологии Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева (Москва, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7533-7327>.

E-mail: t.kondratova@rgau-msha.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Artem A. Kidov, Dr. Sci. (Biol.), Head of the Zoology Department, Russian State Agrarian University - Timiryazev Moscow Agricultural Academy (Moscow, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9328-2470>.

E-mail: kidov@rgau-msha.ru

Andrey A. Ivanov, Lecturer Assistant, Russian State Agrarian University - Timiryazev Moscow Agricultural Academy (Moscow, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3654-5411>.

E-mail: andrey.ivanov@rgau-msha.ru

Roman A. Ivolga, Lecturer Assistant, Russian State Agrarian University - Timiryazev Moscow Agricultural Academy (Moscow, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2050-5279>.

E-mail: romanivolga@rgau-msha.ru

Valeriya R. Nikonova, student, Russian State Agrarian University - Timiryazev Moscow Agricultural Academy (Moscow, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0005-8709-279X>.

E-mail: eeeeelira@gmail.com

Tatyana E. Kondratova, Lecturer Assistant, Russian State Agrarian University - Timiryazev Moscow Agricultural Academy (Moscow, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7533-7327>.

E-mail: t.kondratova@rgau-msha.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 25.03.2024;
одобрена после рецензирования 11.04.2024; принята к публикации 19.05.2025*

*The article was submitted 25.03.2024;
approved after reviewing 11.04.2024; accepted for publication 19.05.2025*

Научная статья

УДК 599.742.41:636.934.55

doi: 10.17223/19988591/70/6

Краниологическая изменчивость совхозного и дикого соболя

Елена Леонидовна Ширяева¹, Марьяна Николаевна Ранюк²,

Владимир Генрихович Монахов³

^{1, 2, 3} Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия

¹ shiriaeva_el@ipae.uran.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-4915-1654>, ranyuk@ipae.uran.ru

³ <https://orcid.org/0000-0003-3021-0116>

Аннотация. Изучение структуры популяций животных является одним из главных направлений экологии. Особенно актуальны такие исследования для животных, имеющих хозяйственное значение. Нами проведена оценка изменений размеров черепа соболя *Martes zibellina* L. по 18 метрическим признакам в популяции племенного зверосовхоза «Салтыковский» за период с 1960 по 2000-е гг. на фоне искусственного отбора на плодовитость и массу тела. Выявлено увеличение среднего размера за 40-летний период, причём у самок этот процесс был более интенсивным, чем у самцов. Также проведены сравнительные тесты совхозной популяции с 4 дикими группировками вида. Соболи из зверохозяйства оказались значительно крупнее животных из бассейна р. Вах и Баргузинского хребта, но уступают в размерах зверькам из бассейнов рек Демьянка и Юган. Клеточная популяция соболя отличается по размерам черепа от диких животных, однако различия носят внутривидовой характер. Направленного тренда к увеличению свыше видовых характеристик ожидать не следует. Самцы значительно крупнее самок по всем признакам, но в совхозной популяции отмечена тенденция к уменьшению полового диморфизма.

Ключевые слова: соболь, клеточная популяция, дикие популяции, краниометрия, половой диморфизм, *Martes*

Источник финансирования: работа выполнена в рамках госзадания, № 122021000084-4.

Благодарность: авторы выражают благодарность администрации племзверосовхоза Салтыковский (г. Балашиха) за помощь в сборе биологического материала в 2000–2015 гг.

Для цитирования: Ширяева Е.Л., Ранюк М.Н., Монахов В.Г. Краниологическая изменчивость совхозного и дикого соболя // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 70. С. 110–123. doi: 10.17223/19988591/70/6

Original article

doi: 10.17223/19988591/70/6

Craniological variability of farm and wild sable

Elena L. Shiriaeva¹, Maryana N. Ranyuk², Vladimir G. Monakhov³

^{1, 2, 3} *Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Department RAS,
Ekaterinburg, Russian Federation*

¹ *shiriaeva_el@ipae.uran.ru*

² *<https://orcid.org/0000-0003-4915-1654>, ranyuk@ipae.uran.ru*

³ *<https://orcid.org/0000-0003-3021-0116>*

Summary. The study of animal population structure is a fundamental aspect of ecology, particularly for species of economic importance. This research aims to estimate changes in dimensional characteristics, specifically skull morphology, within the sable population of the Saltykovsky fur farm (Moscow Oblast, Balashikha) from the 1960s to the 2000s. Additionally, we compare caged Sables (*Martes zibellina* L.) with their wild counterparts using 18 standard skull measurements. Craniometric parameters of both state farm and wild sable populations were analyzed during the period from 1960 to 2000. The state farm population was examined using samples from the early 1960s ($n = 49$) and early 2000s ($n = 512$). Skull collections from natural populations were analyzed based on samples from the 1960s (Barguzin) and the 1980s (Demyanka, $n = 118$; Yugan, $n = 130$; Vakh, $n = 130$) (see Table 1).

Cranial size tests indicate that the sables of Western Siberia (Yugan, Demyanka) are large, while the smaller forms include the animals from Barguzin and Vakh. State farm animals are classified as medium in size (see Fig. 1). Sables from the captive population show a trend of increasing size from the 1960s to the 2000s: males exhibit significant changes in seven traits with $p < 0.05$ and five traits at the trend level, while females show significant changes in thirteen traits with $p < 0.02$. These traits primarily include basilar length, profile length, condylobasal length, facial length of the skull, length of the tooth row, length of the auditory bulla, and measurements of skull width; in females, height traits are also included (see Fig. 4). We believe that the increase in size among modern caged sables is a result of systematic breeding selection conducted during the formation of the main breeding herd at the Saltykovsky farm, as well as the careful pairing of individuals during the breeding season. However, over the past 40 years, a decrease has been observed in certain characteristics, including braincase length, molar row length, braincase width, and the maximum (mastoid) width of the skull. These traits are directly related to the process of chewing food, which is soft on the farm (e.g., porridge, minced meat). The integral indicator, represented by the eigenvalue of the first principal component (which accounts for 81.6% of the explained variance), shows an increase in females from -1.4 to 0.8 , which is more significant than the increase observed in males (from -0.8 to 0.9) (see Fig. 3). A comparative study of the dynamics of the size structure of sables revealed that males are significantly larger than females (see Fig. 2). The index of sexual dimorphism (SD) for the measurements studied in adult farm sables during the 2000s varies from 5.8 to 10.6 , with an average of 7.9% in favour of males. In the 1960s, the SD index was higher, at 9.8 , with a variation ranging from 3.7 to 14.4% . A decrease in sexual dimorphism may indicate the presence of a population mechanism that limits the increase in animal size.

Over the past 40 years, the sables at the Saltykovsky farm have experienced an increase in skull size due to directed selection, primarily focusing on females. The cap-

tive population of sables exhibits differences in skull size compared to their wild counterparts; however, these differences are intraspecific and do not indicate a directional trend of increase that surpasses that observed in the largest natural groups of the species. Males are significantly larger than females across all studied characteristics (see Table 2), yet there is a noticeable trend towards a decrease in sexual dimorphism within the state farm population.

The article contains 4 Figures, 2 Tables, 27 References.

Keywords: sable, farm population, craniometrical characters, sex dimorphism, *Martes*

Fundings: the work was carried out within the framework of the state assignment, topic No. 122021000084-4.

Acknowledgments: the authors are grateful to the management and staff of the Saltykovsky tribal farm (Balashikha) for their assistance in collecting biological material and logistics support.

For citation: Shiriaeva EL, Ranyuk MN, Monakhov VG. Craniological variability of farm and wild sable. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;70:110-123. doi: 10.17223/19988591/70/6

Введение

Селекция как процесс изменения домашних животных и культурных растений, по выражению Н.И. Вавилова [1], «представляет собой эволюцию, направляемую волей человека». И хотя животных на зверофермах нельзя назвать одомашненными, они испытывают влияние селекции на окраску и качество меха, плодовитость и привычку к человеку. Животные в зверохозяйствах существуют в константных условиях с регулярным кормлением. Доказано, что популяции domesticiрованных серебристо-чёрных лисиц *Vulpes vulpes* L. обладают морфологическими, физиологическими, генетическими и поведенческими особенностями [2].

В соболиных зверохозяйствах проводилась промышленная селекция (не связанная с отбором на одомашнивание), целью которой было получить нужные для человека свойства (породы) зверьков. Ставилась задача получить «идеального» соболя – животного крупного размера с наилучшим качеством опушения, тёмной окраской (смолисто-чёрной остью и тёмно-голубым пухом) без горлового пятна, с высокой плодовитостью, ранней репродукцией, адаптацией к жизни в шедях, умеренным темпераментом [3].

Первые приплоды от соболя *Martes zibellina* L. получены в 1929 г. [4]. Тогда же организовано первое соболиное зверохозяйство – Пушкинская соболиная ферма [5–8], ныне ФГУП «Русский соболь», где регулярно стали получать приплоды с 1931 г. Популяция соболя зверосовхоза «Салтыковский» берёт начало в 1948 г. от основателей с Пушкинской зверофермы. Происхождение пушкинского стада соболя на 1929 г. описывает Н.Т. Портнова [9]: «Соболи были очень светлыми, часто песочно-жёлтыми, многие из них имели большое горловое пятно и чрезмерную седину. Преобладали

животные амурского кряжа; меньше было енисейских, уральских и алтайских». Каким же стал соболь за почти три четверти века разведения в неволе? М.М. Сомова [10] считает, что селекционная программа, применяемая в популяции соболя Салтыковского зверосовхоза, не способствовала генетическому прогрессу как по размеру тела, так и по многоплодию.

Цель данной работы – оценить изменение размерных характеристик, в частности черепа, в популяции соболя зверосовхоза «Салтыковский» в 1960–2000 гг., а также провести сравнение клеточных соболей с природными группировками по размерной структуре.

Материалы и методы

Для анализа изменений размерных характеристик соболя при разведении в неволе изучали краниологические признаки 5 популяционных группировок (1 клеточной и 4 природных). Основной материал собран в племзверосовхозе «Салтыковский» (г. Балашиха) в 2001–2007 гг.: 373 сеголетка (из которых 170 самок) и 139 взрослых особей (из которых 75 самок).

Для сравнения использованы промысловые сборы из 3 районов Западной Сибири: Уватского (Тюменская область, бассейн р. Демьянка: 59 сеголетков (30 самок) и 59 взрослых (30 самок); 1986–1988 гг. сбора материала), Нижневартовского (ХМАО, бассейн р. Вах: 62 сеголетка (32 самки) и 58 взрослых особей (29 самок); 1981–1985 гг.) и Сургутского (ХМАО, бассейн р. Юган: 64 сеголетка (28 самок) и 66 взрослых особей (30 самок); 1981–1985 гг.). Данные выборки включены в сравнительный анализ, поскольку представляют как светлые формы окраски меха (выборки из бассейнов рек Демьянка и Юган, тобольский подвид *M. z. zibellina*), так и тёмные (выборки из Баргузинского хребта и бассейна р. Вах, где интродуцировали байкальских соболей [11]). Поскольку внутривидовая иерархия соболя по размерам черепа достаточно хорошо описана [12–14], возможно проводить сравнения с любой локальной выборкой с известным местом её происхождения.

Измерение черепа проводили штангенциркулем по следующим 18 стандартным признакам [15, 16] с точностью 0,1 мм: 1. Базилярная длина. 2. Кондилобазальная длина. 3. Профильная длина. 4. Длина мозгового отдела черепа. 5. Длина лицевого отдела черепа. 6. Длина зубного ряда. 7. Длина ряда коренных зубов. 8. Диаметр затылочного отверстия. 9. Длина слухового барабана. 10. Ширина мозговой капсулы. 11. Наибольшая ширина черепа. 12. Ширина затылочных мыщелков. 13. Ширина хоан. 14. Ширина между скуловыми отверстиями. 15. Ширина ряда верхних резцов. 16. Ширина слухового барабана. 17. Высота в области слуховых барабанов. 18. Высота в области межглазничного сужения.

Для сравнения с нашими данными использовали материал публикации [17], в которой по этим же признакам сравнили 49 салтыковских соболей с баргузинскими ($n = 80$) в начале 1960-х гг. Полученная общая база данных по размерам черепа ($n = 1009$) проанализирована с помощью пакетов Microsoft Excel и многомерными методами (дисперсионный, факторный, кластерный анализы) Statistica 8. Для оценки величины полового диморфизма

применяли «индекс полового диморфизма» [18] (ИПД, %): $\text{ИПД} = 100(X_{\text{♂}} - X_{\text{♀}})/X_{\text{♀}}$, где $X_{\text{♂}}$ и $X_{\text{♀}}$ – средние величины признаков для самцов и самок.

Результаты исследования и их обсуждение

По результатам 3-факторного дисперсионного анализа все 3 исследуемых фактора: пол ($F_{\text{сред}} = 50,5$), возраст ($F_{\text{сред}} = 50,0$) и популяционная принадлежность ($F_{\text{сред}} = 54,8$) – оказывают статистически значимое влияние на размеры черепа соболя ($p < 0,001$). Средние значения 18 промеров для взрослых особей исследуемых выборок соболя приведены в табл. 1. Череп взрослых соболей статистически значимо ($p < 0,01$) крупнее черепа сеголеток по всем признакам, кроме 4, 9, 12, 13, 15.

В целом по размерам черепа особи совхозной группировки не достигают величины юганских и демьянских зверьков (табл. 1, рис. 1), но если сравнить разводимых в неволе зверьков с самыми крупными в ареале вида – камчатскими и западно-алтайскими, то разница будет очень заметна.

Таблица 1 [Table 1]

Средние значения ($\pm$ стандартная ошибка среднего, мм) промеров черепа взрослых особей исследованных популяций соболя
[Mean values of craniometrical characters ($\pm$ Standard Error, mm) for adult animals in the studied sable populations]

Признаки [Characters]	Вах [Vakh]	Юган [Yugan]	Демьянка [Demyanka]	Звероферма [Farm]
	Самцы [Males]			
1	2	3	4	5
	$n = 29$	$n = 30$	$n = 29$	$n = 64$
1	$75,56 \pm 0,28$	$76,97 \pm 0,34$	$77,75 \pm 0,31$	$76,51 \pm 0,24$
2	$82,86 \pm 0,32$	$84,13 \pm 0,33$	$85,11 \pm 0,35$	$83,69 \pm 0,24$
3	$85,29 \pm 0,36$	$86,11 \pm 0,37$	$87,50 \pm 0,41$	$85,73 \pm 0,28$
4	$54,18 \pm 0,21$	$55,35 \pm 0,21$	$55,51 \pm 0,30$	$54,18 \pm 0,18$
5	$35,29 \pm 0,22$	$35,62 \pm 0,21$	$36,79 \pm 0,22$	$37,39 \pm 0,15$
6	$31,21 \pm 0,16$	$31,87 \pm 0,20$	$32,10 \pm 0,16$	$32,78 \pm 0,15$
7	$24,16 \pm 0,21$	$24,18 \pm 0,16$	$24,33 \pm 0,16$	$24,77 \pm 0,16$
8	$8,74 \pm 0,08$	$8,98 \pm 0,08$	$8,51 \pm 0,08$	$9,32 \pm 0,06$
9	$19,43 \pm 0,14$	$19,98 \pm 0,14$	$19,92 \pm 0,15$	$19,52 \pm 0,08$
10	$35,23 \pm 0,15$	$36,21 \pm 0,16$	$36,11 \pm 0,19$	$33,83 \pm 0,25$
11	$37,02 \pm 0,25$	$37,58 \pm 0,14$	$37,86 \pm 0,23$	$35,20 \pm 0,21$
12	$19,75 \pm 0,13$	$20,21 \pm 0,11$	$20,36 \pm 0,11$	$19,58 \pm 0,09$
13	$8,46 \pm 0,06$	$8,54 \pm 0,07$	$8,62 \pm 0,11$	$8,29 \pm 0,05$
14	$20,36 \pm 0,15$	$20,94 \pm 0,12$	$21,07 \pm 0,13$	$20,19 \pm 0,11$
15	$7,91 \pm 0,05$	$8,05 \pm 0,05$	$8,32 \pm 0,07$	$8,55 \pm 0,05$
16	$11,62 \pm 0,14$	$11,32 \pm 0,10$	$11,30 \pm 0,08$	$11,35 \pm 0,07$
17	$30,99 \pm 0,20$	$32,08 \pm 0,21$	$31,34 \pm 0,21$	$30,99 \pm 0,14$
18	$23,47 \pm 0,12$	$24,16 \pm 0,15$	$24,54 \pm 0,16$	$24,96 \pm 0,09$

Самки [Females]				
1	2	3	4	5
	$n = 29$	$n = 36$	$n = 30$	$n = 75$
1	$68,63 \pm 0,25$	$70,54 \pm 0,27$	$70,40 \pm 0,24$	$70,09 \pm 0,21$
2	$75,31 \pm 0,26$	$77,48 \pm 0,32$	$77,26 \pm 0,24$	$76,84 \pm 0,21$
3	$77,24 \pm 0,28$	$78,82 \pm 0,31$	$78,72 \pm 0,25$	$77,97 \pm 0,23$
4	$49,48 \pm 0,15$	$50,66 \pm 0,20$	$50,58 \pm 0,20$	$49,75 \pm 0,14$
5	$32,17 \pm 0,23$	$33,04 \pm 0,16$	$33,13 \pm 0,20$	$33,96 \pm 0,16$
6	$28,12 \pm 0,15$	$28,94 \pm 0,14$	$28,62 \pm 0,14$	$29,63 \pm 0,12$
7	$21,61 \pm 0,16$	$22,16 \pm 0,14$	$21,84 \pm 0,11$	$22,49 \pm 0,10$
8	$8,58 \pm 0,09$	$8,65 \pm 0,07$	$8,29 \pm 0,11$	$8,81 \pm 0,06$
9	$18,15 \pm 0,08$	$18,83 \pm 0,12$	$18,50 \pm 0,14$	$18,40 \pm 0,07$
10	$33,31 \pm 0,17$	$34,01 \pm 0,15$	$33,67 \pm 0,19$	$32,04 \pm 0,11$
11	$34,57 \pm 0,16$	$34,90 \pm 0,15$	$34,38 \pm 0,15$	$32,63 \pm 0,13$
12	$18,41 \pm 0,10$	$18,83 \pm 0,12$	$18,84 \pm 0,11$	$18,18 \pm 0,06$
13	$8,10 \pm 0,07$	$7,93 \pm 0,07$	$7,95 \pm 0,07$	$7,75 \pm 0,05$
14	$18,90 \pm 0,10$	$19,16 \pm 0,11$	$19,26 \pm 0,11$	$18,77 \pm 0,12$
15	$7,39 \pm 0,07$	$7,60 \pm 0,05$	$7,60 \pm 0,06$	$8,03 \pm 0,05$
16	$11,05 \pm 0,12$	$10,59 \pm 0,04$	$10,57 \pm 0,08$	$10,76 \pm 0,06$
17	$28,87 \pm 0,15$	$29,58 \pm 0,16$	$28,93 \pm 0,19$	$28,96 \pm 0,10$
18	$21,21 \pm 0,13$	$21,86 \pm 0,13$	$21,86 \pm 0,12$	$22,97 \pm 0,10$

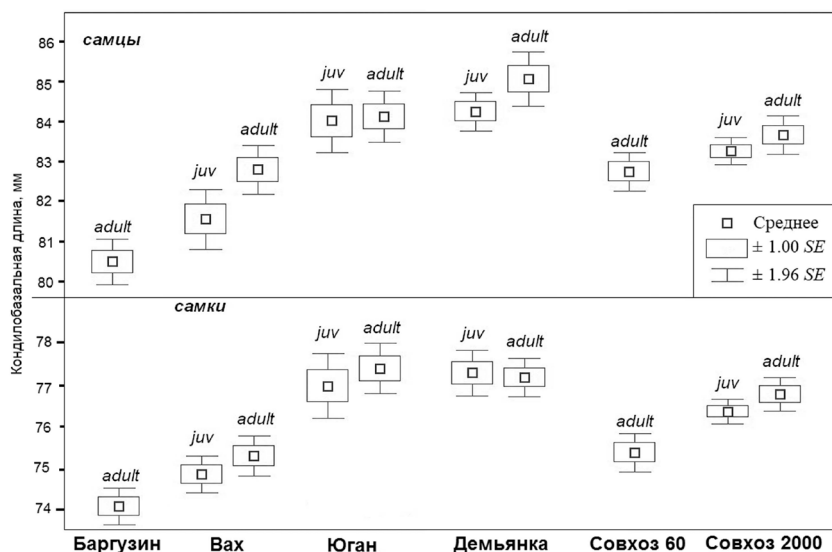


Рис. 1. Значения кондильобазальной длины черепа исследуемых выборок соболя:

juv – сеголетки, adult – взрослые особи

[Fig. 1. Condylobasal length of the skull of the studied sable populations:

juv - juveniles, adult - adults]

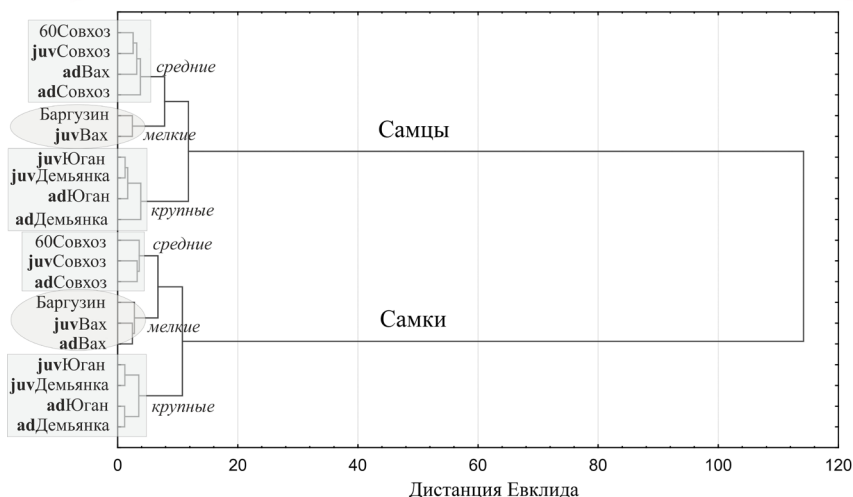


Рис. 2. Классификация выборок самцов и самок соболя по размерам черепа. Кластерный анализ, метод Варда. Обозначения: 60Совхоз – выборка взрослых особей зверохозяйства 1960 г., juv – сеголетки, ad – взрослые
[Fig. 2. Classification of sables populations according to skull size. Cluster analysis, Ward's method. 60Совхоз - adult sables from farm of 1960s, juv - juveniles, ad - adults]

По данным Г.И. Монахова и Н.Н. Бакеева [19, 20], кондилобазальная длина черепа (КБД) самцов камчатского соболя составляет 87,58 мм, самок – 81,29 мм, а по сведениям В.Г. Монахова [14] – 87,86 и 80,97 мм соответственно. В то же время самыми мелкими в ареале являются соболи Сихотэ-Алиня [14] с КБД 77,82 мм у самцов и 71,27 мм у самок. Поэтому совхозных соболей можно считать несколько более крупными средних в ареале вида. В данном сравнении совхозная группировка превосходит соболей из бассейна р. Вах и Баргузинского хребта (рис. 2).

По результатам анализа индекса полового диморфизма (ИПД) кондилобазальная длина (КБД) у взрослых самцов совхозных соболей оказалась на 8,9% (6,85 мм) больше, чем у самок, а наибольшее относительное превышение исследованных признаков отмечено по длине зубного ряда – 10,6% (3,2 мм). Среднее же значение ИПД для 18 признаков черепа составило 7,9% (в 1960-х гг. этот показатель был выше – 9,8, табл. 2).

По результатам кластерного анализа все исследованные выборки разделились на 2 кластера – самцов и самок (см. рис. 2). Внутри каждого пола наблюдается разделение особей на группы мелких, средних и крупных по размерам черепа выборок. В группу к мелким животным попали выборки из Баргузина и Ваха, потомков прибайкальских основателей с мелкими размерами черепа.

В кластер крупных животных попали выборки Демьянки и Югана, которые классифицированы как крупные и в исследовании В.Г. Монахова [14], причём стоит отметить, что животные, добытые в бассейне р. Вах в 1960-е гг., в этом исследовании отнесены в группу средних по размеру, тогда как баргузинские – в группу мелких. Самцы и самки из совхозной

Таблица 2 [Table 2]

Значения индекса полового диморфизма (ИПД) в изученных выборках, %
[Sexual Dimorphism Index (SDI) in the studied Sables populations, %]

№ признака [No. of characters]	Клеточный [Farm]		Дикий [Wild]			
	1960	2000	Баргузин [Barguzin]	Демьянка [Demyanka]	Юган [Yugan]	Вах [Vakh]
1	9,3	9,2	9,2	10,4	9,1	10,1
2	9,7	8,9	8,6	10,2	8,6	10,0
3	10,2	10,0	9,8	11,2	9,2	10,4
4	9,3	8,9	8,9	9,7	9,3	9,5
5	10,7	10,1	8,8	11,0	7,8	9,7
6	12,1	10,6	12,7	12,2	10,1	11,0
7	9,6	10,1	11,9	11,4	9,1	11,8
8	3,7	5,8	3,6	2,7	3,8	1,9
9	6,9	6,1	6,1	7,7	6,1	7,1
10	6,9	5,6	4,6	7,2	6,5	5,8
11	8,2	7,9	7,1	10,1	7,7	7,1
12	11,2	7,7	7,4	8,1	7,3	7,3
13	11,4	7,0	3,8	8,4	7,7	4,4
14	13,9	7,6	8,5	9,4	9,3	7,7
15	14,4	6,5	6,2	9,5	5,9	7,0
16	8,9	5,5	2,4	6,9	6,9	5,2
17	9,5	7,0	8,0	8,3	8,5	7,3
18	9,9	8,7	12,5	12,3	10,5	10,7
Среднее [Mean]	9,8	7,9	7,8	9,3	8,0	8,0

популяции соболя попали в кластер животных средних размеров (см. рис. 2).

По результатам факторного анализа на первую главную компоненту (ГК1) приходится 81,6% объясняемой дисперсии, на ГК2 – 9,2%. По большинству признаков (17 из 18) факторные нагрузки ГК1 имеют значения в пределах от 0,84 до 0,99, что говорит о высокой корреляции их с первой главной компонентой. Результаты факторного анализа согласуются с полученными результатами кластерного анализа (рис. 3).

Наименьшие размеры имеют самцы из Баргузинского хребта и ваховские сеголетки и взрослые, среди самок самыми мелкими оказались сеголетки Ваха и совхозные 1960-х гг., а после них – баргузинские и взрослые самки Ваха. Самые крупные соболи – демьянские и юганские, а к средним по размерам относятся совхозные. Однако здесь замечаем, что совхозные соболи 2000-х гг. имеют более высокие значения ГК1, чем 40 лет назад.

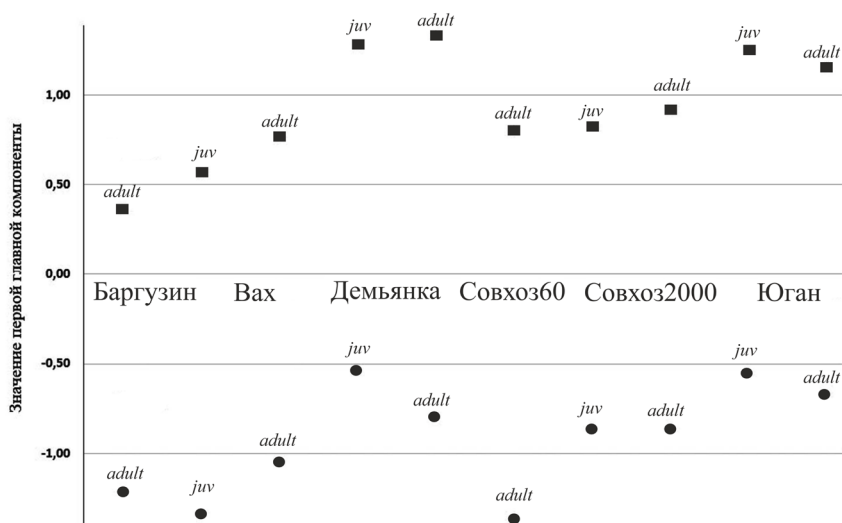


Рис. 3. Размеры черепа (значение ГК1) самцов и самок по результатам факторного анализа: juv – сеголетки, ad – взрослые особи
[Fig. 3. Skull size (First Principal Component PC1) of males and females according to the results of factor analysis: juv - juveniles, ad - adults]

Чтобы выяснить, по каким параметрам идёт увеличение размеров черепа животных Салтыковского зверосовхоза, провели сравнение средних значений изученных признаков за периоды 1960-х и 2000-х гг. Сравнения по всем 18 признакам показали, что самцы салтыковских соболей стали значимо крупнее по 7 признакам (1–3, 5, 6, 9, 13; $p < 0,05$; плюс с тенденцией к росту – по пяти), а самки – по тринадцати (1–3, 5, 6, 9, 12–18; $p < 0,02$). Однако есть группа признаков, по которым произошло уменьшение: у самцов это промеры 4*, 7, 8, 10*, 11* и 17, у самок – 4*, 7, 8*, 10*, 11* (звёздочками помечены признаки со статистически значимыми различиями $p < 0,05$). Отметим, что салтыковские соболей за 40 лет показали увеличение размеров, и в основном за счёт самок.

Изменения в черепе соболя за 40-летний период истории зверохозяйства отражает рис. 4. Прежде всего, это группа общих размеров у самцов и самок по таким признакам, как основная, кондиллобазальная и наибольшая длина (признаки 1–3), затем лицевая длина и длина зубного ряда (признаки 5, 6). Увеличились также ширина хоан и длина слухового барабана (признаки 9, 13). Значимое увеличение показали самки по ширине мыщелков, ширине между скуловыми отверстиями, ширине слухового барабана и высотам в области межглазничного сужения и в области слуховых барабанов (признаки 12, 14, 16–18). При этом самки салтыковских соболей в целом показали больший рост по сравнению с самцами (см. рис. 4), несмотря на то, что по ряду признаков произошло, наоборот, уменьшение параметров – по ширине мозговой капсулы и наибольшей ширине черепа, а также длине мозгового отдела и длине ряда коренных зубов (признаки 4, 7, 10, 11; рис. 4), т.е. по признакам, связанным с жевательным аппаратом.

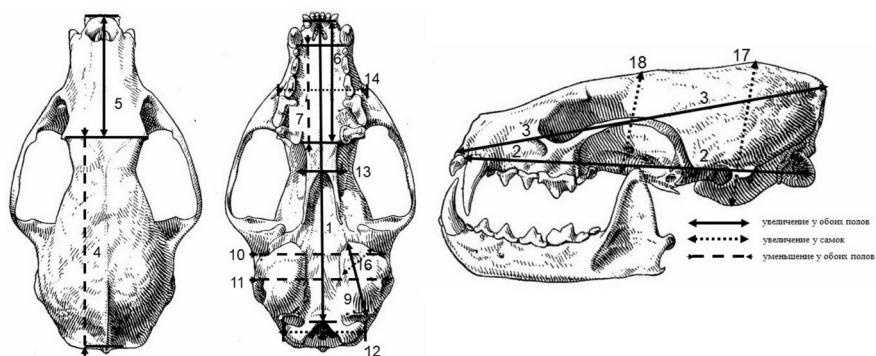


Рис. 4. Изменения размеров черепа совхозных соболей за период 1960–2000 гг.

Номерами обозначены краниометрические признаки

[Fig. 4. Direction of changes in the size of the skull of state farm sables during 1960-2000.

The numbers indicate craniometric traits]

Их уменьшение мы связываем с адаптацией животных к специфическим кормам зверохозяйства – как правило, это фарши и каши, т.е. мягкие корма, поедание которых не требует усилий для разгрызания и разжевывания.

Ранее оценку размеров черепа в салтыковской популяции соболя провёл Г.И. Монахов [17]. Приняв баргузинских зверьков за одних из прародителей совхозного стада [5], он заключил, что за 30-летний период разведения в клетках они приобрели более крупные размеры, а основные преобразования фенооблика произошли у совхозных самок. По результатам нашего исследования можно сделать схожий вывод: самки вносят наибольший вклад в отмеченное укрупнение салтыковской популяции в последующие 40 лет разведения (см. рис. 3 и 4). Можно также констатировать, что в совхозной популяции продолжается преобразование топологии черепа в сторону специфического клеточного морфотипа, причём у самцов и самок процесс идёт по-разному, о чём свидетельствует и сокращение среднего индекса полового диморфизма (см. табл. 2). Ранее нами была отмечена закономерность снижения с возрастом половых различий в совхозной популяции [20]. И если по 6 признакам увеличение размеров идёт когерентно, то по 5 признакам самки, в отличие от самцов, увеличивали размеры (см. рис. 4).

Связано ли отмеченное увеличение размера соболя к началу 21-го столетия с процессом племенного отбора? По-видимому, да. Хотя бонитировка соболя в основном идёт по признакам качества мехового покрова, его окраске, плодовитости, срокам созревания, также оцениваются размер и телосложение. Однако измерения размера зверьков заменены их взвешиванием, к особо крупным относят самцов массой более 1,4 кг, самок – свыше 1,2 кг. На основе бонитировки ведётся отбор в основное стадо (для разведения) и подбор пар в период гона [5]. За десятилетия стандартных зоотехнических процедур в разных племенных зверосовхозах России созданы уникальные породы соболя с особыми свойствами мехового по-

крова для удовлетворения различных запросов потребителей ценнейшей пушной продукции.

Интересные результаты недавно получены при наблюдениях за ростом племенного молодняка соболей в звероплемзаводе «Савватьево», самки которого показали рост длины тела до октября, а помесный с дикими соболями молодняк продолжал расти и в ноябре [21]. Это говорит о существовании механизма, сдерживающего рост совхозных соболей, несмотря на стабильность условий клеточного содержания. У совхозного соболя идёт постепенная потеря генетической изменчивости [22], что может влиять на физиологические свойства клеточных зверьков. Возможно, при направленном изменении хозяйственно важных характеристик у совхозного соболя изменяются другие свойства, наследование которых происходит независимо.

Морфологические различия отмечены также и у других разводимых в клетках хищников. Так, одичавшие клеточные американские норки *Neogale vison* Schreber, 1777 в Белоруссии стали мельче природных канадских [23], хотя многие породные группы норок имеют крупные размеры. Морфологические тренды у клеточных зверей разного пола могут проявляться по-разному, что отмечено на примере норок [24] и показано нами. Также более мелкие размеры приобрели серебристо-чёрные лисицы [25].

Заключение

За период 1960–2000-х гг. у соболей Салтыковского племзверосовхоза под влиянием искусственного отбора увеличились размеры черепа, причём у самок этот процесс шёл интенсивнее, чем у самцов. Клеточная популяция соболя отличается по размерам черепа от диких животных, однако различия носят внутривидовой характер и направленной тенденции к увеличению выше, чем у самых крупных природных группировок вида, ожидать не следует. Соболё из зверохозяйства статистически значимо крупнее животных из бассейна р. Вах и Баргузинского хребта, но уступают в размерах зверькам из бассейнов рек Демьянка и Юган. Самцы значительно крупнее самок по всем исследованным признакам, но в совхозной популяции имеется тенденция к уменьшению полового диморфизма.

Список источников

1. Вавилов Н.И. Селекция как наука // Избранные сочинения. Генетика и селекция. М. : Колос, 1966. С. 164–175.
2. Трут Л.Н., Харламова А.В., Владимирова А.В., Гербек Ю.Э. Об отборе лисиц на агрессивность и его коррелированных последствиях // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. Т. 21, № 4. С. 392–401. doi: 10.18699/VJ17.257
3. Ильина Е.Д. Звероводство. М. : Сельхозиздат, 1963. 423 с.
4. Мантейфель П.А. Соболь. М. : КОИЗ, 1934. 108 с.
5. Афанасьев В.А., Перельдик Н.Ш. Разведение соболей // Клеточное пушное звероводство. М. : Колос, 1966. С. 343–351.
6. Чекалова Т.М., Орлова Е.М., Ручкина З.С. Особенности разведения соболей в условиях звероводческих хозяйств. М. : ИД «Научная библиотека», 2021. 148 с.
7. Старков И.Д. Разведение соболей. М.; Л. : КОИЗ, 1939. 52 с.

8. Павлюченко В.М., Уткин Л.Г., Григорьев М.Ю., Имшенецкая И.С., Кладовщиков В.Ф., Куличков Б.А., Портнова А.Т., Снытко Э.Г. Клеточное разведение соболей. М. : Колос, 1979. 184 с.
9. Портнова Н.Т. Наш опыт разведения соболей // Кролиководство и звероводство. 1966. № 4. С. 15–17.
10. Сомова М.М., Мельникова Е.Е., Филимонов П.А., Каштанов С.Н. Генетические тенденции размеров тела и репродуктивных качеств в популяции серебристого соболя (*Martes zibellina*) // Ветеринария, зоотехния и биотехнология. 2022. № 6. С. 75–88.
11. Тимофеев В.В., Павлов М.П. Соболь // Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. 1. Киров : Волго-Вятское кн. изд-во, 1973. С. 51–105.
12. Монахов Г.И. Географическая изменчивость и таксономическая структура соболя фауны СССР // Тр. ВНИИОЗ. Вып. 26. Киров : ВНИИОЗ, 1976. С. 54–87.
13. Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Сеницын А.А. Соболь. Киров : ГНУ ВНИИОЗ, 2003. 336 с.
14. Монахов В.Г. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале. Екатеринбург : НИСО УрО РАН, Банк культурной информации, 2006. 202 с.
15. Duerst V. Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Saugern // Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Berlin, 1926. Abt. 7, Ht. 2. PP. 231–332.
16. Новиков Г.А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М. : АН СССР, 1956. 296 с.
17. Монахов Г.И. Сравнительная характеристика некоторых морфологических показателей совхозных и диких соболей // Бюллетень МОИП. 1967. Т. 72, вып. 6. С. 120–128.
18. Россолимо О.Л., Павлинов И.Я. Половые различия в развитии, размерах и пропорциях черепа лесной куницы *Martes martes* (Mammalia, Mustelidae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 6. С. 23–35.
19. Монахов Г.И., Бакеев Н.Н. Соболь. М. : Лесная промышленность, 1981. 240 с.
20. Монахов В.Г. Возрастные изменения размерного полового диморфизма у соболя в природе и неволе // Онтогенез. 2012. № 4. С. 287–298.
21. Балакирев Н.А., Новиков М.В., Реусова Т.В., Стрепетова О.А., Шумилина Н.Н., Орлова Е.А., Ларина Е.Е. Исследование некоторых товарных свойств, определяющих качество шкурок соболя клеточного разведения и промыслового // Кролиководство и звероводство. 2022. № 5. С. 19–26.
22. Каштанов С.Н., Сомова М.М., Николаева Э.А. Особенности формирования генетической структуры соболя (*Martes zibellina* L.) в domesticiрованной среде // Кролиководство и звероводство. 2018. № 3. С. 11–14.
23. Kruska D.C., Sidorovich V.E. Comparative allometric skull morphometrics in mink (*Mustela vison* Schreber, 1777) of Canadian and Belarus origin; taxonomic status // Mammalian Biology. 2003. Vol. 68. PP. 257–278.
24. Харламова А.В., Трапезов О.В. Плейотропный эффект мутации Black crystal на репродуктивные показатели у американской норки (*Mustela vison*) // Генетика. 1999. Т. 35, № 6. С. 765–770.
25. Котельникова У.В., Васильев А.Г. Многомерное морфометрическое сравнение «доместичированных» и природных лисиц // Биосфера и человечество. Екатеринбург, 2000. С. 130–134.

References

1. Vavilov NI. Izbrannye sochineniya. Genetika i selektsiya [Selected essays. Genetic and Selection]. Moscow: Kolos; 1966. 559 p. In Russian
2. Trut LN, Kharlamova AV, Vladimirova AV, Herbeck YuE. On selection of foxes for enhanced aggressiveness and its correlated implications. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(4):392-401. doi: 10.18699/VJ17.257. In Russian
3. Il'ina ED. Zverovodstvo [Fur farming]. Moscow: Sel'khozizdat; 1963. 423 p. In Russian

4. Manteyfel' PA, Sobol' [Sable]. Moscow: Vsesoyuznoe kooperativnoe ob"edinennoe izdatel'stvo; 1934. 108 p. In Russian
5. Afanas'ev VA, Perel'dik NSh. Kletochnoe pushnoe zverovodstvo [Cell fur farming]. Moscow: Kolos; 1966. pp. 343-351. In Russian
6. Chekalova TM, Orlova EM, Ruchkina ZS. Osobennosti razvedeniya soboley v usloviyakh zverovodcheskikh khozyaystv [Features of sable breeding in fur farms]. Moscow: Nauchnaya biblioteka; 2021. 148 p. In Russian
7. Starkov ID. Razvedenie soboley [Sable breeding]. Moscow: Vsesoyuznoe kooperativnoe ob"edinennoe izdatel'stvo; 1939. 52 p. In Russian
8. Pavlyuchenko VM, Utkin LG, Grigor'ev MYu, Imshenetskaya IS, Kladovshchikov VF, Kulichkov BA, Portnova AT, Snytko EG. Kletochnoe razvedenie soboley [Cell breeding of sables]. Moscow: Kolos; 1979. 184 p. In Russian
9. Portnova NT. Nash opyt razvedeniya soboley [Our experience in breeding sables]. *Krolikovodstvo i zverovodstvo*. 1966;4:15-17. In Russian
10. Somova MM, Mel'nikova YeYe, Filimonov PA, Kashtanov SN. Geneticheskiye tendentsii razmerov tela i reproduktivnykh kachestv v populyatsii serebristogo sobolya (*Martes zibellina*) [Genetic trends in body size and reproductive traits in the silver sable population (*Martes zibellina*)]. *Veterinariya, Zootekhnika i Biotekhnologiya*. 2022;6:75-88. In Russian
11. Timofeev VV, Pavlov MP. Akklimatizatsiya okhotnich'e-promyslovyykh zverey i ptits v SSSR [Acclimatization of hunting and fur-bearing animals and birds in the USSR]. Part 1. Kirov: Volgo-Vyatskoe Publ.; 1973. pp. 51-105. In Russian
12. Monakhov GI. Geograficheskaya izmenchivost' i taksonomicheskaya struktura sobolya fauny SSSR [Geographic variability and taxonomic structure of the sable fauna of the USSR]. *Trudy VNIIOZ*. 1976;26:54-87. In Russian
13. Bakeev NN, Monakhov GI, Sinitsyn AA. Sobol' [Sable]. Kirov: Vyatka; 2003. 336 p. In Russian
14. Monakhov V.G. Dinamika razmernoy i feneticheskoy struktury sobolya v areale [Dynamics of size and phenetic structure of the sable in its range]. Yekaterinburg: Bank Kul'turnoy Informatsii Publ.; 2006. 202 p. In Russian
15. Duerst V. Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Saugern. *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Berlin*. 1926;7(2):231-332. In German
16. Novikov GA. Khishchnye mlekoopitayushchie fauny SSSR [Carnivores mammals in the fauna of the USSR]. Moscow: Akademiya Nauk SSSR Publ.; 1956. 296 p. In Russian
17. Monakhov GI. Sravnitel'naya kharakteristika nekotorykh morfologicheskikh pokazateley sovkhoznykh i dikikh soboley [Comparative characteristics of some morphological indicators of farm and wild sables]. *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdelenie Biologicheskoe*. 1967;72(6):120-128. In Russian
18. Rossolimo OL, Pavlinov IYa. Polovye razlichiya v razviti, razmerakh i proporsiyakh cherepa lesnoy kunitsey *Martes martes* (Mammalia, Mustelidae) [Sexual differences in the development, size, and proportions of the skull of the pine marten *Martes martes* (Mammalia, Mustelidae)]. *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody Otdelenie Biologicheskoe*. 1974;79(6):23-35. In Russian
19. Monakhov GI, Bakeev NN. Sobol' [Sable]. Moscow: Lesnaya Promyshlennost' Publ.; 1981. 240 p. In Russian
20. Monakhov VG. Vozrastnye izmeneniya razmernogo polovogo dimorfizma u sobolya v prirode i nevole [Age-related changes in size sexual dimorphism of the sable in natural and captive environment]. *Ontogenez - Russian Journal of Developmental Biology*. 2012;4:287-298. In Russian
21. Balakirev NA, Novikov MV, Reusova TV, Strepetova OA, Shumilina NN, Orlova EA, Larina EE. Issledovanie nekotorykh tovarnykh svoystv, opredelyayushchikh kachestvo shkurok sobolya kletochnogo razvedeniya i promyslovogo [Study of some commercial properties determining the quality of cell breeding and hunting sable fur]. *Krolikovodstvo i Zverovodstvo*. 2022;5:19-26. In Russian

22. Kashtanov SN, Somova MM, Nikolaeva EA. Osobennosti formirovaniya geneticheskoy struktury sobolya (*Martes zibellina* L.) v domestitsirovannoy srede [Features of the formation of the genetic structure of the sable (*Martes zibellina* L.) in a domesticated environment]. *Krolikovodstvo i Zverovodstvo*. 2018;3:11-14. In Russian
23. Kruska DC, Sidorovich VE. Comparative allometric skull morphometrics in mink (*Mustela vison* Schreber, 1777) of Canadian and Belarus origin; taxonomic statu. *Mammalian Biology*. 2003;68:257-278.
24. Kharlamova AB, Trapezov OV. Pleyotropnyy effekt mutatsii Black crystal na reproduktivnyye pokazateli u amerikanskoj norki (*Mustela vison*) [Pleiotropic effect of the Black crystal mutation on reproductive performance in the American mink (*Mustela vison*)]. *Genetika*. 1999;35(6):765-770.
25. Kotel'nikova UV, Vasil'ev AG. Mnogomernoe morfometricheskoe sravnenie "domestitsirovannykh" i prirodnykh lisits [Multidimensional morphometric comparison of "domesticated" and natural foxes]. In: *Biosfera i chelovechestvo*. Materialy nauch. konf. [Biosphere and Mankind Proc. of the Sci. Conf. (Yekaterinburg, Russia, 24-28 April, 2000)]. Yekaterinburg: Yekaterinburg Publ.; 2000. pp. 130-134. In Russian

Информация об авторах:

Ширяева Елена Леонидовна, старший инженер лаборатории экологии охотничьих животных Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург, Россия). E-mail: shiriaeva_el@ipae.uran.ru

Ранюк Марьяна Николаевна, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории экологии охотничьих животных Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4915-1654>.

E-mail: ranyuk@ipae.uran.ru

Монахов Владимир Генрихович, д-р биол. наук, в.н.с. лаборатории экологии охотничьих животных Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3021-0116>

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Elena L. Shiriaeva, senior engineer of the Laboratory of game species ecology, Institute of plant and animal ecology, Ural Department RAS (Ekaterinburg, Russian Federation).

E-mail: shiriaeva_el@ipae.uran.ru

Maryana N. Ranyuk, Cand. Sci. (Biol.), senior researcher of the Laboratory of game species ecology, Institute of plant and animal ecology, Ural Department RAS (Ekaterinburg, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4915-1654>.

E-mail: ranyuk@ipae.uran.ru

Vladimir G. Monakhov, Dr. Sci. (Biol.), leading researcher of the Laboratory of game species ecology, Institute of plant and animal ecology, Ural Department RAS (Ekaterinburg, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3021-0116>

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 21.02.2024;
одобрена после рецензирования 02.04.2024; принята к публикации 19.05.2025*

*The article was submitted 21.02.2024;
approved after reviewing 02.04.2024; accepted for publication 19.05.2025*

КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

Научная статья

УДК 575.222.5: 575.222.7:575.222.78:599.323.43

doi: 10.17223/19988591/70/7

Гетерозисный эффект в двух поколениях экспериментального скрещивания линий степной пеструшки *Lagurus lagurus* (Rodentia, Mammalia)

Михаил Анатольевич Потапов¹, Ольга Федоровна Потапова²,
Павел Александрович Задубровский³,
Инна Валерьевна Задубровская⁴

^{1, 2, 3, 4} Институт систематики и экологии животных СО РАН,
Новосибирск, Россия

^{3, 4} Новосибирский государственный педагогический университет,
Новосибирск, Россия

¹ vopatop@gmail.com

⁴ inna_zadubrovskaya@mail.ru

Аннотация. Разведение животных под контролем человека ввиду малочисленности выборки часто осуществляется путем близкородственного скрещивания и сопровождается его вредными последствиями. Выходом для снижения негативных последствий инбридинга могла бы стать гибридизация. Для изучения влияния инбридинга и последующей гибридизации, а также материнского эффекта на репродуктивные, поведенческие и морфологические характеристики животных провели 4 последовательных цикла инбредного разведения степной пеструшки из двух мест обитания с последующим реципрокным скрещиванием полученных сток в двух поколениях. При инбридинге наблюдали ожидаемое снижение ряда репродуктивных показателей. Гибридизация в первом поколении сопровождалась положительным гетерозисом. При этом эффекты, аналогичные гетерозису, проявлялись также у гибридов второго поколения, полученных при скрещивании гибридов первого поколения между собой, что, по-видимому, определяется материнским влиянием на потомство.

Ключевые слова: инбридинг, гибридизация, гетерозис, репродуктивный потенциал, степная пеструшка

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке Программы ФНИ № FWGS-2021-003.

Благодарности: авторы благодарны учителю, проф. Вадиму Ивановичу Евсикову, инициировавшему данное исследование и успевшему при жизни участвовать в нем, а также Кокеновой Гульмире Толегеновне, при участии которой проводили работу с животными.

Для цитирования: Потапов М.А., Потапова О.Ф., Задубровский П.А., Задубровская И.В. Гетерозисный эффект в двух поколениях экспериментального скрещивания линий степной пеструшки *Lagurus lagurus* (Rodentia, Mammalia) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 70. С. 124–142. doi: 10.17223/19988591/70/7

Original article

doi: 10.17223/19988591/70/7

Heterotic effect in two generations of experimental crossing of lines of steppe lemming, *Lagurus lagurus* (Rodentia, Mammalia)

Michael A. Potapov¹, Olga F. Potapova², Pavel A. Zadubrovskiy³,
Inna V. Zadubrovskaya⁴

^{1, 2, 3, 4} *Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia*

^{3, 4} *Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia*

¹ *vopatop@gmail.com*

⁴ *inna_zadubrovskaya@mail.ru*

Summary. Both in natural environments and during controlled breeding, animals encounter situations involving inbreeding and hybridization of inbred forms. The effects of inbreeding on individual components of fitness, such as viability and fertility, have primarily been studied in economically significant species. However, as we recognize that contrast to existing ideas about the ongoing evolution of the biosphere, degradation of the biosphere is occurring, it is essential to reevaluate the strategies for human interaction with nature. These strategies should be designed to preserve systemic organization and maintain intra- and inter-population diversity at optimal levels. When applied correctly, hybridization can serve both to establish and substantiate the species status of difficult-to-distinguish forms and to enhance valuable traits in economically important breeds while preserving the genetic diversity of domesticated animals, including rare species. To investigate the influence of intraspecific hybridization on the reproductive, behavioral, and morphological characteristics of animals, four successive cycles of inbred breeding (iF1-iF4) of the steppe lemming (*Lagurus lagurus*) from two distinct habitats were conducted, followed by reciprocal crossing of the resulting stocks in the hF1 and hF2 generations. Under laboratory conditions, two lines of steppe lemmings were established, bred according to a standard brother-sister scheme. The founders of these lines were descendants of animals captured in Novosibirsk Oblast: line K was sourced from the Karasuk district (forest-steppe zone of Northern Kulunda), while line CH was sourced from the Zdvinsk district (steppe areas of the Barabinskaya lowland near Lake Chany). Animals bred within each of the drains, with a random selection of pairs serving as controls, were studied. After being separated from their parents, young animals were housed in same-sex sibling groups. At the age of 1 to 1.5 months, they were individually housed. Animals that were two months old were used for breeding. The female was placed in the male's cage, and the appearance of the cubs was monitored. Each breeding pair was given the opportunity to produce up to two broods. Experimental animals were bred inbred over four successive generations. To obtain first-generation hybrids (hF1), reciprocal crossing of the descendants from two lines of the fourth generation was conducted, resulting in the formation of 32 pairs. To obtain second-generation hybrids (hF2), 20 pairs were formed among the hF1 hybrids. The weight of females, the number of live and still-born cubs, and the growth and survival of litters until the end of the feeding period were recorded. The day after the birth of the first litter, both the female and male were assessed for parental care for 10 minutes. They were removed from the cage, and the young were relocated from the nest to the opposite corner (approximately 20 cm away). Each parent was then placed sequentially in the nest, and the time until the first pup was returned to the nest was measured. After completing double reproduction (at the age of 3 to 4 months), the animals were removed from the experiment. Body

length and weight, as well as the weight of internal organs, were determined posthumously. For calculations, indices were utilized, specifically the ratio of the mass of internal organs to body weight.

During inbreeding, the number of live births and the number of cubs raised to independence decreased compared to the control group, primarily due to an increase in juvenile mortality (see Fig. 1). In contrast, when two lines of steppe lemmings were hybridized, fertility increased significantly, as evidenced by a rise in both the number of live births and the number of pups raised to independence compared to those that produced inbred offspring. Body condition indicators were highest in inbred animals, which may be attributed to "favourable" housing conditions (see Fig. 5). However, reproductive rates for both males and females declined. In inbred breeding, the proportion of successfully reproducing pairs decreased significantly compared to the control group. During hybridization, this proportion returned to initial values (see Table 2). Additionally, a decrease in the relative weight of the testes in inbred males was observed, which we attribute, on one hand, to the negative effects of inbreeding and, on the other hand, to the conditions of captivity (see Fig. 4).

Parental care did not diminish over four generations of inbreeding; in fact, it increased in the first two generations for both females and males when compared to the control group (see Fig. 3). This enhancement in parental care may have improved the survival chances of offspring from parents with reduced reproductive rates.

The article contains 5 Figures, 2 Tables, 39 References.

Keywords: inbreeding, hybridization, heterosis, reproductive potential, steppe lemming

Fundings: this work was partially supported by the FNI Program No. FWGS-2021-003.

Acknowledgments: the authors are grateful to the teacher, Prof. Vadim Ivanovich Evsikov, who initiated this research and managed to participate in it during his lifetime, and Gulmira Tolegenovna Kokenova, with whose participation the work with animals was carried out.

For citation: Potapov MA, Potapova OF, Zadubrovskiy PA, Zadubrovskaya IV. Heterotic effect in two generations of experimental crossing of lines of steppe lemming, *Lagurus lagurus* (Rodentia, Mammalia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;70:124-142. doi: 10.17223/19988591/70/7

Введение

И в природных условиях, и при разведении под контролем человека животные сталкиваются с ситуациями инбридинга и гибридизации инбредных форм. Влияние инбридинга на отдельные компоненты приспособленности (жизнеспособность и плодовитость) изучали в основном на хозяйственно значимых животных. И только сейчас, когда «в противовес существующим представлениям о продолжающейся эволюции биосферы происходит деградация биосферы» [1], нужно пересмотреть стратегию взаимодействия человека и природы и строить его таким образом, чтобы не разрушалась системная организация, а внутри- и межпопуляционное разнообразие удерживалось на оптимальном уровне [2].

Важно выявить эффекты близкородственного скрещивания и последующей гибридизации инбредных форм на жизненно важные характеристики

животных как для выяснения механизмов адаптации и поддержания природного популяционного гомеостаза, так и для планирования и разработки схем их разведения в практической деятельности человека. Актуальным представляется также исследование влияния материнской среды не только на прямых потомков, но и на потомков последующих поколений, что позволит рационально подбирать репродуктивные пары для более полного использования воспроизводительного потенциала популяции.

Известно, что популяция, основанная малым числом особей, менее адаптирована к быстро изменяющимся условиям среды [3]. Вредное воздействие близкородственных спариваний выражается в «инбредной депрессии»: отклонениях развития, сниженной плодовитости и жизнеспособности [4, 5].

Вместе с тем существует и положительная сторона инбридинга для популяции в целом, заключающаяся в освобождении от «мутационного груза». При этом некоторые находящиеся до этого в рецессивном состоянии гены могут оказаться полезными и закрепиться, что увеличивает приспособленность популяции к условиям среды. Сведения о влиянии инбридинга на приспособленность мелких млекопитающих противоречивы, остается не до конца изученным его адаптивное значение для вида [6–8].

Показано, что у млекопитающих фактическая плодовитость инбредных самок существенно повышается при их скрещивании с самцами другой линии, а судьба новорожденных гибридного потомства зависит от генетико-физиологических особенностей материнского организма. Показано также, что плодовитость гибридных самок первого поколения значительно выше, чем инбредных, и зависит при этом от генотипа матери. Выявлены причины и механизмы проявления гибридной силы, зависящие от материнского организма и особенностей его генетико-иммунологического взаимодействия с потомством [9–12].

Гибридизация – при её грамотном использовании – может применяться как для установления и обоснования видового статуса трудноразличимых форм [13], так и для увеличения ценных признаков хозяйственно важных пород и поддержания генетического разнообразия животных, разводимых под контролем человека, в том числе редких видов.

В настоящей работе под гибридизацией подразумевается скрещивание генетически разнородных линий одного вида, основатели которых отловлены в разных экологических условиях. Объектом исследования служила степная пеструшка *Lagurus lagurus* Pallas, 1773 – вид, достаточно легко разводимый в неволе [14, 15]. В природе степная пеструшка, предпочитающая открытые степные биотопы, встречается в основном семейными парами с потомством, иногда разновозрастным [16]. Размножение идет с апреля по ноябрь, в благоприятные годы и под снегом. Перезимовавшие самки приносят до 7 выводков в год, а сеголетки – до 3. Средняя плодовитость взрослых самок – 7,5 эмбриона, а молодых – 4,6. Структура семейных группировок степной пеструшки меняется в зависимости от плотности населения [17]. В заботе о потомстве принимают участие как самцы, так и самки [18].

С целью изучения влияния внутривидовой гибридизации на репродуктивные, поведенческие и морфологические характеристики животных провели 4 последовательных цикла инбредного разведения (iF1–iF4) степной пеструшки из двух мест обитания с последующим реципрокным скрещиванием полученных стоков в поколениях hF1 и hF2.

Материалы и методы

Работу начали в 2003 г., по её результатам защищена кандидатская диссертация [19], часть материала которой опубликована [20], однако основной результат остался неопубликованным. Между тем полученные данные по сей день представляют научную ценность для понимания механизмов поддержания жизнеспособности природных популяций, связанных с инбридингом и внутривидовой гибридизацией.

Экспериментальные животные. В 2003 г. в лаборатории популяционной экологии и генетики животных ИСиЭЖ СО РАН (ныне – лаборатория структуры и динамики популяций животных) в виварных условиях были заложены две линии степной пеструшки, разводимые по стандартной братско-сестринской схеме [19, 21]. Основателями линий стали потомки животных, отловленных в Новосибирской области: линия К – в Карасукском р-не (лесостепь Северной Кулунды), западнее г. Карасука на 15 км и восточнее с. Троицкого на 4 км. Географическую изоляцию обеспечивают оз. Малое Черное с севера и оз. Кротова Ляга с юга. Отсюда изъяли 16 взрослых и 13 ювенильных зверьков, которые основали линию.

Линия Ч – в Здвинском р-не (Барабинская низменность), западнее г. Здвинска на 40 км. Географическую изоляцию обеспечивают оз. Фадиха с одной стороны, дельта рек Каргат и Чулым – с другой, и ещё с двух сторон – искусственные протоки. Здесь были отловлены 2 самки – беременная и ювенильная. Эти самки и потомство, рождённое беременной самкой, дали начало 6 парам, которые стали основателями линии.

Внешне животные двух линий различаются: зверьки линии Ч отличаются короткой гладкой шерстью, а у зверьков линии К она более длинная и взъерошенная.

Животных содержали в стандартных клетках (20 × 30 × 10 см) при постоянном световом режиме (14 ч света : 10 ч темноты) и свободном доступе к сочному комбинированному корму, что позволило не учитывать сезонный фактор. В качестве подстилочного материала использовали древесные опилки.

Схема эксперимента. После отсадки от родителей молодых зверьков содержали однополыми sibсовыми группами. В возрасте 1–1,5 месяца рассаживали индивидуально. Для размножения использовали животных 2-месячного возраста. Самку подсаживали в клетку самца и следили за парой, пока не появлялись детеныши. Каждой размножающейся паре предоставляли возможность принести до двух выводков. Экспериментальных животных размножали инбредно на протяжении четырех последовательных поколений. Контролем служили особи, отловленные в природе, и их потомки первого поколения, разводимые аутбредно в пределах каждого из

стоков. Проанализированы показатели 166 инбредных и 54 контрольных пар.

Для получения гибридов первого поколения (hF1) проводили реци-прокное скрещивание потомков двух линий четвертого поколения. Сформировано 32 пары. Для получения гибридов второго поколения (hF2) сформировано 20 пар среди гибридов hF1.

Репродуктивные характеристики. Самок взвешивали в день формирования пары и после первых родов. Прирост массы тела за время беременности характеризует метаболические запасы для нужд последующей лактации [22, 23]. Учитывали число живых и мертворожденных детенышей (доля последних – показатель перинатальной смертности), рост и выживаемость выводков до окончания выкармливания. Молодых животных отсаживали от матерей на 21-й день от рождения. Молочность самок оценивали по приросту суммарной массы тела всего выводка ко дню отсадки по отношению к таковому на день рождения [24, 25].

Родительская забота. На следующий день после рождения первого выводка самку и самца тестировали на проявление родительской заботы в течение 10 мин. Их отсаживали из клетки, а детенышей перемещали из гнезда в противоположный угол (около 20 см). Затем каждого родителя последовательно помещали в гнездо и определяли время до доставки в гнездо первого детеныша [23].

Морфологические показатели. Животных после окончания двукратного размножения (в возрасте 3–4 мес.) выводили из эксперимента дислокацией шейных позвонков. Посмертно определяли длину и массу тела, массу внутренних органов. Для расчетов использовали индексы – отношения массы внутренних органов к массе тела.

Для оценки упитанности животных использовали индекс физического состояния тела (BCI , body condition index): $BCI = W/W_E$, где W – масса тела, $W_E = b/L^3$ – ожидаемая масса тела (L – длина тела, L^3 – показатель объема тела, b – коэффициент регрессии массы тела на показатель объема, предварительно рассчитанный на выборке контрольных животных) [26]. Ранее нами установлено, что относительная масса околосоменникового (прилежащего к эпидидимису) жира у самцов положительно коррелирует с BCI ($r_{16} = +0,64$, $p < 0,004$), что дало нам возможность в дальнейшем использовать его в качестве показателя упитанности самцов.

Математические методы. Математический анализ проводили с помощью критериев Стьюдента, χ^2 , дисперсионного анализа ANOVA и теста LSD из его арсенала. Данные в тексте и на рисунках представлены в виде средних и ошибок средних. Различия считали достоверными при $p < 0,05$. При отсутствии достоверных различий между анализируемыми группами соответствующие статистические данные объединены.

Данные, полученные в ходе эксперимента, не были опубликованы в рецензируемых изданиях, при этом не утратили свою актуальность и значи-

мость для понимания механизмов поддержания жизнеспособности природных популяций.

Результаты исследования

Наблюдалось повышение параметров размножения и лучшее развитие потомков во втором цикле гибридизации у гибридов hF2.

Репродуктивные характеристики. При инбредном разведении доля успешно размножающихся пар значительно снижалась по сравнению с контролем. При гибридизации этот показатель возрастал до исходных значений (табл. 1).

При инбридинге число живорожденных и выращенных до самостоятельности детенышей снижалось по сравнению с контролем за счет увеличения ювенильной смертности. Особенно большая смертность наблюдалась в 3–4-м цикле, что, видимо, связано с инбредной депрессией. При гибридизации двух линий степных пеструшек плодовитость резко возрастала за счет увеличения как числа живорожденных, так и выкормленных до самостоятельности детенышей по сравнению с животными, родившими инбредное потомство (рис. 1).

Прирост массы тела самок за время первой беременности по сравнению с контролем снижался в 1–2-м поколениях братско-сестринского разведения в 2 раза, а в 3–4-м – почти в 3 раза. При гибридизации этот показатель восстанавливался (табл. 2).

Таблица 1 [Table 1]

Доля размножающихся пар степной пеструшки в контроле, при инбредном разведении и гибридизации
[Proportion of breeding pairs of steppe lemming in control, inbred breeding and hybridization]

Поколения разведения [Generations of breeding]	Доля размножающихся, % [Proportion of reproducing, %]	Всего пар [Total pairs]
Контроль [Control]	73,5	34
Основатели линий [Founders of the lines]	19,0*	42
Инбредные iF1-2 [Inbred iF1-2]	37,0*	46
Инбредные iF3-4 [Inbred iF3-4]	36,8*	57
Гибридизация hF1 [Hybridization hF1]	84,4**	32
Гибридизация hF2 (hF1×hF1) [Hybridization hF2 (hF1×hF1)]	100,0**	20

Примечание. * Достоверные отличия от контроля $p < 0,05$, ** достоверные отличия от инбредных $p < 0,05$.

[Note. * Significant differences from control $p < 0.05$, ** significant differences from inbred $p < 0.05$].

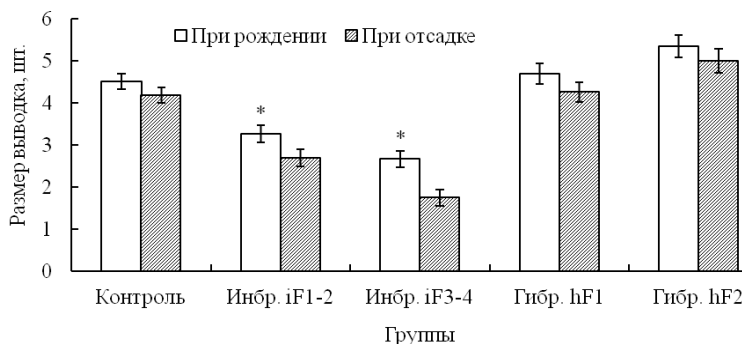


Рис. 1. Размер выводков при контрольном и инбредном разведении и при гибридизации. * Достоверные отличия поколений инбредного разведения от контроля и от гибридов hF1 и hF2 (от $p < 0,05$ до $p < 0,001$)

[Fig. 1. Brood size in control and inbred breeding and hybridization. * Significant differences between generations of inbred breeding from the control and from the hF1 and hF2 hybrids (from $p < 0.05$ to $p < 0.001$)]

Увеличение неонатальной смертности потомков при инбридинге связано, вероятно, не только со снижением их собственной жизнеспособности, но и с ухудшением состояния инбредных самок, не накопивших достаточного энергетического ресурса для совмещения лактации с беременностью.

Отмечено также снижение средней массы тела выкормленных детенышей при инбредном разведении по сравнению с контролем. Средняя масса тела при отсадке гибридных потомков как первого, так и второго поколения превышает таковую контроля (рис. 2).

Таблица 2 [Table 2]

Прирост массы тела самок за время беременности в контроле, при инбредном разведении и гибридизации
(в скобках приведено число самок)

[Body weight gain in females during pregnancy in control, inbred breeding and hybridization (the number of females is given in parentheses)]

Поколения разведения [Generations of breeding]	Прирост массы, г [weight gain, g]
Контроль [Control]	$6,4 \pm 0,5$ (49)
Инбредные iF1-2 [Inbred iF1-2]	$3,2 \pm 0,5$ (32)*
Инбредные iF3-4 [Inbred iF3-4]	$2,2 \pm 0,5$ (25)*
Гибридизация hF1 [Hybridization hF1]	$7,2 \pm 0,6$ (25)
Гибридизация hF2 [Hybridization hF2]	$7,2 \pm 0,7$ (19)

Примечание. * Достоверные отличия от контроля и гибридизации, $p < 0,05$.

[Note. * Significant differences from control and hybridization $p < 0.05$.]

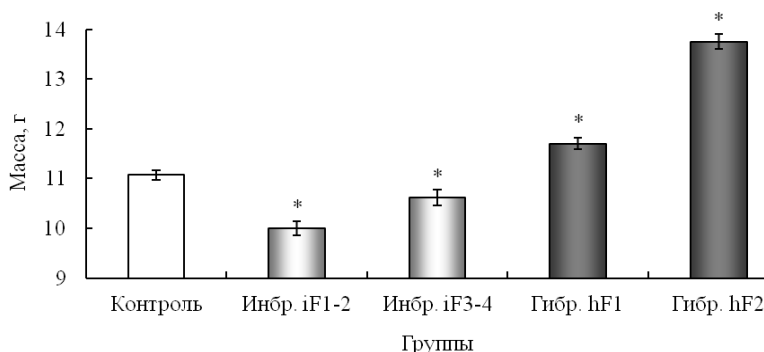


Рис. 2. Масса тела детенышей при отсадке от родителей (21-й день) в контроле, при инбредном разведении и гибридизации. * Достоверные отличия от контроля (от $p < 0,05$ до $p < 0,0001$)

[Fig. 2. Body weight of cubs when leaving their parents (21st day) in the control, with inbred breeding and hybridization. * Significant differences from control (from $p < 0.05$ to $p < 0.0001$)]

При сравнении массы тела потомков в каждой из групп к 21-му дню (день отсадки от родительских особей) наибольшие показатели зафиксированы у гибридов hF2. Они набирают наибольшую массу тела, благодаря тому, что выращены гибридными hF1 «гетерозисными» родителями. Набор массы тела гибридных детенышей обеспечивается лучшей молочностью самок, которая определяется по приросту массы приплода за подсосный период [24, 25].

Родительская забота в течение четырех поколений инбридинга не уменьшалась и даже возрастала в 1–2-м поколениях как у самок, так и у самцов по сравнению с контролем. Инбредные особи первых поколений разведения, становясь родителями, быстрее доставляли в гнездо детенышей, переложивших в дальний угол клетки. Это, возможно, увеличивало шансы на выживание у потомков от родителей со сниженными репродуктивными показателями. А самки-гибриды hF2 более заботливы по сравнению с инбредными iF3-4 (рис. 3).

Изучение морфологических репродуктивных характеристик показало, что у инбредных самцов степной пеструшки достоверно снижался индекс семенников. Гибридизация же приводила к тому, что самцы гибриды hF2 достигали по уровню этого показателя контрольных значений (рис. 4).

В то же время индекс упитанности животных (как самок, так и самцов) до 3–4-го поколения инбредного разведения значительно повышался. При этом у инбредных самцов он отрицательно коррелировал с индексом семенников ($r_{481} = -0,34$, $p < 0,001$) и на 20% выше у особей обоего пола с признаками ожирения и не оставивших потомства по сравнению с успешно размножавшимися ($p < 0,01$).

Индекс упитанности у гибридных самцов (hF1 и hF2) достоверно ниже, чем у инбредных iF1-2 и iF3-4 поколений ($p < 0,01$), и не отличался от такового контрольных животных (рис. 5).

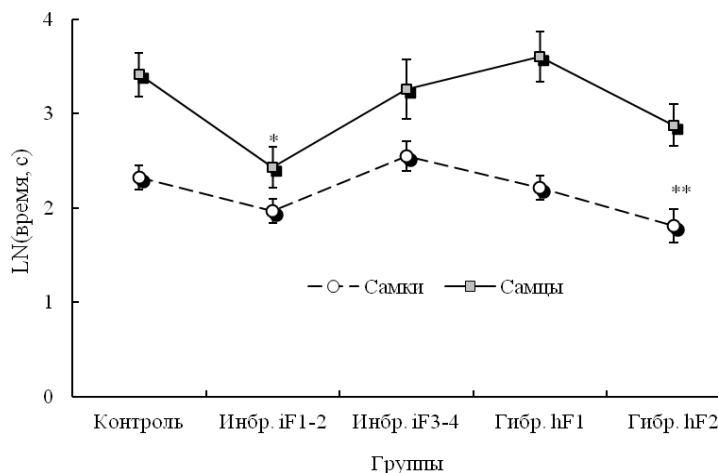


Рис. 3. Родительская забота (логарифм времени доставки детеныша в гнездо) при инбредном разведении и гибридизации. * Достоверные отличия от контроля у самок ($p < 0,04$) и самцов ($p < 0,01$) инбредного разведения iF1-2; ** достоверные отличия от инбредных самок iF3-4 поколения и самок-гибридов hF1 ($p < 0,05$)

[Fig. 3. Parental care (logarithm of the time of delivery of the cub to the nest) during inbred breeding and hybridization. * Significant differences from the control in females ($p < 0.04$) and males ($p < 0.01$) of inbred breeding iF1-2; ** significant differences from inbred females iF3-4 generations and hybrid females hF1 ($p < 0.05$)]

Таким образом, при скрещивании двух стоков степных пеструшек, которые до этого прошли 4 поколения инбредного разведения, произошли положительные сдвиги в репродукции гибридов. Особенно это было

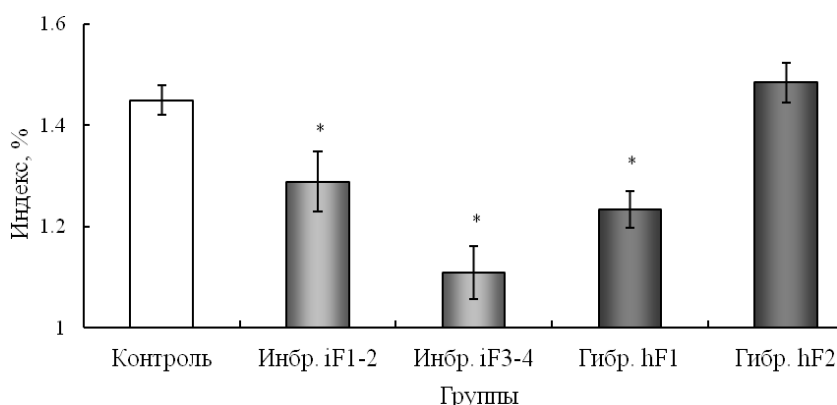


Рис. 4. Изменение индекса семенников при инбридинге и гибридизации.

* Достоверные отличия от контроля и гибридов hF2 (от $p < 0,05$ до $p < 0,001$).

[Fig. 4. Changes in the testes index during inbreeding and hybridization. * Significant differences from the control and hF2 hybrids (from $p < 0.05$ to $p < 0.001$)]

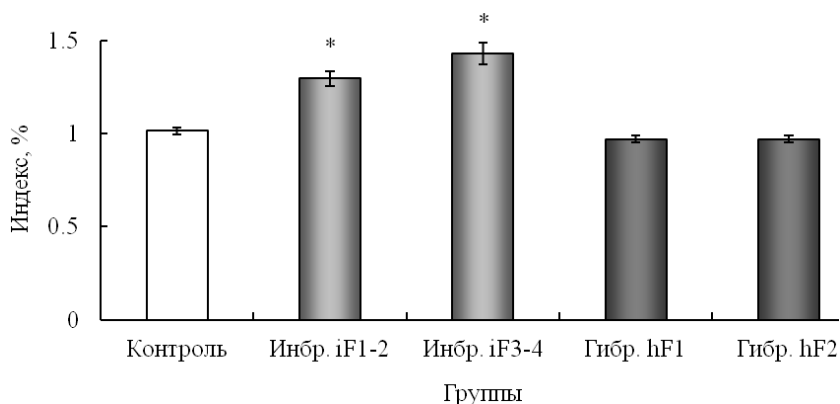


Рис. 5. Изменение индекса упитанности (BCI) при инбридинге и гибридизации.

* Достоверные отличия от контроля и гибридов hF1 и hF2, $p < 0,01$

[Fig. 5. Changes in body condition index (BCI) during inbreeding and hybridization.

* Significant differences from the control and hybrids hF1 and hF2, $p < 0.01$]

заметно у гибридов hF2, когда во втором цикле гибридизации усилился эффект гетерозиса, что выразилось в повышении репродуктивных показателей и лучшем качестве потомков.

Обсуждение результатов

Эволюционная ценность жёсткого инбридинга в экстремальных условиях окружающей среды для процессов формирования адаптивного генетического полиморфизма и видообразования проявляется, в частности, в парадоксальных эффектах структурной и функциональной перестройки генома репродуктивной системы [27–31]. В силу разных экологических причин разреженные природные популяции иногда вынуждены прибегать к близкородственному размножению, приобретая при этом механизмы, компенсирующие снижение показателей репродукции. Один из таких механизмов – интенсификация размножения, наиболее полно реализующаяся у моногамов. Кроме того, вклад в сохранность и лучшее развитие детёнышей вносит активное вовлечение самца в охрану общей гнездовой территории и заботу о потомстве.

Отсутствие запрета на инбридинг показано для некоторых видов грызунов и куньих и подтверждено следующими экспериментами, проводимыми в условиях вивария. Самки свистящей крысы *Parotomys littledalei* предпочитают запах своих сибсов или полусибсов, а репродуктивные показатели инбредных и аутбредных пар не отличаются, как и рост выводков [7]. Отсутствие инцест табу экспериментально показано и для некоторых видов, живущих семейными группами. Например, для узкочерепной полевки *Lasiodontomys gregalis* – вида с семейно-групповой организацией [32], и степной пеструшки, которые не дифференцируют половых партнеров по степени родства к ним [33].

В лабораторных семьях степной пеструшки из разреженной популяции со стабильно низкой численностью отцы способны покрывать своих рано созревающих дочерей при совместном содержании до их отсадки от родителей.

Отсутствие запрета на близкородственное скрещивание отмечено у горностая *Mustela erminea* – вида с длительной эмбриональной диапаузой. Слепые ювенильные самки в возрасте 2 недель покрываются отцом. Это повышает гарантию оплодотворения самок, что особенно целесообразно в годы депрессии численности [34].

Изучение влияния инбридинга у степной пеструшки в четырех последовательных поколениях показало, что доля размножающихся пар среди родственных особей ниже, чем в контроле, что согласуется с данными литературы [15]. Однако при общем снижении репродуктивных параметров самок и самцов родительская забота у обоих родителей оставалась на характерном для вида высоком уровне. Родительское поведение гибридных матерей превосходило даже контрольные значения. У моногамного белогорлого хомячка *Peromyscus polionotus* инбридинг снижал отцовскую заботу, не влияя при этом негативно на материнскую [35].

Инбредное разведение привело к морфофизиологическим изменениям у степной пеструшки. В частности, выявлено уменьшение относительной массы семенников у самцов, что мы связываем, с одной стороны, с негативным влиянием инбридинга, с другой – с обитанием в условиях неволи.

Показатели упитанности максимальны у инбредных животных. Однако при этом снизились репродуктивные показатели как самцов, так и самок. Нельзя отрицать и влияние на физическое состояние особей близкородственных скрещиваний, поскольку контрольные зверьки, содержащиеся в тех же условиях, не набирают избыточной массы тела.

Таким образом, при интенсивном инбридинге в контролируемых условиях у степных пеструшек происходят направленные изменения морфофизиологических характеристик, видимо, связанные не только с инбридингом как таковым, но и с приспособлением к условиям неволи. В частности, показанная нами редукция относительной массы семенников и увеличение показателя упитанности скорее отрицательно сказываются на размножении полевок [13]. У гибридов индексы упитанности и индексы семенников (у самцов hF2) не отличаются от «нормы»: значений, характерных для контрольных животных, что, очевидно, взаимосвязано с их высокими репродуктивными кондициями.

Гибридизация у млекопитающих приводит к запуску физиологических механизмов у матерей, способствующих эффективному развитию генетически чужеродных потомков во внутриутробный и подсосный периоды [8, 36, 37]. В нашей работе межлинейные скрещивания увеличивали материнский вклад в потомство самок, прошедших 4 поколения инбридинга.

Особое внимание стоит уделить обнаруженному феномену сохранения и даже преумножения гетерозисного эффекта во втором поколении гибридизации, который выражается в превосходстве гибридным потомством родительских особей. Эффект прослеживается не только в увеличении мо-

лочности матерей и лучшим физическом состоянии гибридов первого поколения, но и в повышенной плодовитости и молочности гибридных дочерей (hF1), выращивающих гибридов второго поколения (hF2). У самцов гетерозисный эффект проявлялся в изменении морфофизиологических характеристик, в частности, в увеличении относительной массы семенников (наиболее отчетливо в hF2) и в улучшении репродуктивных качеств, в том числе и за счет нормализации индекса упитанности. Показано, что плодовитость самок hF1 значительно повышается и зависит при этом от генотипа матери [38].

Однако более важными являются взаимоотношения в системе «мать – потомки», эффективность которых определяет степень проявления эффекта гетерозиса у млекопитающих. Так, самки hF1 проявляют свою «гибридную силу» в повышенной молочности и лучшей заботе о потомках, что и сказывается на проявлении эффектов, аналогичных гетерозису, во втором поколении гибридов. Эти эффекты логично объясняются, если исходить из представлений, сформулированных нами, о материнском влиянии на формирование адаптивных характеристик потомков у млекопитающих [8, 36, 38]. Материнский эффект определяется цитоплазматической наследственностью, влиянием материнского организма. В большинстве опытов по реципрокному скрещиванию, в частности в животноводстве, установлено заметное преобладание влияния материнской породы на наследование целого ряда признаков [39].

Наши данные подтверждают представления о влиянии материнской среды и об особенностях проявления гетерозиса у млекопитающих. Именно у них при полной физиологической зависимости плода от матери в течение внутриутробного, а затем и раннего постнатального периода необходимым условием гетерозиса является увеличение материнского вклада в потомков, связанное с появлением благоприятных физиологических модификаций у матерей [8]. У инбредных самок степных пеструшек благоприятные модификации (увеличение плодовитости и молочности), запускающиеся при рождении гибридных потомков, полностью реализуются через поколение – еще большим увеличением плодовитости и молочности их дочерей. Улучшение материнских качеств самок при гибридизации показывает и тот факт, что, несмотря на увеличение количества рожденных детенышей, преимущество в приросте массы за время лактации получает как весь выводок, так и каждый детеныш в отдельности – вопреки известной обратной зависимости между величиной помета и индивидуальной массой потомков.

Заключение

Таким образом, гибридное потомство действительно более успешно и полно использует благоприятные модификации материнского организма, происходящие при гибридизации, а самки степных пеструшек способны повысить не только свою плодовитость, но и материнские качества, такие как количество молока (молочность) и забота о потомстве. Положительные эффекты гибридизации, особенно во втором поколении скрещиваний, не

только на репродуктивные, но и на морфологические показатели животных позволяют приближаться к цели сохранения и поддержания гено- и фенотипически полноценных особей в условиях неволи для последующей репатриации их в природу. При разведении диких животных в искусственных условиях знание в первую очередь системы брачных отношений и выраженности заботы о потомстве, реакции на инбридинг поможет грамотно реализовать различные программы по поддержанию малочисленных популяций с пополнением их животными, выращенными под контролем человека.

Соблюдение этических стандартов

Все эксперименты на грызунах проводили в соответствии с правилами, принятыми Европейской конвенцией по защите позвоночных животных, используемых в экспериментальных и других научных целях. Протокол эксперимента одобрен комитетом по биоэтике института Систематики и экологии животных СО РАН (протокол № 1 от 14 апреля 2014 г.).

Список источников

1. Алтухов Ю.П. Генетика популяций и сохранение биоразнообразия // Природа. 1995. № 2. С. 27–42.
2. Willi Y., Kristensen T.N., Sgrò C.M., Weeks A.R., Ørsted M., Hoffmann A.A. Conservation genetics as a management tool: The five best-supported paradigms to assist the management of threatened species // Proc. Natl. Acad. Sci. 2022. Vol. 119 (1). e2105076119. doi: 10.1073/pnas.2105076119
3. Reed D.H., Bryant E.H. Experimental tests of minimum viable population size // Anim. Conserv. 2000. Vol. 3 (1). 7. doi: 10.1111/j.1469-1795.2000.tb00082.x
4. Hedrick P.W., Kalinowski S.T. Inbreeding depression in conservation biology // Ann. Rev. of Ecol. and Systematics. 2000. Vol. 31. PP. 139–162. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.139
5. Keller L.F., Waller D.M. Inbreeding effects in wild populations // Trends Ecol Evol. 2002. Vol. 17 (5). PP. 230–241. doi: S0169-5347(02)02489-8
6. Lacy R.C., Ballou J.D. Effectiveness of selection in reducing the genetic load in populations of *Peromyscus polionotus* during generations of inbreeding // Evolution. 1998. Vol. 52. PP. 900–909. doi: 10.1111/j.1558-5646.1998.tb03715.x
7. Pillay N. Inbreeding in Little's whistling rat *Parotomys littledalei* // J. Exp. Zool. 2002. Vol. 293. PP. 171–178. doi: 10.1002/jez.10107
8. Стрельцов В.В., Ильченко О.Г., Котенкова Е.В. Влияние инбридинга на репродуктивные показатели желтых пеструшек (*Eolagurus luteus*, Rodentia, Cricetidae) в лабораторной колонии // Зоологический журнал. 2022. Т. 101, № 9. С. 1039–1047. doi: 10.31857/S0044513422090112.
9. Potapov M.A., Potapova O.F., Evsikov V.I. Interstrain odor preferences and factors influencing growth rates of two strains of mice and their hybrids // Advances in Chemical Signals in Vertebrates. Boston, MA : Springer, 1999. PP. 399–406. doi: 10.1007/978-1-4615-4733-4_34
10. Потапов М.А., Евсиков В.И. Генетико-физиологические взаимоотношения мать–плод и их влияние на адаптивные признаки потомков: Взгляд с третьей стороны // Современные концепции эволюционной генетики. 2000. С. 277–293.
11. Потапов М.А., Потапова О.Ф., Бахвалова В.Н., Евсиков В.И. Увеличение материнского вклада как один из механизмов гетерозиса у млекопитающих // Сб. тезисов

- XII Международного совещания и V школы по эволюционной физиологии, Санкт-Петербург. СПб., 2001. С. 25–28.
12. Gerlinskaya L.A., Evsikov V.I. Influence of genetic dissimilarity of mother and fetus on progesterone concentrations in pregnant mice and adaptive features of offspring // Reproduction. 2001. Vol. 121. PP. 409–417. doi: 10.1530/rep.0.1210409
13. Мейер М.Н. Метод гибридизации в систематике животных // Зоологический журнал. 1986. Т. 65, № 11. С. 1605–1613.
14. Башенина Н.В. К вопросу о кормлении степных пеструшек при разведении их в неволе // Зоологический журнал. 1957. Т. 36, № 12. С. 1882–1895.
15. Ченцова Н.Ю. Об адаптивном значении инбридинга для мелких грызунов // Зоологический журнал. 1969. Т. 48, № 5. С. 734–745.
16. Литвинов Ю.Н. Элементы территориального поведения степных пеструшек, осваивающих новые станции в эксперименте // Поведение животных в сообществах: материалы III Всесоюзной конференции по поведению животных. М., 1983. С. 101–103.
17. Малькова М.Г., Пальчех Н.А., Якименко В.В., Кузьмин И.В. Пространственно-временная структура популяций грызунов в степной зоне Западной Сибири // Экология. 2004. № 1. С. 34–42.
18. Громов В.С. Взаимодействие партнеров в семейных парах и забота о потомстве у степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) в лабораторных условиях // Сибирский экологический журнал. 2010. № 1. С. 181–189.
19. Кокеннова Г.Т. Влияние брачного подбора и длительного инбредного разведения на репродуктивные характеристики степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pallas, 1773): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2007. 22 с.
20. Евсиков В.И., Кокеннова Г.Т., Задубровский П.А., Потапова О.Ф., Потапов М.А. Моногамия как один из путей реализации адаптивного потенциала млекопитающих (на примере степной пеструшки *Lagurus lagurus* Pallas) // Доклады Академии наук. 2006. Т. 411, № 5. С. 501–503.
21. Бландова З.К., Душкин В.А., Малащенко А.М., Шмидт Е.Ф. Линии лабораторных животных для медико-биологических исследований. М.: Наука, 1983. 189 с.
22. Назарова Г.Г., Евсиков В.И. Влияние метаболических ресурсов в период беременности у водяной полевки (*Arvicola terrestris*) на вторичное соотношение полов // Зоологический журнал. 2004. Т. 83, № 12. С. 1488–1494.
23. Евсиков В.И., Потапов М.А., Потапова О.Ф. Эффекты отбора по запаховым предпочтениям в инбредной линии мышей // Доклады Академии наук. 2001. Т. 380. С. 496–498.
24. Nagai J., Lee A.J., Hickman C.G. Prewaning growth of inbred, F1 hybrid, and random-bred mice as a measure of mother's lactation // Canadian Journal of Genetics and Cytology. 1971. Vol. 13. PP. 20–28. doi: 10.1139/g71-004
25. Плотноков В.Г., Фирсова Н.М. Разведение, кормление и содержание кроликов. М.: Агропромиздат, 1989. 223 с.
26. Васеньков Д.А., Потапов М.А. Применение индекса упитанности в изучении экологии рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) // Plecotus et al. 2007. Т. 10. С. 21–31.
27. Стегний В.Н. Жесткий инбридинг при экстремальных режимах внешней среды – важнейший фактор микроэволюции и видообразования // Генетика. 2017. Т. 53, № 7. С. 785–794.
28. Hedrick P.W., Garcia-Dorado A. Understanding inbreeding depression, purging, and genetic rescue // Trends Ecol. Evol. 2016. Vol. 31 (12). PP. 940–952. doi: 10.1016/j.tree.2016.09.005
29. Dorsey O.C., Rosenthal G.G. A taste for the familiar: explaining the inbreeding paradox // Trends Ecol. Evol. 2023. Vol. 38 (2). PP. 132–142. doi 10.1016/j.tree.2022.09.007
30. Nagy I., Nguyen T.A. Characterizing and Eliminating the Inbreeding Load // Vet Sci. 2024. Vol. 11 (1). PP. 1–17. doi: 10.3390/vetsci11010008

31. Etherington G.J., Ciezarek A., Shaw R., Michaux J., Croose E., Haerty W., Di Palma F. Extensive genome introgression between domestic ferret and European polecat during population recovery in Great Britain // *J. Hered.* 2022. Vol. 113 (5). PP. 500–515. doi: 10.1093/jhered/esac038
32. Громов В.С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М. : Т-во научн. изданий КМК, 2008. 582 с.
33. Потапов М.А., Задубровская И.В., Задубровский П.А., Потапова О.Ф., Евсиков В.И. Системы брачных отношений у степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) и узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*) из Северной Кулунды // *Экология*. 2012. № 1. С. 40–44.
34. Терновский Д.В., Терновская Ю.Г. Экология куницеобразных. Новосибирск : Наука, 1994. 223 с.
35. Margulis S.W. Relationship among parental inbreeding, parental behaviour and offspring viability in old field mice // *Anim. Behav.* 1998. Vol. 55. PP. 427–438. doi: 10.1006/anbe.1997.0618
36. Евсиков В.И. Генетико-эволюционные аспекты проблемы гомеостаза плодовитости млекопитающих (на примере норок) // *Генетика*. 1987. Т. 23. С. 988–1002.
37. Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П., Осетрова Т.Д., Потапов М.А. Генетико-физиологические взаимоотношения мать–плод и их влияние на адаптивные признаки потомков // *Онтогенез*. 1998. Т. 29, № 6. С. 405–417.
38. Назарова Г.Г., Евсиков В.И. Влияние физического состояния матери в период беременности и лактации на постнатальный рост и репродуктивный успех потомков у водяной полевки *Arvicola terrestris* L // *Онтогенез*. 2008. Т. 39, № 2. С. 125–133.
39. Четвертакова Е.В. Теоретические основы селекции. Красноярск : Изд. Красноярск. гос. аграр. ун-та, 2018. 156 с.

References

1. Altukhov JuP. Genetika populyatsiy i sokhranenie bioraznoobraziya [Population genetics and biodiversity conservation]. *Priroda*. 1995;2:27–42. In Russian
2. Willi Y, Kristensen TN, Sgrò CM, Weeks AR, Ørsted M, Hoffmann AA. Conservation genetics as a management tool: The five best-supported paradigms to assist the management of threatened species. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2022;119(1):e2105076119. doi: 10.1073/pnas.2105076119
3. Reed DH, Bryant EH. Experimental tests of minimum viable population size. *Anim. Conserv.* 2000;3(1):7. doi: 10.1111/j.1469-1795.2000.tb00082.x
4. Hedrick PW, Kalinowski ST. Inbreeding depression in conservation biology. *Ann. Rev. of Ecol. and Systematics*. 2000;31:139–162. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.139
5. Keller LF, Waller DM. Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol. Evol.* 2002;17(5):230–241. doi: S0169-5347(02)02489-8
6. Lacy RC, Ballou JD. Effectiveness of selection in reducing the genetic load in populations of *Peromyscus polionotus* during generations of inbreeding. *Evolution*. 1998;52:900–909. doi: 10.1111/j.1558-5646.1998.tb03715.x
7. Pillay N. Inbreeding in Littledale's whistling rat *Parotomys littledalei*. *J. Exp. Zool.* 2002;293:171–178. doi: 10.1002/jez.10107
8. Streltsov VV, Ilchenko OG, Kotenkova EV. The effect of inbreeding on the reproductive rate of yellow steppe lemmings (*Eolagurus luteus*, Rodentia, Cricetidae) in a laboratory colony. *Zool. Zh.* 2022;101(9):1039–1047. In Russian
9. Potapov MA, Potapova OF, Evsikov VI. Interstrain odor preferences and factors influencing growth rates of two strains of mice and their hybrids. In: *Advances in Chemical Signals in Vertebrates*. Boston, MA: Springer; 1999. pp. 399–406. doi: 10.1007/978-1-4615-4733-4_34
10. Potapov MA, Evsikov VI. Genetiko-fiziologicheskie vzaimootnosheniya mat'-plod i ikh vliyanie na adaptivnye priznaki potomkov: Vzgl'yad s tret'ey storony [Genetics-

- physiological relationships between mother and fetus and their influence on the adaptive traits of offspring: A third-party perspective]. In: *Sovremennyye kontseptsii evolyutsionnoy genetiki* [Modern concepts of evolutionary genetics]. Shumnyi VK, Markel' AL, editors. Novosibirsk: ITsiG SO RAN Publ.; 2000. pp. 277-293. In Russian
11. Potapov MA, Potapova OF, Bakhvalova VN, Evsikov VI. Uvelichenie materinskogo vklada kak odin iz mekhanizmov geterozisa u mlekoopitayushchikh [Increased maternal investment as one of the mechanisms of heterosis in mammals]. In: *XII Mezhdunarodnoe soveshchanie i V shkola po evolyutsionnoy fiziologii*. Materialy nauch. konf. [XII International Meeting and V School on Evolutionary Physiology. Proc. of the Sci. Conf. (Saint Petersburg, Russia, 19-25 November, 2001)]. Saint Petersburg: IEFiB RAN Publ.; 2001. pp. 5-28. In Russian
 12. Gerlinskaya LA, Evsikov VI. Influence of genetic dissimilarity of mother and fetus on progesterone concentrations in pregnant mice and adaptive features of offspring. *Reproduction*. 2001;121:409-417. doi: 10.1530/rep.0.1210409
 13. Meyer MN. Metod gibrizatsii v sistematike zhivotnykh [Method of hybridization in animal taxonomy]. *Zoologicheskii zhurnal*. 1986;65(11):1605-1613. In Russian
 14. Bashenina NV. K voprosu o kormlenii stepnykh pestrushek pri razvedenii ikh v nevole [On the issue of feeding steppe peds when breeding them in captivity]. *Zoologicheskii Zhurnal*. 1957;36(12):1882-1895. In Russian
 15. Chentsova NYu. Ob adaptivnom znachenii inbridinga dlya melkikh gryzunov [On the adaptive significance of inbreeding for small rodents]. *Zoologicheskii Zhurnal*. 1969; 48(5):734-745. In Russian
 16. Litvinov YuN. Elementy territorial'nogo povedeniya stepnykh pestrushek, osvayayushchikh novye statsii v eksperimente [Elements of territorial behavior of steppe peds colonizing new stations in the experiment]. In: *Povedenie zhivotnykh v soobshchestvakh*. Materialy nauch. konf. [Animal behavior in communities. Proc. of the Sci. Conf.]. M.: Nauka; 1983. pp. 101-103. In Russian
 17. Mal'kova MG, Pal'chek NA, Yakimenko VV, Kuz'min IV. The spatiotemporal structure of rodent populations in the steppe zone of Western Siberia. *Russian Journal of Ecology*. 2004;35(1):34-42. In Russian
 18. Gromov VS. Interactions in family pairs and parental care in captive steppe lemming (*Lagurus lagurus*). *Contemporary Problems of Ecology*. 2010;3(1):133-139. In Russian
 19. Kokenova GT. Vliyaniye brachnogo podbora i dlitel'nogo inbrednogo razvedeniya na reproduktivnye kharakteristiki stepnoy pestrushki (*Lagurus lagurus* Pallas, 1773) [The influence of mating selection and long-term inbred breeding on the reproductive characteristics of the steppe lemming (*Lagurus lagurus* Pallas, 1773)] [CandSci. Dissertation Abstract, Biology]. Novosibirsk: Institute of Animal Systematics and Ecology; 2007. 22 p. In Russian
 20. Evsikov VI, Kokenova GT, Zadubrovskii PA, Potapova OF, Potapov MA. Monogamy as one of the ways of realization of the adaptive potential in mammals as exemplified by the steppe lemming *Lagurus lagurus* Pallas. *Doklady Biological Sciences*. 2006;411(1):501-503. In Russian
 21. Blandova ZK, Dushkin VA, Malashenko AM, Shmidt EF. Linii laboratornykh zhivotnykh dlya medico-biologicheskikh issledovaniy [Laboratory animal lines for biomedical research]. Moscow: Nauka Publ.; 1983. 189 p. In Russian
 22. Nazarova GG, Evsikov VI. The influence of metabolic resources of pregnant water voles (*Arvicola terrestris*) on secondary sex proportion. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2004;83(12): 1488-1494. In Russian
 23. Evsikov VI, Potapov MA, Potapova OF. Effects of selection for olfactory preferences in an inbred mouse strain. *Doklady Biological Sciences*. 2001;380(1-6):496-498. In Russian
 24. Nagai J, Lee AJ, Hickman CG. Prewaning growth of inbred, F1 hybrid, and random-bred mice as a measure of mother's lactation. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*. 1971;13:20-28. doi 10.1139/g71-004

25. Plotnikov VG, Firsova NM. Razvedenie, kormlenie i sodержanie krolikov [Breeding, feeding and keeping rabbits]. Moscow: Agropromizdat Publ.; 1989. 223 p. In Russian
26. Vasen'kov D.A., Potapov M.A. Primenenie indeksa upitannosti v izuchenii ekologii rukokrylykh (Mammalia, Chiroptera) [Application of the fatness index in the study of the ecology of chiropterans]. *Plecotus et al.* 2007;10:21-31. In Russian
27. Stegnyy VN. Hard inbreeding under extreme environmental conditions is the most important factor of microevolution and speciation. *Russian Journal of Genetics*. 2017;53(7): 757-765. In Russian
28. Hedrick PW, Garcia-Dorado A. Understanding inbreeding depression, purging, and genetic rescue. *Trends Ecol. Evol.* 2016;31(12):940-952. doi: 10.1016/j.tree.2016.09.005
29. Dorsey OC, Rosenthal GG. A taste for the familiar: explaining the inbreeding paradox. *Trends Ecol. Evol.* 2023;38(2):132-142. doi: 10.1016/j.tree.2022.09.007
30. Nagy I, Nguyen TA. Characterizing and Eliminating the Inbreeding Load. *Vet Sci.* 2023;11(1):8. doi: 10.3390/vetsci11010008
31. Etherington GJ, Ciezarek A, Shaw R, Michaux J, Croose E, Haerty W, Di Palma F. Extensive genome introgression between domestic ferret and European polecat during population recovery in Great Britain. *J. Hered.* 2022;113(5):500-515. doi: 10.1093/jhered/esac038
32. Gromov VS. Prostranstvenno-etologicheskaya struktura populyatsiy gryzunov [Spatio-ethological structure of rodent populations]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK; 2008. 582 p. In Russian
33. Potapov MA, Zadubrovskaya IV, Zadubrovskii PA, Potapova OF, Evsikov VI. Mating systems in the steppe lemming (*Lagurus lagurus*) and narrow-skulled vole (*Microtus gregalis*) from the northern Kulunda steppe. *Russian Journal of Ecology*. 2012;43(1):40-44. In Russian
34. Ternovskiy DV, Ternovskaya YuG. Ekologiya kunitseobraznykh [Ecology of martens]. Novosibirsk: Nauka; 1994. 223 p. In Russian
35. Margulis SW. Relationship among parental inbreeding, parental behaviour and offspring viability in old field mice. *Anim. Behav.* 1998;55:427-438. doi: 10.1006/anbe.1997.0618
36. Evsikov VI. Genetiko-evolyutsionnye aspekty problemy gomeostaza plodovitosti mleko-pitayushchikh (na primere norok) [Genetic-evolutionary aspects of the problem of mammalian fertility homeostasis (using the example of minks)]. *Genetika*. 1987;23:988-1002. In Russian
37. Evsikov VI, Gerlinskaya LA, Moshkin MP. Genetic-Physiological Relationship between Mother and Fetus and the Effect of These Relations on Adaptive Characteristics of the Offspring. *Ontogenez*. 1998;29(6):415-417. In Russian
38. Nazarova GG, Evsikov VI. Effect of mother's physical condition during pregnancy and lactation on postnatal growth and reproductive success of offspring in water vole *Arvicola terrestris*. *Russian Journal of Developmental Biology*. 2008;39(2):100-107. In Russian
39. Chetvertakova EV. Teoreticheskie osnovy selektsii [Theoretical foundations of selection]. Krasnoyarsk: Izd. Krasnoyarsk gos. agrar. univer.; 2018. 156 p. In Russian

Информация об авторах:

Потапов Михаил Анатольевич, в.н.с. лаборатории структуры и динамики популяций позвоночных животных, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, Россия).

E-mail: vopator@gmail.com

Потапова Ольга Федоровна, н.с. лаборатории структуры и динамики популяций позвоночных животных, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, Россия).

E-mail: ofpotapova@yandex.ru

Задубровский Павел Александрович, с.н.с. лаборатории структуры и динамики популяций позвоночных животных, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, Россия).

E-mail: etolog@mail.com

Задубровская Инна Валерьевна, с.н.с. лаборатории структуры и динамики популяций позвоночных животных, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, Россия).

E-mail: inna_zadubrovskaya@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Mikhail A. Potapov, leading researcher at the Laboratory of structure and dynamics of populations of vertebrate animals, Institute of systematics and ecology of animals SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation).

E-mail: vopatop@gmail.com

Olga F. Potapova, researcher at the Laboratory of structure and dynamics of vertebrate animal populations, Institute of systematics and ecology of animals SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation).

E-mail: ofpotapova@yandex.ru

Pavel A. Zadubrovskiy, senior researcher at the Laboratory of structure and dynamics of vertebrate animal populations, Institute of systematics and ecology of animals SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation).

E-mail: etolog@mail.com

Inna V. Zadubrovskaya, senior researcher at the Laboratory of structure and dynamics of vertebrate animal populations, Institute of systematics and ecology of animals SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation).

E-mail: inna_zadubrovskaya@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 02.02.2024;
одобрена после рецензирования 14.03.2024; принята к публикации 19.05.2025*

*The article was submitted 02.02.2024;
approved after reviewing 14.03.2024; accepted for publication 19.05.2025*

Научная статья
УДК 638.162.3:576.385
doi: 10.17223/19988591/70/8

Выявление вируса мешотчатого расплода в личинках пчел и меда, определение его вирулентности

Виктория Алексеевна Строкова¹, Александр Викторович Королев²

¹ Федеральный научный центр пчеловодства, Рыбное, Россия

² Московская государственная академия ветеринарной медицины
и биотехнологии им. К.И. Скрябина, Москва, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0001-8364-8512>, beevetnic@yandex.ru

² 5274381@mail.ru

Аннотация. Вирус мешотчатого расплода пчел (*sacbrood virus*) является одной из распространенных и опасных болезней пчел и пчелиного расплода. Вирус разрушает клетки гипофарингеальных желез и жирового тела пчелы и личинок, что, в свою очередь, часто приводит к гибели личинок и сокращению продолжительности жизни пчел. С использованием метода полимеразной цепной реакции с обратной транскрипцией в реальном времени вирус мешотчатого расплода выявлен в меде. Показано цитопатическое действие вируса, выделенного из меда больных пчелиных семей, на культуры клеток млекопитающих. Обнаружены схожие значения количества вируса в личинках и меде, а также определена прямая корреляция наличия вируса в меде от клинически больных семей и культуре клеток млекопитающих. Нами впервые показано *in vitro*, что в меде от клинически больных семей, пораженных вирусом мешотчатого расплода, сохраняется вирулентный возбудитель как минимум в течение 10 суток (с момента отбора проб). Анализ меда методом полимеразной цепной реакции с обратной транскрипцией в реальном времени и индикация вируса на культуре клеток млекопитающих может служить методом неинвазивной диагностики мешотчатого расплода пчел.

Ключевые слова: вирус мешотчатого расплода пчел, мед, qRT-ПЦР, культура клеток, ЦПД

Для цитирования: Строкова В.А., Королев А.В. Выявление вируса мешотчатого расплода в личинках пчел и меда, определение его вирулентности // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 70. С. 143–156. doi: 10.17223/19988591/70/8

Original article

doi: 10.17223/19988591/70/8

Detection of the sacbrood virus in bee larvae and honey, determination of its virulence

Victoria A. Strokov¹, Alexander V. Korolev²

¹ Federal Scientific Center of Beekeeping, Rybnoye, Russia

² Moscow State Academy of Veterinary Medicine and Biotechnology
named after K.I. Scriabin, Moscow, Russia

¹ <https://orcid.org/0000-0001-8364-8512>, beevetnic@yandex.ru

² 5274381@mail.ru

Summary. Sacbrood virus (SBV) is a prevalent and serious disease affecting bees and their brood. The virus primarily targets larvae that are 2 to 3 days old, as well as adult bees. Under natural conditions, larvae become infected when they are fed by nurse bees, which themselves become infected while cleaning cells containing deceased larvae. The sacbrood virus damages the cells of the hypopharyngeal glands and the fatty body of both bees and larvae, often resulting in larval mortality and a decreased lifespan for adult bees. The clinical presentation of sac brood in bees is characterized by variegated brood, where the head ends of some larvae are visible, dead larvae appear in the shape of a 'boat', many empty cells. Additionally, dead bee larvae are observed in the form of sacs filled with liquid. However, these larvae can only be detected in cases of severe infection. The discovery of insect viruses in honey indicates that healthy bees may become infected with these viruses through nectar collected from honey-producing plants. According to bibliographic monitoring, honey within the Russian Federation has not yet been studied for the presence of viruses. Today, the issue of bee infection with the SBV remains a significant concern. A clear clinical picture of the disease typically emerges only in severe cases. However, the disease can go undetected even with a low level of damage to the bee colony caused by the sacbrood virus. Up to 6% of bee larvae may die due to this insidious disease. There may be a correlation between the concentration of SBV in the brood and honey, as a virulent pathogen can persist in honey. Consequently, the detection of SBV in honey could serve as a non-invasive method for the early diagnosis of the disease. The purpose of this study is to identify the sacbrood virus in honey and bee larvae and to assess its potential virulence by infecting mammalian cell cultures.

A veterinary examination of bee colonies in two apiaries located in Moscow Oblast was conducted, revealing a clinical presentation in seven colonies affected by the sacbrood virus (see Table 2). Molecular genetic analyses were performed at the Syntol LLC laboratory in Moscow, Russia. Samples of honey and bee larvae were tested for the presence of the sacbrood virus using real-time reverse transcription PCR (qRT-PCR) with the Iso Test-SBV (Syntol LLC, Moscow, Russia), following the manufacturer's guidelines. Amplification products were detected through real-time fluorescence on an ANK-32 analyzer. The following dyes were utilized: carboxyfluorescein (FAM - negative control) and carboxy-X-rhodamine (ROX). The detection of the bee brood sac virus was conducted using the A4×L cell culture, which consists of pig kidney SPEV-TK cells and horse lymphocytes (an interspecific hybrid strain) at the Department of Cellular Biotechnology and Nutrient Media of RES, Moscow, Russia. Honey samples for infecting the cell cultures were prepared as follows: 0.5 g of honey was dissolved in 1 ml of physiological saline, then centrifuged in a T-24 centrifuge at

10,000 rpm for 10 minutes. The supernatant was transferred to a test tube, and the centrifugate was filtered through a 0.45 µm microfilter.

As a result of the studies, it was revealed that the sacbrood virus was present in honey and bee larvae across all examined bee colonies (see Table 3). Experiments involving the infection of a cell culture with the SBV isolated from honey demonstrated that after 168 hours of cultivation on the A4×L cell culture, cell degeneration was observed. This included the disruption of the monolayer's integrity, destruction of the cell membrane, vacuolization of the cytoplasm, and pyknosis of the nuclei. In contrast, the control group exhibited 98% preservation of the cell monolayer. The sacbrood virus isolated from honey induces cytopathic effects (CPE) on mammalian cell cultures. It is possible to identify the SBV in honey from infected colonies using a hybrid culture of mammalian cells, A4×L. The CPE of the virus was noted on the seventh day, indicating its virulence and confirming the potential for infection of bee colonies through honey. Similar quantities of the virus were detected in both larvae and honey (see Fig. 1, A). A strong correlation was also observed between the SBV content in honey and that in the A4×L hybrid cell culture (see Fig. 1, B). We have demonstrated for the first time in vitro that honey from clinically affected colonies retains the virulent sacbrood virus for at least 10 days from the time of sampling. The analysis of honey using qRT-PCR to detect SBV, along with the assessment of the virus's virulence on A4×L cell culture, can serve as an additional diagnostic method for sacbrood disease in bees.

The article contains 1 Figure, 3 Tables and 31 References.

Keywords: sacbrood virus, honey, qRT-PCR, cell culture, CPD

For citation: Strokova VA, Korolev AV. Detection of the sacbrood virus in bee larvae and honey, determination of its virulence. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;70:143-156. doi: 10.17223/19988591/70/8

Введение

Вирус мешотчатого расплода пчел (SBV) является одной из распространенных и опасных болезней пчел и пчелиного расплода [1–6]. Согласно современной классификации, SBV относится к семейству *Iflaviridae*, порядку *Picornavirales* и роду *Iflavirus*. Вирус представляет собой сферический вирион в диаметре 30 нм, геном представлен линейной одноцепочечной молекулой РНК (+цепь) длиной около 8 900 нуклеотидных оснований с одной открытой рамкой считывания [7]. Вирус поражает личинок 2–3-дневного возраста и взрослых пчел. Заражение личинок в естественных условиях происходит в процессе их кормления пчелами-кормилицами, которые, в свою очередь, заражаются при чистке ячеек с погибшими личинками [8].

Клиническая картина мешотчатого расплода пчел заключается в следующем: пестрый расплод (в некоторых ячейках видны головные концы, погибшая личинка в форме «лодочка», много пустых ячеек), погибшие личинки пчел в виде мешочков, заполненных жидкостью. Однако обнаружить таких личинок можно только в случае тяжелого протекания болезни [7]. В этом случае в семье характерно наличие только одного вируса, что показано в статьях А.В. Королева и канадского энтомолога D. Suresh [2, 9]. Словенский вирусолог L. Šimenc установила положительную корреляцию между высокой вирусной нагрузкой и клиническими признаками мешотчатого расплода [10]. По данным французских исследователей P. Blanchard и

F. Schurt, в пчелиных семьях, в которых проявляются клинические признаки мешотчатого расплода, вирусная нагрузка превышает $9 \log^{10}$ копий генома на пчелу [11, 12].

Обнаружение вирусов насекомых в меде позволяет предположить, что здоровые пчелы могут заражаться вирусом из нектара, собранного с медоносов для использования его во время изготовления меда [13]. Передача генотипа А вируса деформации крыла (DWV-A) возможна через мед и пыльцу [14–16]. РНК вируса черного маточника (BQCV) была обнаружена в 24 образцах меда (80%) из Сербии. Кашмирский вирус пчел (KBV) был определен в одном образце (20%) импортного меда, и вирус мешотчатого расплода – во всех 24 пробах меда и в 91,8% образцов пыльцы с пасеки Чешской Республики [17, 18]. Согласно библиографическому мониторингу, мед на территории Российской Федерации еще не исследовался на наличие вирусов.

Идентифицировать вирусы пчел в поступающих в лабораторию пробах (расплод и взрослые пчелы, продукты пчеловодства) возможно с помощью следующих методов: серологического с применением кроличьей гипериммунной сыворотки, иммунологического (реакция иммунодиффузии (РИД) в агаровом геле, реакция коагутинации (РКоА)), иммунохроматографического метода, культивирования вирусов на пчелах и куколках, электронной микроскопии, полимеразной цепной реакции (ПЦР) [5–12, 17–24]. В настоящее время большинство отечественных и зарубежных авторов в своих исследованиях, связанных с вирусными инфекциями пчел, используют метод ПЦР [1–3, 5–12, 17–24], который широко используется в мировой практике. ПЦР – метод молекулярно-генетической диагностики, позволяющий определить наличие и видовую принадлежность вирусов, находящихся в организме в низких концентрациях.

На сегодняшний день вопрос заражения пчел мешотчатым расплодом остается актуальным. Четкая клиническая картина болезни возможна только в случае ее тяжелого протекания. Однако болезнь может оставаться незамеченной даже при невысокой степени поражения пчелиной семьи вирусом мешотчатого расплода. До 6% личинок пчел погибают при отсутствии клинической картины болезни [19]. Возможно, существует взаимосвязь между количеством SBV в расплоде и меде, а также в меде может сохраняться вирулентный возбудитель. В связи с этим выявление вируса SBV в меде может служить неинвазивным методом ранней диагностики заболевания.

Цель работы – выявить вирус мешотчатого расплода пчел в меде и личинках пчел и определить его возможную вирулентность путем заражения культуры клеток млекопитающих.

Материалы и методы

При проведении ветеринарного осмотра пчелиных семей двух пасек Московской области [25] выявлена клиническая картина поражения 7 семей вирусом мешотчатого расплода (3 семьи на пасеке № 1 и 4 семьи на пасеке № 2). Образцы меда (100 г) отбирали в отдельные стерильные

емкости, которые подписывали и хранили не более 10 суток при 5°C. Пробы личинок отбирали из пораженных SBV семей в количестве 3–5 штук (из одной семьи) в стерильные емкости и хранили не более 10 суток при температуре от –15°C до –20°C.

Молекулярно-генетические исследования проводили на базе лаборатории ООО «Синтол». Пробы меда и личинок пчел анализировали на вирус мешотчатого расплода методом ПЦР с обратной транскрипцией в реальном времени (qRT-ПЦР, qRT-PCR) набором реагентов «Изо Тест-SBV» (НПФ «Синтол», Россия, г. Москва). Для выделения суммарной РНК вируса мешотчатого расплода пчел из меда исследуемый материал использовали без предварительной подготовки. РНК из меда и личинок выделили на магнитных частицах с помощью набора реагентов «М-Сорб-Инсект» (НПФ «Синтол», Россия, г. Москва) по протоколу производителя. С выделенной РНК проводили реакцию обратной транскрипции (синтез одноцепочечной молекулы ДНК на матрице мРНК) с использованием фермента ревертазы, согласно инструкции к набору реагентов «Изо Тест-SBV» (НПФ «Синтол», Россия, г. Москва).

Полученную кДНК анализировали методом полимеразной цепной реакции с использованием специфических праймеров, комплиментарных концам 5' → 3' РНК вируса мешотчатого расплода пчел (табл. 1) [26]. Режим амплификации: 1-я ступень – 62°C, 1 повтор, 30 с; 2-я ступень – 48°C, 1 повтор, 900 с; 3-я ступень – 90°C, 1 повтор, 30 с; 4-я ступень – 62°C, 1 повтор, 90 с; 5-я ступень – 85°C, 1 повтор, 40 с; 6-я ступень – 66°C, 40 повторов, 50 с. Продукты амплификации выявляли путем флуоресцентной детекции в режиме реального времени на анализаторе АНК-32. Использовали следующие красители: карбоксифлуоресцеин (FAM – отрицательный контроль) и карбокси-Х-родамин (ROX).

Индикацию вируса мешотчатого расплода пчел проводили на культуре клеток (ККл) А4×L (почка свиньи СПЭВ-ТК-х, лимфоциты лошади (межвидовой гибридный штамм)) (отдел клеточной биотехнологии и питательных сред ВИЭВ, Россия, г. Москва). Для поддержания клеточной культуры использовали среду Игла МЕМ 200 мл + сыворотка КРС 7% + фетальная сыворотка 3% (НПП «ПанЭко», Россия, МО). Для снятия клеток при пересеве использовали смесь 0,02% раствора версена с 0,25% раствором трипсина в соотношении 9:1 (НПП «ПанЭко», Россия, МО). Гибридная ККл А4×L представлена эпителиоподобными и лимфоцитоподобными клетками. Цитопатическое действие (ЦПД) вируса определяли после третьего пассажа.

Пробы меда для заражения культур клеток готовили следующим образом: 0,5 г меда растворили в 1 мл физиологического раствора, центрифугировали на центрифуге Т-24 при 10 000 об./мин 10 минут, надосадочную жидкость слили в пробирку, центрифугат профильтровали через микрофильтр 0,45 мкм. Для приготовления цитологических препаратов суспензию клеток внесли в количестве 2 мл в стерильные пенициллиновые флаконы с покровными стеклами, закрыли и поместили в термостат при 34,0°C на 72 часа.

Таблица 1 [Table 1]

Последовательность использованных олигонуклеотидов (праймеров)
[Sequence of used oligonucleotides (primers)]

Название [Title]	Последовательность, 5' → 3' [Sequence]
S-1f	GGATGAAAGGAAATTACCAG
S-1r	CCACTAGGTGATCCACACT

Заражение ККл проводили по стандартной методике, рекомендованной МЭБ. Предварительно подготовленную суспензию меда с вирусом вносили при формировании 100% монослоя клеток. Использовали 8 пенициллиновых флаконов с культурой клеток A4×L на каждую пробу меда (6 опытных флаконов с SBV, 2 флакона являлись контрольными). Из контрольных флаконов удалили среду и внесли бессывороточную среду Игла MEM с добавлением пенициллина. В опытные флаконы добавили суспензию меда с SBV и поместили в термостат при 34,0°C (экспозиция 2 часа). Затем из флаконов удалили содержимое, добавили бессывороточную среду, поместили в термостат при 34,0°C и ежедневно контролировали состояние монослоя. Клеточную суспензию из контрольных и опытных флаконов осадили при 8 000 об./мин в течение 2 мин, отобрали культуральную жидкость, которую исследовали с использованием метода qRT-ПЦР.

Статистический анализ проводился с помощью программного обеспечения ANK_Cycles. Основным статистическим показателем являлся номер цикла на пороговом уровне логарифмической флуоресценции, который определяется как число Ct. Критерий корреляции изучаемых величин определяли по Пирсону в программе MS Excel 2016 [27]. Оценку специфической значимости коэффициента корреляции осуществляли при помощи *t*-критерия Стьюдента (t_r).

Результаты исследования и обсуждение

В результате проведенных исследований выявлено, что во всех изученных пчелиных семьях присутствует вирус мешотчатого расплода в меде и личинках пчел (табл. 2), что согласуется с данными, полученными исследователями E. Čukanová et al. при анализе меда из инфицированных SBV пчелиных семей [18].

Опыты с заражением культуры клеток вирусом мешотчатого расплода, выделенного из меда, показали, что через 168 часов (7 суток) культивирования на культуре клеток A4×L отмечается дегенерация клеток: нарушение целостности монослоя, разрушение клеточной оболочки и вакуолизация цитоплазмы, а также пикноз ядер в отличие от контроля, где наблюдали 98% сохранности монослоя клеток. Вирус мешотчатого расплода, выделенный из меда, оказывает ЦПД на культуру клеток млекопитающих, что наблюдается во всех опытных образцах (табл. 3). Корейским исследователем Chang-Hee Kweon получена аналогичная картина (нарушение целостности монослоя, вакуолизация цитоплазмы, пикноз ядер) воздействия SBV

Таблица 2 [Table 2]

Результаты ПЦР-диагностики меда и личинок пчел
[The results of PCR diagnostics of honey and bee larvae]

№ пасеки/пчелиной семьи [Number of apiary/bee family]	Наличие SBV, Ct ROX [Availability of SBV]	
	Личинка [The larva]	Мед [Honey]
1/1	+32,86	+29,06
1/2	+33,38	+28,55
1/3	+30,70	+28,72
2/4	+31,23	+29,43
2/5	+30,25	+28,63
2/6	+31,55	+29,13
2/7	+32,72	+29,56

Примечание. Здесь и в табл. 3 Ct – номер цикла на пороговом уровне логарифмической флуоресценции по красителю ROX.

[Note. Here and in table 3. Ct is the cycle number at the threshold level of logarithmic fluorescence for the ROX dye].

Таблица 3 [Table 3]

Индикация SBV из меда на культуре клеток A4×L
[Indication of SBV from honey on A4×L cell culture]

№ пасеки/ пчелиной семьи [Number of apiary/bee family]	Мед [Honey]	Культура клеток A4×L [A4×L cell culture]			
		Опыт (n = 6) [Experience]		Контроль (n = 2) [Control]	
	SBV (qRT- ПЦР [qRT- PCR]), Ct ROX	Цитопатическое действие [Cytopathic effect]	SBV (qRT- ПЦР [qRT- PCR]), Ct ROX	Цитопатическое действие [Cytopathic effect]	SBV (qRT- ПЦР [qRT- PCR]), Ct ROX
1/1	+29,06	+	+22,90	–	–
1/2	+28,55	+	+21,78	–	–
1/3	+28,72	+	+21,93	–	–
2/4	+29,43	+	+23,14	–	–
2/5	+28,63	+	+21,86	–	–
2/6	+29,13	+	+23,04	–	–
2/7	+29,56	+	+23,25	–	–

Примечание. Культура клеток A4×L – почка свиньи СПЭВ-ТК-х, лимфоциты лошади (межвидовой гибридный штамм). «–» – цитопатическое действие вируса мешотчатого расплода пчел на культуру клеток A4×L отсутствует.

[Note. A4×L cell culture - pig kidney SPEV-TK-x horse lymphocytes (interspecific hybrid strain). «–» - the cytopathic effect of the bee sac brood virus on A4×L cell culture is absent].

на культуру клеток млекопитающих, но вирус был выделен из больных личинок пчел [28].

Таким образом, вирус мешотчатого расплода, выделенный из меда клинически больных семей, оказывает ЦПД на культуру клеток млекопитающих (A4×L) на 7-е сутки, что доказывает его вирулентность.

Для выявления линейной связи между наличием SBV в меде и личинках пчел, а также между зараженностью SBV меда и культуры клеток был выполнен корреляционный анализ (рис. 1). Для выявления нелинейной связи между наличием вируса в меде и личинках был найден показатель косинусного сходства. Показан высокий коэффициент корреляции между наличием вируса в меде и культуре клеток ($r = 0,955$, $t_r = 6,657$, $p = 0,01$) (рис. 1, B), но не выявлено корреляции между наличием вируса SBV в меде и личинках пчел ($r = 0,167$, $t_r = 0,385$, $p > 0,05$).

Полученное значение коэффициента корреляции говорит об отсутствии линейной связи между наличием SBV в личинках (X) и наличием SBV в меде (Y) (рис. 1, A), однако между этими показателями есть нелинейная связь ($k = 0,9994$), которая указывает на близкие значения количества вируса в меде и личинках.

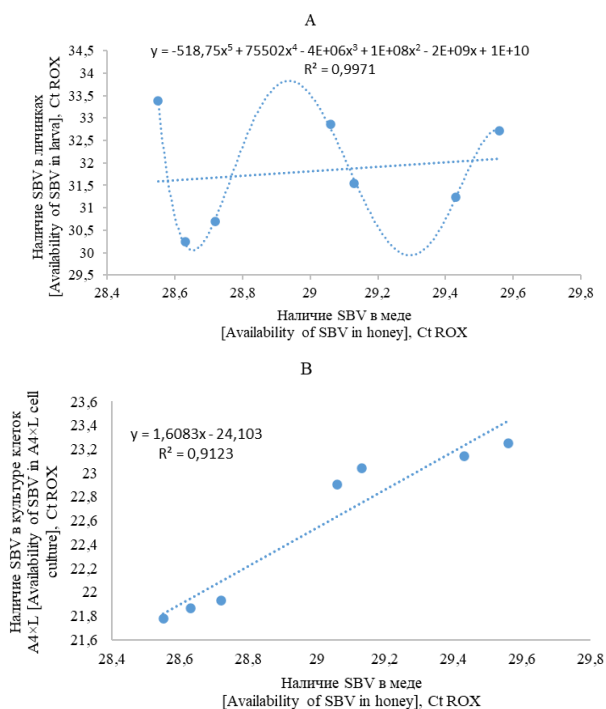


Рис. 1. Зависимость между содержанием вируса мешотчатого расплода пчел в меде и личинках (A), а также культуре клеток A4×L (B)
[Fig. 1. Relationship between the content of bee sacbrood virus in honey (X-axis) and the content of bee sacbrood virus in larvae (A) and A4×L cell culture (B) (Y-axis)]

Вирус мешотчатого расплода активно размножается в гипофарингеальных железах молодых рабочих пчел, которые отвечают за физиологическое состояние медоносных пчел, что впервые в своих исследованиях отметила А. Maurizio [2, 4, 7, 29]. При нормальных условиях развития пчелиной семьи альвеолы желез значительно увеличиваются к 12-му дню. В это время в гипофарингеальных железах молодых рабочих пчел вырабатываются основные компоненты маточного молочка, которое они используют для кормления личинок рабочих пчел матки и трутня. В результате некачественного питания медоносных пчел, альвеолы желез достигают своего максимального значения в более ранние сроки, что, в свою очередь, приводит к раннему старению пчел и уменьшению продолжительности жизни [30]. При этом молодые рабочие пчелы раньше начинают выполнять не характерные для них работы (фуражирование, сбор пыльцы и т.д.), когда как должны заниматься чисткой ячеек и вылетать из улья с 18–21-го дня жизни [31]. Мы предполагаем, что вирусные инфекции также влияют на развитие гипофарингеальных желез пчел, при этом происходят морфологические изменения и нарушаются физиологические функции желез, что приводит к выполнению нехарактерных функций рабочих пчел и их раннему старению. У таких пчел раньше начинает вырабатываться фермент инвертаза, который они используют при получении меда, что, возможно, объясняет близкие значения количества вируса мешотчатого расплода в личинках и меде.

Нами показана тесная связь между содержанием SBV в меде и гибридной культуре клеток млекопитающих A4×L ($r_{xy} = 0,955$). Количество вируса в культуре клеток напрямую зависит от количества вируса в меде. Отмеченные нами изменения в клеточной суспензии в виде нарушения целостности монослоя, разрушения целостности клеточной оболочки, вакуолизации цитоплазмы и пикноза ядер указывают на ЦПД вируса мешотчатого расплода пчел на гибридную культуру клеток A4×L. Следовательно, вирус мешотчатого расплода пчел в меде от клинически больных семей вирулентен. Согласно нашим исследованиям, вирулентный возбудитель вируса мешотчатого расплода пчел сохраняется в меде как минимум в течение 10 суток (с момента отбора проб), что указывает на наличие заболевания на пасеке и возможное заражение здоровых пчелиных семей.

Диагностика мешотчатого расплода пчел на пасеках осуществляется посредством клинического осмотра пчелиных семей на предмет обнаружения погибших личинок в форме «лодочка», с последующим лабораторным анализом взятых проб на предмет выявления SBV. Исследование меда на наличие вируса мешотчатого расплода методом qRT-ПЦР и индикация вируса на культуре клеток A4×L могут служить неинвазивным методом диагностики болезни мешотчатого расплода пчел.

Заключение

Определить вирулентность вируса мешотчатого расплода пчел в меде от больных семей возможно на гибридной культуре клеток млекопитающих A4×L. Отмечено ЦПД вируса на 7-е сутки, что указывает на его виру-

лентность в культуре клеток и подтверждает возможность заражения пчелиных семей данным вирусом через мед.

Нами впервые показано *in vitro*, что в меде от клинически больных семей, пораженных вирусом мешотчатого расплода, сохраняется вирулентный возбудитель как минимум в течение 10 суток (с момента отбора проб).

Нами определены близкие значения количества вируса в личинках и в меде. Также показана очень тесная связь между содержанием SBV в меде и содержанием SBV в гибридной культуре клеток A4×L.

Анализ меда методом qRT-ПЦР на наличие SBV, и определение вирулентности вируса на культуре клеток A4×L может служить дополнительным методом диагностики мешотчатого расплода пчел.

Список источников

1. Correa-Benítez A., Anguiano-Baez R., Heneidi-Zeckua A., Dávalos-Flores J.L., Peña-Haaz N.T., Pérez-Martínez E.E., Carbajal-Rodríguez M., Vasquez-Valencia I., Almazán-Maldonado N., Petukhova T., Guzman-Novoa E. Prevalence of adult honey bee (*Apis mellifera* L.) pests and pathogens in the five beekeeping regions of Mexico // *Animals* (Basel). 2023. Vol. 13 (11). 1734. doi: 10.3390/ani13111734
2. Королев А.В., Нестерчук С.Л., Кокаева З.Г., Капустина Т.А. Циркуляция вирусов в популяции медоносных пчел в летне-осенний период // *Пчеловодство*. 2022. № 7. С. 20–22.
3. Ullah A., Tlak Gajger I., Majoros A., Dar S.A., Khan S., Kalimullah, Haleem Shah A., Nasir Khabir M., Hussain R., Khan H.U., Hameed M., Anjum S.I. Viral impacts on honey bee populations: A review // *Saudi Journal of Biological Sciences*. 2021. Vol. 28 (1). PP. 523–530. doi: 10.1016/j.sjbs.2020.10.037
4. Стреленко П.А., Притыченко П.А. Вирусные болезни пчел // *Актуальные вопросы ветеринарной вирусологии, микробиологии и болезней пчел в современных условиях: материалы международной научно-практической конференции, посвященной 95-летию со дня рождения доктора ветеринарных наук, профессора Смирновой Нины Ивановны и Дню белорусской науки*. 2024. С. 204–208.
5. Alqurneh M., Bauer L., Hamdan A., Nairoukh I., Kaatz H. Prevalence of viruses in Palestinian honey bee colonies // *Egyptian Journal of Agricultural Sciences*. 2024. Vol. 75 (1). PP. 32–41. doi: 10.21608/ejars.2024.341278
6. Aubert M., Ball B.V., Fries I., Moritz R.F.A., Milani N., Bernardinelli I. Impact of virus infection in honey bees // *Virology and the Honey Bee*. Luxembourg: European Communities, 2008. PP. 233–253.
7. Батуев Ю.М. Мешотчатый расплод // *Пчеловодство*. 2010. № 10. С. 24–27.
8. Chen Y., Evans J., Feldlaufer M. Horizontal and vertical transmission of viruses in the honey bee, *Apis mellifera* L. // *Journal of Invertebrate Pathology*. 2006. № 92. PP. 152–159. doi: 10.1016/j.jip.2006.03.010
9. Suresh D., Kumar S., Currie R. Occurrence, detection, and quantification of economically important viruses in healthy and unhealthy honey bee (*Hymenoptera: Apidae*) colonies in Canada // *The Canadian Entomologist*. 2015. Vol. 148 (1). PP. 22–35. doi: 10.4039/tce.2015.23
10. Šimenc L., Knific T., Toplak I. The comparison of honeybee viral loads for six honey bee viruses (ABPV, BQCV, CBPV, DWV, LSV3 and SBV) in healthy and clinically affected honeybees with TaqMan quantitative Real-Time RT-PCR assays // *Viruses*. 2021. Vol. 13 (7). 1340. doi: 10.3390/v13071340
11. Blanchard P., Guillot S., Antúnez K., Köglberger H., Kryger P., de Miranda J.R., Franco S., Chauzat M., Thiéry R., Ribière M. Development and validation of a real-time two-step RT-qPCR TaqMan assay for quantitation of sacbrood virus (SBV) and its applica-

- tion to a field survey of symptomatic honey bee colonies // Journal of Virological Methods. 2014. № 197. PP. 7–13. doi: 10.1016/j.jviromet.2013.09.012
12. Schurr F., Tison A., Militano L., Cheviron N., Sircoulomb F., Rivière M., Ribière-Chabert M., Thiéry R., Dubois E. Validation of quantitative real-time RT-PCR assays for the detection of six honey bee viruses // Journal of Virological Methods. 2019. № 270. PP. 70–78. doi: 10.1016/j.jviromet.2019.04.020
13. Roger A.C. Jones. Plant and insect viruses in managed and natural environments: novel and neglected transmission pathways // Advances in Virus Research, Academic Press. 2018. № 101. PP. 149–187. doi: 10.1016/bs.aivir.2018.02.006
14. Schittny D., Yañez O., Neumann P. Honey bee virus transmission via hive products // Veterinary Sciences. 2020. Vol. 7 (96). 96. doi: 10.3390/vetsci7030096
15. Balkanska R., Shumkova R., Atsenova N., Salkova D., Dundarova H., Radoslavov G., Hristov P. Molecular detection and phylogenetic analysis of deformed wing virus and sacbrood virus isolated from pollen // Veterinary Science. 2023. Vol. 10 (2). 140. doi: 10.3390/vetsci10020140
16. Mazzei M., Carrozza M.L., Luisi E., Forzan M., Giusti M., Sagona S., Tolari F., Felioli A. Infectivity of DWV associated to flower pollen: experimental evidence of a horizontal transmission route // Public Library of Science One. 2014. Vol. 9 (11). e113448. doi: 10.1371/journal.pone.0113448
17. Milićević V., Radojičić S., Kureljušić J., Šekler M., Nešić K., Veljović L., Maksimović Zorić J., Radosavljević V. Molecular detection of black queen cell virus and kashmir bee virus in honey // AMB Express. 2018. Vol. 8 (1). 128. doi: 10.1186/s13568-018-0655-7
18. Čukanová E., Proďálová J., Palíková M., Kováčová K., Linhart P., Papežíková I. Can the examination of different types of hive samples be a non-invasive method for detection and quantification of viruses in honey bee (*Apis mellifera* L.) colonies? // Journal of Veterinary Research. 2023. Vol. 67 (3). PP. 323–331. doi: 10.2478/jvetres-2023-0046
19. Bailey I., Gibbs A.J., Woods R.D. Sacbrood virus of the larval honey bee (*Apis mellifera* L.) // Virology. 1964. Vol. 23 (3). PP. 425–429. doi: 10.1016/0042-6822(64)90266-1
20. Brzoskowski Chagas D., Liz Monteiro F., da Silva Barcelos L., Iuri Frühauf M., Botton N.Y., Ribeiro L.C., Fischer G. Detection of honey bee viruses in apiaries in Southern Brazil through two standardized multiplex RT-PCR // Journal of Apicultural Research. 2022. Vol. 62 (5). PP. 1207–1214. doi: 10.1080/00218839.2022.2106089
21. Bailey L., Woods R.D. Three previously undescribed viruses from the honey bee // Journal of General Virology. 1974. Vol. 25 (2). PP. 175–86. doi: 10.1099/0022-1317-25-2-175
22. De Miranda J.R., Bailey L., Ball B.V., Blanchard P., Budge G.E., Chejanovsky N., Chen Y., Gauthier L., Genersch E., de Graaf D.C., Ribière M., Ryabov E.V., De Smet L., van der Steen J.J. Standard methods for virus research in *Apis mellifera* L. // Journal of Apicultural Research. 2013. Vol. 52 (4). PP. 1–56. doi: 10.3896/IBRA.1.52.4.22
23. Shen M., Cui L., Ostiguy N., Cox-Foster D. Intricate transmission routes and interactions between picorna-like viruses (kashmir bee virus and sacbrood virus) with the honey bee host and the parasitic *Varroa mite* // Journal of General Virology. 2005. № 86. PP. 2281–2289. doi: 10.1099/vir.0.80824-0
24. Šimenc L., Knific T., Toplak I. The comparison of honey bee viral loads for six honey bee viruses (ABPV, BQCV, CBPV, DWV, LSV3 and SBV) in healthy and clinically affected honey bees with TaqMan quantitative Real-Time RT-PCR assays // Viruses. 2021. Vol. 13 (7). 1240. doi: 10.3390/v13071340
25. СП 13-4-2/1362. Инструкция о мероприятиях по предупреждению и ликвидации болезней, отравлений и основных вредителей пчел от 17 августа 1998 г. 23 с.
26. Tentcheva D., Gauthier L., Zappulla N., Dainat B., Cousserans F., Colin M.E., Bergoin M. Prevalence and seasonal variations of six bee viruses in *Apis mellifera* L. and *Varroa destructor mite* populations in France // Applied and Environmental Microbiology. 2004. Vol. 70 (12). PP. 7185–7191. doi: 10.1128/AEM.70.12.7185-7191.2004

27. Лапач С.Н., Чубенко А.В., Бабич П.Н. Статистические методы в медико-биологических исследованиях с использованием Excel: Энциклопедия. Киев: Морион, 2001. 408 с.
28. Chang-Hee Kweon, Mi-Sun Yoo1, Jin-Hyeong Noh, Kondreddy Eswar Reddy, Dong-Kun Yang, Sang-Ho Cha, Seung-Won Kang. Derivation of cell-adapted sacbrood virus (SBV) from the native Korean honey bee // *Virus Research*. 2015. № 198. PP. 15–21. doi: 10.1016/j.virusres.2014.12.008
29. Maurizio A. Pollen nutrition and life processes of the honey bee // *Agricultural Yearbook of Switzerland*. Bern. 1954. Vol. 68 (2). PP. 115–182.
30. Королев А.В. Технологические приемы оптимизации жизнедеятельности пчелиных семей в блочных теплицах: дис. ... канд. сельскохозяйств. наук. М.: Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии им. К.И. Скрябина, 2012. 135 с.
31. Таранов Г.Ф. Биология пчелиной семьи. СПб.: Наука, 2021. 288 с.

References

1. Correa-Benítez A, Anguiano-Baez R, Heneidi-Zeckua A, Dávalos-Flores JL, Peña-Haaz NT, Pérez-Martínez EE, Carbajal-Rodríguez M, Vasquez-Valencia I, Almazán-Maldonado N, Petukhova T, Guzmán-Novoa E. Prevalence of adult honey bee (*Apis mellifera* L.) pests and pathogens in the five beekeeping regions of Mexico. *Animals (Basel)*. 2023;13(11):1734. doi: 10.3390/ani13111734
2. Korolev AV, Nesterchuk SL, Kokaeva ZG, Kapustina TA. Tsirkulyatsiya virusov v populyatsii medonosnykh pchel v letne-osenniy period [Circulation of viruses in the population of honey bees in the summer-autumn period]. *Pchelovodstvo*. 2022;7:20-22. In Russian
3. Ullah A, Tlak Gajger I, Majoros A, Dar SA, Khan S, Kalimullah, Haleem Shah A, Nasir Khabir M, Hussain R, Khan HU, Hameed M, Anjum SI. Viral impacts on honey bee populations: A review. *Saudi Journal of Biological Sciences*. 2021;28(1):523-530. doi: 10.1016/j.sjbs.2020.10.037
4. Strelenko PA, Pritychenko PA. Virusnye bolezni pchel [Viral diseases of bees]. In: *Aktual'nye voprosy veterinarnoy virusologii, mikrobiologii i bolezney pchel v sovremennykh usloviyakh*. Materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy 95-letiyu so dnya rozhdeniya doktora veterinarnykh nauk, professora Smirnovoy Niny Ivanovny i Dnyu belorusskoy nauki [Current issues of veterinary virology, microbiology and bee diseases in modern conditions. Proc. of the International Scientific and Practical Conference dedicated to the 95th anniversary of the birth of Doctor of Veterinary Sciences, Professor Nina Smirnova and the Day of Belarusian Science (Vitebsk, Belarus, 7-8 December, 2023)]. Vitebsk: "Vitebsk Order" Badge Honorary degree of the State Academy of Veterinary Medicine; 2024. pp. 204-208. In Russian
5. Alqurneh M, Bauer L, Hamdan A, Nairoukh I, Kaatz H. Prevalence of viruses in Palestinian honey bee colonies. *Egyptian Journal of Agricultural Sciences*. 2024;75(1):32-41. doi: 10.21608/ejarc.2024.341278
6. Aubert M, Ball BV, Fries I, Moritz RFA, Milani N, Bernardinelli I. Impact of virus infection in honey bees. In: *Virology and the honey bee*. Luxembourg: European Communities; 2008. pp. 233-253.
7. Batuev YuM. Meshotchatyy rasplod [Baggy brood]. *Pchelovodstvo*. 2010;10:24-27. In Russian
8. Chen Y, Evans J, Feldlaufer M. Horizontal and vertical transmission of viruses in the honey bee, *Apis mellifera* L. *Journal of Invertebrate Pathology*. 2006;92:152-159. doi: 10.1016/j.jip.2006.03.010
9. Suresh D, Kumar S, Currie R. Occurrence, detection, and quantification of economically important viruses in healthy and unhealthy honey bee (*Hymenoptera: Apidae*) colonies in Canada. *The Canadian Entomologist*. 2015;148(1):22-35. doi: 10.4039/tce.2015.23

10. Šimenc L, Knific T, Toplak I. The comparison of honey bee viral loads for six honey bee viruses (ABPV, BQCV, CBPV, DWV, LSV3 and SBV) in healthy and clinically affected honey bees with TaqMan quantitative Real-Time RT-PCR assays. *Viruses*. 2021;13(7):1340. doi: 10.3390/v13071340
11. Blanchard P, Guillot S, Antúnez K, Köglberger H, Kryger P, de Miranda JR, Franco S, Chauzat M, Thiéry R, Ribière M. Development and validation of a real-time two-step RT-qPCR TaqMan assay for quantitation of sacbrood virus (SBV) and its application to a field survey of symptomatic honey bee colonies. *Journal of Virological Methods*. 2014;197:7-13. doi: 10.1016/j.jviromet.2013.09.012
12. Schurr F, Tison A, Militano L, Cheviron N, Sircoulomb F, Rivière M, Ribière-Chabert M, Thiéry R, Dubois E. Validation of quantitative real-time RT-PCR assays for the detection of six honey bee viruses. *Journal of Virological Methods*. 2019;270:70-78. doi: 10.1016/j.jviromet.2019.04.020
13. Roger AC Jones. Plant and insect viruses in managed and natural environments: novel and neglected transmission pathways. *Advances in Virus Research, Academic Press*. 2018;101:149-187. doi: 10.1016/bs.aivir.2018.02.006
14. Schittny D, Yañez O, Neumann P. Honey bee virus transmission via hive products. *Veterinary Sciences*. 2020;7(96):96. doi: 10.3390/vetsci7030096
15. Balkanska R, Shumkova R, Atsenova N, Salkova D, Dundarova H, Radoslavov G, Hristov P. Molecular detection and phylogenetic analysis of deformed wing virus and sacbrood virus isolated from pollen. *Veterinary Science*. 2023;10(2):140. doi: 10.3390/vetsci10020140
16. Mazzei M, Carrozza ML, Luisi E, Forzan M, Giusti M, Sagona S, Tolari F, Felicioli A. Infectivity of DWV associated to flower pollen: Experimental evidence of a horizontal transmission route. *Public Library of Science One*. 2014;9(11):e113448. doi: 10.1371/journal.pone.0113448
17. Miličević V, Radojičić S, Kureljušić J, Šekler M, Nešić K, Veljović L, Maksimović Zorić J, Radosavljević V. Molecular detection of black queen cell virus and kashmir bee virus in honey. *AMB Express*. 2018;8(1):128. doi: 10.1186/s13568-018-0655-7
18. Čukanová E, Prodělalová J, Palíková M, Kováčová K, Linhart P, Papežiková I. Can the examination of different types of hive samples be a non-invasive method for detection and quantification of viruses in honey bee (*Apis mellifera* L.) colonies? *Journal of Veterinary Research*. 2023;67(3):323-331. doi: 10.2478/jvetres-2023-0046
19. Bailey I, Gibbs AJ, Woods RD. Sacbrood virus of the larval honey bee (*Apis mellifera* L.). *Virology*. 1964;23(3):425-429. doi: 10.1016/0042-6822(64)90266-1
20. Brzozkowski Chagas D, Liz Monteiro F, da Silva Barcelos L, Iuri Frühauf M, Botton NY, Ribeiro LC, Fischer G. Detection of honey bee viruses in apiaries in Southern Brazil through two standardized multiplex RT-PCR. *Journal of Apicultural Research*. 2022;62(5):1207-1214. doi: 10.1080/00218839.2022.2106089
21. Bailey L, Woods RD. Three previously undescribed viruses from the honey bee. *Journal of General Virology*. 1974;25(2):175-186. doi: 10.1099/0022-1317-25-2-175
22. De Miranda JR, Bailey L, Ball BV, Blanchard P, Budge GE, Chejanovsky N, Chen Y, Gauthier L, Genersch E, de Graaf DC, Ribière M, Ryabov EV, De Smet L, van der Steen JJ. Standard methods for virus research in *Apis mellifera* L. *Journal of Apicultural Research*. 2013;52(4):1-56. doi: 10.3896/IBRA.1.52.4.22
23. Shen M, Cui L, Ostiguy N, Cox-Foster D. Intricate transmission routes and interactions between picorna-like viruses (kashmir bee virus and sacbrood virus) with the honey bee host and the parasitic *Varroa mite*. *Journal of General Virology*. 2005;86:2281-2289. doi: 10.1099/vir.0.80824-0
24. Šimenc L, Knific T, Toplak I. The comparison of honey bee viral loads for six honey bee viruses (ABPV, BQCV, CBPV, DWV, LSV3 and SBV) in healthy and clinically affected honey bees with TaqMan quantitative Real-Time RT-PCR assays. *Viruses*. 2021;13(7):1240. doi: 10.3390/v13071340

25. Instruksiya o meropriyatiyakh po preduprezhdeniyu i likvidatsii bolezney, otravleniy i osnovnykh vreditel'nykh pchel. SP 13-4-2/1362 [Instructions on measures for the prevention and elimination of diseases, poisoning and major pests of bees]. Moscow: Rosselkhoz-nadzor; 1998. 23 p. In Russian
26. Tentcheva D, Gauthier L, Zappulla N, Dainat B, Cousserans F, Colin ME, Bergoin M. Prevalence and seasonal variations of six bee viruses in *Apis mellifera* L. and *Varroa destructor* mite populations in France. *Applied and Environmental Microbiology*. 2004;70(12):7185-7191. doi: 10.1128/AEM.70.12.7185-7191.2004
27. Lapach SN, Chubenko AV, Babich PN. Statisticheskie metody v mediko-biologicheskikh issledovaniyakh s ispol'zovaniem Excel: Entsiklopediya [Statistical methods in biomedical research using Excel: An Encyclopedia]. Kiev: Morion Publ.; 2001. 408 p. In Russian
28. Chang-Hee Kweon, Mi-Sun Yoo, Jin-Hyeong Noh, Kondreddy Eswar Reddy, Dong-Kun Yang, Sang-Ho Cha, Seung-Won Kang. Derivation of cell-adapted sacbrood virus (SBV) from the native Korean honey bee. *Virus Research*. 2015;198:15-21. doi: 10.1016/j.virusres.2014.12.008
29. Maurizio A. Pollen nutrition and life processes of the honey bee. *Agricultural Yearbook of Switzerland*. Bern. 1954;68(2):115-182.
30. Korolev AV. *Tekhnologicheskie priemy optimizatsii zhiznedeyatel'nosti pchelinykh semei v blochnykh teplitsakh* [Technological techniques for optimizing the vital activity of bee colonies in block greenhouses] [CandSci. Dissertation, Agriculture]. Moscow: Moscow State Academy of Veterinary Medicine and Biotechnology named after K.I. Scriabin; 2012. 135 p. In Russian
31. Taranov GF. *Biologiya pchelinykh semei: Monografiya* [Biology of the bee family: Monograph]. Saint Petersburg: Nauka; 2021. 288 p. In Russian

Информация об авторах:

Строкова Виктория Алексеевна, магистр ветеринарно-санитарной экспертизы; научный сотрудник отдела профилактики и лечения болезней пчел, Федеральный научный центр пчеловодства (Рыбное, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8364-8512>.

E-mail: beevetnic@yandex.ru

Королев Александр Викторович, канд. с.-х. наук, доцент кафедры частной зоотехнии, Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии имени К.И. Скрябина (Москва, Россия).

E-mail: 5274381@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Victoria A. Strokova, Master of Science in veterinary expertise; researcher, Department of prevention and treatment of bee diseases, Federal scientific center for beekeeping (Rybnoye, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8364-8512>.

E-mail: beevetnic@yandex.ru

Alexander V. Korolev, Cand. Sci. (Agriculture), Associate Professor at the Department of private animal science, Moscow state academy of veterinary medicine and biotechnology named after K.I. Scriabin (Moscow, Russian Federation).

E-mail: 5274381@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 19.01.2024;
одобрена после рецензирования 17.03.2024; принята к публикации 19.05.2025*

*The article was submitted 19.01.2024;
approved after reviewing 17.03.2024; accepted for publication 19.05.2025*

ЭКОЛОГИЯ

Научная статья
УДК 581.526.325.2:502.221(571.51)
doi: 10.17223/19988591/70/9

Видовой состав, таксономическая структура и доминирующие комплексы фитопланктона рек и ручьев национального парка «Красноярские Столбы»

Ольга Прокопьевна Баженова¹, Ксения Александровна Эйхвальд²,
Сергей Иванович Генкал³, Елена Федотовна Тропина⁴

^{1, 2} Омский государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина,
Омск, Россия

³ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Россия

⁴ Национальный парк «Красноярские Столбы», Красноярск, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0003-2406-4319>, olga52@bk.ru

² <https://orcid.org/0009-0003-1246-8698>, ka.eykhvald@omgau.org

³ <https://orcid.org/0000-0001-6475-4029>, genkal47@mail.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-6506-5476>, nau-stolby@yandex.ru

Аннотация. Приведены результаты исследования летнего фитопланктона рек и ручьев национального парка «Красноярские Столбы» в 2021–2023 гг. Видовой состав и таксономическая структура фитопланктона имеют черты, типичные для горных водотоков. Основу видового богатства фитопланктона формируют диатомовые водоросли, в основном из числа обитателей бентоса и обростаний, доля остальных отделов колеблется в пределах 1–14%. В таксономическом спектре фитопланктона на всех уровнях также преобладают диатомовые водоросли. Доминирующий комплекс характеризуется полидоминантностью, существенными межгодовыми различиями, преобладанием безгетероцистных мелкоклеточных цианопрокариот рода *Aphanocapsa* и случайно-планктонных видов диатомей родов *Cocconeis* и *Meridion*. В составе второстепенных доминантов значительная доля принадлежит хлорококковым водорослям. Особенности доминирующего комплекса свидетельствуют о негативных процессах в экосистемах водных объектов национального парка, что связано с повышенным антропогенным воздействием на его территорию из-за высокой рекреационной нагрузки. Сложившаяся ситуация требует дальнейшего биомониторинга водных объектов и оценки уровня рекреационной нагрузки на территорию национального парка.

Ключевые слова: фитопланктон, видовой состав, таксономическая структура, доминирующий комплекс, реки и ручьи, национальный парк «Красноярские Столбы»

Источник финансирования: исследования выполнены в рамках темы НИР «Изучение естественного хода процессов и явлений в природном комплексе национального парка «Красноярские Столбы» с целью выявления многолетней динамики экосистем и сохранения природной среды», номер государственной регистрации 1-22-106-1.

Для цитирования: Баженова О.П., Эйхвальд К.А., Генкал С.И., Тропина Е.Ф. Видовой состав, таксономическая структура и доминирующие комплексы фитопланктона рек и ручьев национального парка «Красноярские Столбы» // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 70. С. 157–178. doi: 10.17223/19988591/70/9

Original article

doi: 10.17223/19988591/70/9

Species composition, taxonomic structure and dominant phytoplankton complexes of rivers and streams of the Krasnoyarsk Pillars National Park

Olga P. Bazhenova¹, Ksenia A. Eichvald², Sergey I. Genkal³,
Elena F. Tropina⁴

^{1, 2} Omsk State Agrarian University named after P.A. Stolypin, Omsk, Russian Federation

³ I.D. Papanin Institute of biology of inland waters of the Russian Academy of Sciences, Borok, Russian Federation

⁴ Krasnoyarsk Pillars National Park, Krasnoyarsk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0003-2406-4319>, olga52@bk.ru

² <https://orcid.org/0009-0003-1246-8698>, ka.eikhvald@omgau.org

³ <https://orcid.org/0000-0001-6475-4029>, genkal47@mail.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-6506-5476>, nau-stolby@yandex.ru

Summary. The Krasnoyarsk Pillars National Park is located in the suburbs of Krasnoyarsk. The geographical coordinates of the park are 55°38'–55°58' N, 92°20'–93°20' E, the territory is part of the Altai-Sayan fold system. The territory of the national park is experiencing increased anthropogenic impact associated with high recreational load due to the location of the park. The study of biodiversity of special protection natural areas is currently very relevant; phytoplankton occupy a special place among the main components of aquatic ecosystems as a basic element in the formation of trophic status and water quality. Research on the phytoplankton of rivers and streams in the territory of the Krasnoyarsk Pillars National Park was not carried out until 2021. The purpose of this article is to characterize the species composition, taxonomic structure and dominant complexes of phytoplankton in the rivers and streams of the Krasnoyarsk Pillars National Park. The article uses materials from the processing of phytoplankton samples from rivers and streams of the Krasnoyarsk Pillars National Park, collected in August 2021–2023 (see Fig. 1). Selection, fixation and processing of samples were carried out using generally accepted methods. Diatom species were identified on permanent preparations and from images obtained on a JSM-6510LV scanning electron microscope (SEM). Species whose abundance was at least 10% of the total were classified as dominant. The choice of the abundance criterion is due to the greater metabolic activity of small organisms compared to large ones. Dominant complex analysis was performed using frequency of occurrence (pF), dominance frequency (DF), and dominance order (Dt).

As a result of the research, 253 species and intraspecific taxa (SIT) of algae were identified, including the nomenclatural type of species, from 7 departments, including: Cyanoprokaryota - 8, Chrysophyta - 6, Dinophyta - 1, Euglenophyta - 12, Bacillariophyta - 188, Chlorophyta - 35, Charophyta - 3. The predominant importance in the taxonomic structure belongs to Bacillariophyta (74.31%), the share of other departments ranges from 1–14% (see Table 1). The taxonomic spectrum of phytoplankton

demonstrates a clear predominance of diatoms at all levels: classes (Bacillariophyceae, 68.77% of the total number of SIT), orders (Cymbellales - 20.95%, Naviculales - 18.18%), families (1st to 6th place - 46.24%) and genera (from 1st to 6th place - 30.83%) (see Table 2). The species composition and taxonomic structure of phytoplankton in rivers and streams of the Krasnoyarsk Pillars National Park have features typical of mountain streams. The dominant phytoplankton complex is diverse, it is formed by 22 SIT from 4 departments, including: Cyanoprokaryota - 3, Bacillariophyta - 6, Chlorophyta - 11, Chrysophyta - 2 (see Table 3). The dominants include 8.70% of the total number of SIT found in the water bodies of the National Park, they are dominated by species from the Chlorophyta department (50.0% of the total number of dominants). The maximum indicators of order and frequency of dominance are character of the cyanoprokaryote *Aphanocapsa holsatica* (DF = 68.72, Dt = 100), the second and third places in importance of these indicators are occupied by the diatoms *Cocconeis euglypta* (DF = 59.09, Dt = 68.42) and *Meridion circulare* (DF = 31.82, Dt = 77.80). The composition and structure of the dominant phytoplankton complexes vary significantly over the years of research; particular specificity is inherent in the dominant complex in 2021. The dominant phytoplankton complex of rivers and streams of the National Park is characterized by polydominance, significant interannual differences in composition and structure, dominance of heterocyst-free small-celled cyanoprokaryotes and random planktonic species of diatoms, a significant proportion of chlorococcal algae, including small-celled species, among the minor dominants. This indicates the presence of negative processes developing in aquatic ecosystems, which is undoubtedly associated with increased anthropogenic impact due to high recreational load. The current situation requires further biomonitoring of the water bodies of the Krasnoyarsk Pillars National Park and assessment of the level of recreational load on its territory.

The article contains 1 Figure, 4 Tables, 57 References.

Keywords: phytoplankton, species composition, taxonomic structure, dominant complex, rivers and streams, Krasnoyarsk Pillars National Park

Fundings: research was carried out as part of the research topic «Study of the natural course of processes and phenomena in the natural complex of the Krasnoyarsk Pillars National Park in order to identify long-term dynamics of ecosystems and preserve the natural environment», state registration No. 1-22-106-1.

For citation: Bazhenova OP, Eichvald KA, Genkal SI, Tropina EF. Species composition, taxonomic structure and dominant phytoplankton complexes of rivers and streams of the Krasnoyarsk Pillars National Park. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;70: 157-178. doi: 10.17223/19988591/70/9

Введение

Национальный парк «Красноярские Столбы» (далее – НП) находится в пригороде г. Красноярска. Географическое расположение парка определяется координатами 55°38'–55°58' N и 92°20'–93°20' E, территория входит в Алтае-Саянскую складчатую систему и находится в зоне сочленения Восточного Саяна и Кузнецкого Алатау с Сибирской платформой [1].

Речная сеть НП представлена водосборными бассейнами четырех рек: Маны, Базаихи, Большой Слизневой и Енисея. Реки и ручьи имеют типично горный характер [2]. Притоки рек Маны и Большой Слизневой протекают по юго-западной части парка, имеют небольшую протяженность,

крутое падение, маловодны и не обладают разработанными долинами. На восточной границе парка долина р. Базаихи сложена мощными рыхлыми отложениями, которые постоянно размываются, образуя полуостровки и затоны, протоки и заболоченные старицы. Самую многочисленную группу водных объектов НП представляют ручьи протяженностью около 2 км, падение составляет 70–180 м/км. Густая гидрографическая сеть в сочетании с горным рельефом обеспечивает хороший дренаж территории НП [1].

Территория НП испытывает на себе повышенное антропогенное воздействие, связанное с высокой рекреационной нагрузкой из-за расположения парка в городской черте Красноярска [3]. Рекреационную зону НП ежегодно посещают около миллиона человек, в 2023 г. парк занял 4-е место в рейтинге посещаемости особо охраняемых природных территорий России [4].

В связи с реализацией Конвенции о сохранении биологического разнообразия [5] изучение таксономического богатства, структуры и состояния групп живых организмов продолжает оставаться актуальным, большое значение в этом контексте приобретает изучение биоразнообразия особо охраняемых природных территорий [6]. Особое место среди основных компонентов водных объектов занимает фитопланктон, являющийся базовым элементом в формировании трофического статуса и качества вод [7].

Исследования фитопланктона рек и ручьев на территории НП не проводилось до 2021 г. Некоторые сведения о диатомовых водорослях Енисея и его притоков, в том числе в устье р. Маны вне зоны НП, приведены в работе Б.В. Скворцова [8]. Кроме того, имеются сведения о фитоперифитоне рек Базаихи и Маны по результатам исследований в 1999–2007 гг. также вне зоны НП [9]. По результатам наших исследований в 2021–2023 гг. была дана эколого-географическая характеристика водорослей из планктона рек и ручьев НП, определен их трофический статус и оценено качество воды [10–14].

Цель работы – охарактеризовать видовой состав, таксономическую структуру и доминирующие виды водорослей фитопланктона рек и ручьев НП «Красноярские Столбы».

Материал и методы исследования

В статье использованы материалы обработки 56 количественных и 24 качественных проб фитопланктона водных объектов НП, отобранных в августе 2021–2023 гг. Отбор проб проводили на реках Мана, Базаиха, Большая Слизнева, Калтат, ручьях Большой, Средний, Малый Индей, Берлы, Кривопохвальный, Маслянка, Выносная, Хайдынка, Князева, Сарала, Веселый, Большой Инжул, Сынжул, Намурт, Лалетина, Нелидовский, Моховой, Средний Калтат (рис. 1).

Количественные пробы фитопланктона (объем 0,5 л) отбирали зачерпыванием из поверхностного слоя воды. Качественные пробы получали процеживанием 20–50 л воды через сеть Апштейна (газ № 78). Пробы фиксировали 40% формалином с добавлением раствора Люголя, концентрировали осадочным способом. Определение видов водорослей и подсчет числа

клеток проводили на световом микроскопе «Euler Professor 770T» в камере Горяева. Идентификацию видов диатомовых водорослей проводили на постоянных препаратах с использованием масляной иммерсии ($\times 2500$) и по снимкам, полученным на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) JSM-6510LV в Институте биологии внутренних вод РАН. Для освобождения клеток диатомей от протопласта применяли метод холодного сжигания [15].

При отборе проб проводили измерения температуры воздуха, воды, активной реакции водной среды с помощью прибора «Экотест-2000-И».

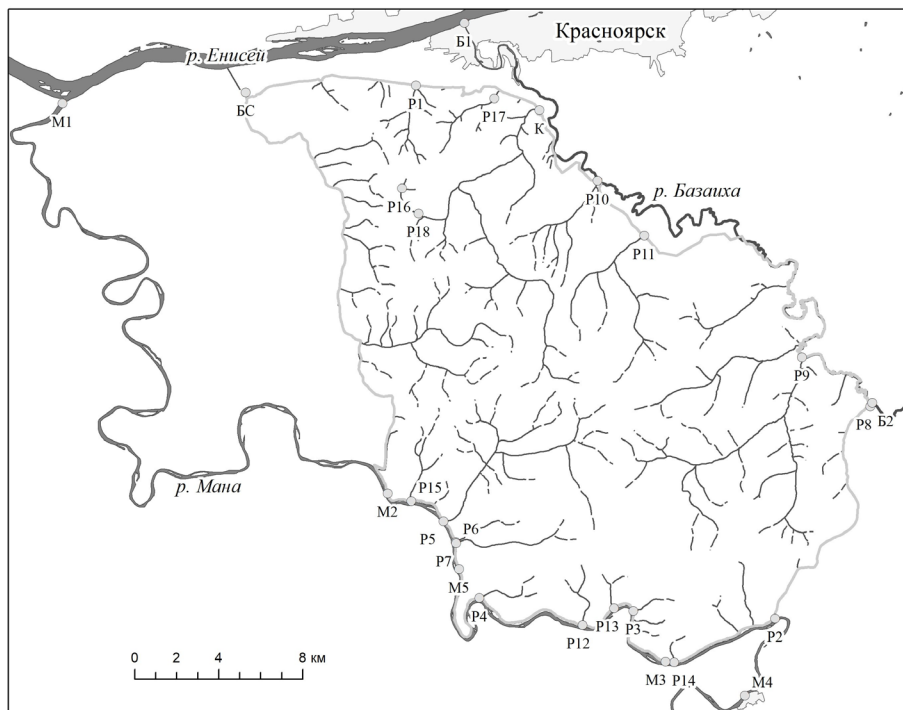


Рис. 1. Карта-схема территории НП «Красноярские Столбы» с указанием точек отбора проб: реки: М – Мана (М₁ – устье, М₂ – кордон Кандалак, М₃ – кордон Берлы, М₄ – пос. Береть, М₅ – старица), Б – Базаиха (Б₁ – устье, Б₂ – кордон Долгуша), БС – Большая Слизнева, К – Калтат; ручьи: Р₁ – Лалетина, Р₂ – Берлы, Р₃ – Кривопахвальный, Р₄ – Маслянка, Р₅ – Большой Индей, Р₆ – Средний Индей, Р₇ – Малый Индей, Р₈ – Веселый, Р₉ – Большой Инжул, Р₁₀ – Сынжул, Р₁₁ – Намурт, Р₁₂ – Выносная, Р₁₃ – Хайдынка, Р₁₄ – Князева, Р₁₅ – Сарала, Р₁₆ – Нелидовский, Р₁₇ – Моховой, Р₁₈ – Средний Калтат

[Fig. 1. A schematic map of the territory of the NP Krasnoyarsk Pillars with an indication of sampling points: Rivers: М - Mana (М₁ - mouth, М₂ - cordon Kandalak, М₃ - cordon Berly, М₄ - settlement Beret, М₅ - staritsa), В - Bazaiha (В₁ - estuary, В₂ - cordon Dolgusha), BS - Bolshaya Slizneva, К - Kaltat; Streams: Р₁ - Laletina, Р₂ - Berly, Р₃ - Krivopokhvalny, Р₄ - Maslyanka, Р₅ - Bolshoy Indey, Р₆ - Sredny Indey, Р₇ - Maly Indey, Р₈ - Vesely, Р₉ - Bolshoy Injul, Р₁₀ - Synzhul, Р₁₁ - Namurt, Р₁₂ - Vynosnaya, Р₁₃ - Khaydynka, Р₁₄ - Knyazeva, Р₁₅ - Sarala, Р₁₆ - Nelidovsky, Р₁₇ - Mokhovoy, Р₁₈ - Sredny Kaltat]

Таксономический список видов водорослей фитопланктона составлен с учетом современных систематических преобразований, актуализацию видовых названий проводили по данным международной базы Algaebase [16].

К доминантам относили виды, численность которых составляла не менее 10% общей [17]. Выбор критерия численности при выделении доминирующих видов обусловлен большей метаболической активностью мелких организмов по сравнению с крупными, что многократно подтверждалось различными исследованиями [18–22]. Согласно определению [23, 24], доминант – это вид, который активнее, чем прочие, участвует в круговороте веществ в экосистеме, занимающий в сообществе главенствующее положение, оказывающий преобладающее влияние на ход биоценотических процессов, обладающий на своем трофическом уровне наибольшей продуктивностью.

Анализ доминирующего комплекса проводили по показателям доминирования: частота встречаемости (pF), частота доминирования (DF) и порядок доминирования (Dt) [25, 26]. Доминирующие виды разделяли на категории по DF, согласно классификации О.М. Кожовой [25]: а) I категория – наиболее часто встречающиеся виды (> 50%); б) II категория – часто встречающиеся виды (21–50%); в) III категория – нечасто встречающиеся виды (1–20%).

Кроме того, по шкале Е.Л. Любарского среди доминантов выделяли четыре группы: абсолютные доминанты ($64 < DF \leq 100$), доминанты ($36 < DF \leq 64$), субдоминанты ($16 < DF \leq 36$) и второстепенные виды ($4 < DF \leq 16$) [27].

Результаты исследования и обсуждение

Температура воздуха во время исследований колебалась от 17 до 25°C, температура воды в реках и ручьях изменялась в более широких пределах. В самых холодных ручьях (Маслянка и Сынжул) – от 8,10 до 9,88°C, самых теплых (Кривопохвальный, Средний Индей и Князева) – от 13,80 до 14,92°C. Температура воды в реках колебалась от 10,2 (Большая Слизнева и Калтат) до 22,92°C (Мана и Базаиха). Активная реакция водной среды изменялась от слабокислой (5,73, руч. Малый Индей) до слабощелочной (8,62, р. Мана). Скорость течения в реках и ручьях НП колеблется в широких пределах, минимальная скорость течения (0,14–0,63 м/с) зафиксирована в летнюю межень, пределы колебания максимальной скорости более широкие (0,60–1,77 м/с).

За исследуемый период в летнем фитопланктоне рек и ручьев НП идентифицировано 253 видовых и внутривидовых таксона (BBT), включая номенклатурный тип вида из 7 отделов, в том числе: Cyanoprokaryota – 8, Chrysophyta – 6, Dinophyta – 1, Euglenophyta – 12, Bacillariophyta – 188, Chlorophyta – 35, Charophyta – 3. Превалирующее значение в таксономической структуре принадлежит Bacillariophyta (74,31%), доля остальных отделов колеблется в пределах 1–14% (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

**Таксономическая структура фитопланктона водных объектов
НП «Красноярские Столбы», 2021–2023 гг.
[Taxonomic structure of phytoplankton of water bodies NP Krasnoyarsk Pillars, 2021–2023]**

Отдел [Phylum]	Класс [Class]	Количество [Quantity]				
		По- рядков [Order]	Се- мейств [Family]	Родов [Genus]	Видов [Spe- cies]	BBT [SIT]
Cyanoprokaryota	Cyanophyceae	4	6	7	8	8
Chrysophyta	Chrysophyceae	1	2	4	6	6
Dinophyta	Dinophyceae	1	1	1	1	1
Euglenophyta	Euglenophyceae	1	2	4	10	12
Bacillariophyta	Coscinodiscaceae	2	2	2	6	6
	Mediophyceae	2	2	5	8	8
	Bacillariophyceae	11	24	59	171	174
Chlorophyta	Chlorophyceae	2	10	17	26	27
	Trebouxiophyceae	1	2	5	5	8
Charophyta	Conjugatophyceae	1	2	2	2	2
	Zygnematophyceae	1	1	1	1	1
Всего [In total]		27	54	107	244	253

Примечание. BBT – видовой и внутривидовой таксон.

[Note. SIT - species and intraspecific taxa].

Таксономический спектр фитопланктона рек и ручьев НП демонстрирует явное преобладание диатомовых водорослей на всех уровнях – классов (Bacillariophyceae, 68,77% от общего числа BBT), порядков (Cymbellales – 20,95%, Naviculales – 18,18%), семейств (с 1-го по 6-е место – 46,24%) и родов (с 1-го по 6-е место – 30,83%) (табл. 2).

Основу видового богатства водорослей из планктона всех исследованных водных объектов НП составляют диатомовые водоросли. Преобладание диатомей в альгофлоре горных водотоков является их характерной чертой и отмечено многими исследователями в различных физико-географических зонах [9, 28–38].

Большинство найденных видов относится к пеннатым диатомеям класса Bacillariophyceae (92,55% от общего числа диатомовых водорослей), и только 14 BBT – к центрическим диатомеям из родов *Aulacoseira* Thw., *Cyclostephanos* Round, *Cyclotella* (Kütz.) Breb., *Lineaperpetua* P.Yu, Q.-M. You, Kociolek et Wang, *Melosira* Ag., *Stephanocyclus* Skabich., *Stephanodiscus* Ehr.

Пеннатые диатомеи представлены двумя экологическими группами – небольшим числом истинно планктонных видов (*Fragilaria crotonensis* Kitt., *Ulnaria acus* (Kütz.) Aboal, *Asterionella formosa* Hass., *Diatoma tenuis* Ag.,

Таблица 2 [Table 2]

Таксономический спектр ведущих классов, порядков, семейств, родов водорослей из планктона рек и ручьев НП «Красноярские Столбы» и их ранговые места (в скобках), 2021–2023 гг.

[Taxonomic spectrum of the leading classes, orders, families, genera of algae from the plankton of rivers and streams of the NP Krasnoyarsk Pillars and their rank places (in parentheses), 2021–2023]

Класс [Class]	Количество [Quantity]		Порядок [Order]	Количество [Quantity]	
	Видов [Species]	BBT [SIT]		Видов [Species]	BBT [SIT]
Bacillariophyceae	171 (1)	174 (1)	Cymbellales	53 (1)	53 (1)
Chlorophyceae	26 (2)	27 (2)	Naviculales	46 (2)	46 (2)
Euglenophyceae	10 (3)	12 (3)	Sphaeropleales	23 (3)	24 (3)
Mediophyceae	8 (4–5)	8 (4–5)	Achnanthales	23 (4)	23 (4)
Cyanophyceae	8 (4–5)	8 (4–5)	Fragilariiales	15 (5–6)	15 (5–6)
Coscinodiscaceae	6 (6–7)	6 (6–7)	Bacillariales	15 (5–6)	15 (5–6)
Chrysophyceae	6 (6–7)	6 (6–7)	Euglenales	10 (7)	12 (7)
Trebouxiophyceae	5 (8)	5 (8)	Chlorellales	5 (8)	8 (8)
Conjugatophyceae	2 (9)	2 (9)	Stephanodiscales	6 (9–10)	6 (9–10)
Zygnematophyceae	1 (10–11)	1 (10–11)	Chromulinales	6 (9–10)	6 (9–10)
Dinophyceae	1 (10–11)	1 (10–11)	–	–	–
Всего/% [In total]	244/100	253/100	Всего/% [In total]	202/82,79	208/82,21
Семейство [Family]	Количество [Quantity]		Род [Genus]	Количество [Quantity]	
	Видов [Species]	BBT [SIT]		Видов [Species]	BBT [SIT]
Gomphonemataceae	31 (1)	31 (1)	Gomphonema	21 (1)	21 (1)
Naviculaceae	25 (2)	26 (2)	Navicula	20 (2)	20 (2)
Cymbellaceae	18 (3–4)	18 (3–4)	Nitzschia	13 (3)	13 (3)
Achnanthaceae	18 (3–4)	18 (3–4)	Cymbella	9 (4)	9 (4)
Bacillariaceae	15 (5)	15 (5)	Achnantheidium	8 (5)	8 (5)
Fragilariaceae	9 (6)	9 (6)	Encyonema	7 (6)	7 (6)
Euglenaceae	5 (7)	7 (7)	Trachelomonas	4 (7)	6 (7)
Characiaceae	6 (8–11)	6 (8–11)	Planothidium	5 (8–9)	5 (8–9)
Selenastraceae	6 (8–11)	6 (8–11)	Cocconeis	4 (8–9)	5 (8–9)
Stephanodiscaceae	6 (8–11)	6 (8–11)	–	–	–
Staurosiraceae	6 (8–11)	6 (8–11)	–	–	–
Всего/% [In total]	145/59,43	148/58,50	Всего/% [In total]	91/37,30	94/37,15

Примечание. BBT – видовой и внутривидовой таксон.
[Note. SIT - species and intraspecific taxa].

Nitzschia graciliformis Lange-Bertalot et Simonsen и др.) и обилием случайно-планктонных. Из последних повсеместно встречаются *Cocconeis lineata* Ehr., *C. placentula* Ehr., *C. euglypta* Ehr., *Melosira varians* Ag., *Meridion circulare* (Grev.) Ag., *Planothidium lanceolatum* (Breb. ex Kütz.) Lange-Bertalot, *Navicula capitatoradiata* Germain ex Gasse, *N. metareichardtiana* Lange-Bertalot et Kusber. Нестабильность среды, обусловленная быстрым течением и турбулентностью воды в горных водотоках НП, является причиной бедности истинно планктонных водорослей и большого количества случайно-планктонных форм водорослей, типичных обитателей бентоса и обрастаний.

Второе место по значимости в формировании видового богатства фито-планктона занимают зеленые водоросли, их доля составляет 13,83%. В таксономическом спектре Chlorophyta занимают второе место на уровне классов и третье – на уровне порядков, на уровне семейств они замыкают таксономический спектр (8–9-е место), а на уровне родов выпадают из него. В фитопланктоне всех исследованных объектов встречаются мелкоклеточные хлорококковые водоросли *Monoraphidium contortum* (Thur.) Kom.-Legn. и *M. minutum* (Näg.) Kom.-Legn. Хлорококковые водоросли играют важную роль в планктоне крупных северных рек России [20, 39, 40]. Наиболее высокое относительное участие Chlorophyta в количественном развитии фитопланктона характерно преимущественно для рек с замедленным течением, хорошо развитой поймой и подверженных влиянию мелководных, хорошо прогреваемых притоков [41]. Эти условия характерны только для нижнего течения таких рек НП, как Мана и Базаиха, где зеленые водоросли развиваются наиболее обильно.

Эвгленовые водоросли в таксономическом спектре фитопланктона существенно уступают ведущим отделам и занимают 3-е место на уровне классов и только 7-е место на уровне порядков, семейств и родов. Особенности экологии эвгленовых водорослей, их требовательность к таким условиям среды, как повышенное содержание органических и биогенных веществ, слабая проточность вод, обуславливают крайне низкий уровень их вегетации в водных объектах НП, они найдены только в старицах и устьях рек Мана и Базаиха. Как известно, эвглениды обычно получают развитие в водотоках с характерными условиями: небольшие, типично равнинные реки с низкой скоростью течения, протекающие по заболоченным низменностям [41, 42]. В крупных реках они характеризуются низким обилием и уступают место диатомовым, зеленым и цианопрокариотам, а в северных водотоках – нередко и золотистым [43].

Видовое богатство цианопрокариот в исследованных водных объектах НП невелико. Повсеместно распространены мелкоклеточные виды рода *Aphanocapsa* Næg. (*A. holsatica* (Lemm.) Cronb. et Komarek и *A. incerta* (Lemm.) Cronb. et Komarek), но большинство найденных цианопрокариот (*Chroococcus minimus* (Keiss.) Lemm., *Cyanothece aeruginosa* (Næg.) Komarek, *Merismopedia tranquilla* (Ehr.) Trevisan, *Spirulina major* Kütz. ex Gomont, *Synechocystis aquatilis* Sauv.) встречаются единично [44]. Незначительная роль цианопрокариот характерна для таксономической структуры

фитопланктона горных рек Восточной Сибири [40], Алтае-Саянской горной области [28], верхнего течения Енисея [45], Салаирского кряжа [33] и Кузнецкого Алатау [32].

Золотистые водоросли в планктоне большинства рек и ручьев НП играют незначительную роль в формировании видового богатства (2,37% от общего числа ВВТ). В таксономическом спектре они заметны только на уровне классов (6–7-е место) и на уровне порядков, где делят последние места с диатомеями пор. *Stephanodiscales*. Наибольшего обилия достигают хризифиты рода *Kephyrion* (*K. francevii* Gusev, *K. ovum* Pasch., *K. rubri-claustri* Congr.), в некоторых ручьях они входят в число второстепенных доминантов, изредка встречается *Dinobryon sociale* Ehr. Золотистые водоросли являются преимущественно пресноводными, планктонными холодолюбивыми организмами, предпочитающими небольшие водоемы с температурой 12–17°C, близкой к нейтральной pH, низким и средним содержанием гуминовых веществ [46]. По мнению ряда исследователей, они играют значительную роль во флоре северных водоемов [47, 48].

Харовые водоросли в водных объектах НП представлены 2 видами из класса *Conjugatophyceae* (*Cosmarium undulatum* Corda ex Ralfs, *Closterium leibleinii* Kütz. ex Ralfs) и одним видом из класса *Zygnematophyceae* (*Spirogyra insignis* (Hass.) Kütz.). В таксономический спектр входят только представители конъюгат, занимающие на уровне классов предпоследнее место. Найдены харовые водоросли только в реках НП, в Мане – конъюгаты, в Базаихе – спирогира. Обилие этих видов незначительное, в число доминантов они не входят. Харовые водоросли заселяют преимущественно пресные водоемы разного типа, обычно это обитатели равнин, но нередко обильно населяют водоемы предгорий и гор. Все харовые водоросли предпочитают чистую спокойную воду, для многих из них необходимо повышенное содержание в воде извести, пределы pH воды для этих водорослей широкие (5,2–9,8) [49, 50].

Динофитовые водоросли – группа преимущественно одноклеточных планктонных форм водорослей, играющих важную роль в пресноводных экосистемах, но в речном планктоне динофиции обычно не достигают значительного видового богатства и развития. В планктоне рек и ручьев НП динофиции представлены одним видом *Peridinium cinctum* (O.F. M.) Ehr., найденным в реке Мане и относящимся к числу наиболее распространенных видов в водных объектах Западной и Восточной Сибири [40, 47, 48, 51].

Таким образом, видовой состав и таксономическая структура фитопланктона рек и ручьев НП имеют черты, типичные для горных водотоков.

Выделение и анализ комплекса доминирующих видов занимает ведущее место по значимости в исследованиях фитопланктона. Установлено, что структуру фитопланктоценозов, продуктивность и качество вод определяют именно те виды, которые входят в доминирующий комплекс водорослей фитопланктона [52, 53].

Доминирующий комплекс водорослей летнего фитопланктона рек и ручьев НП в 2021–2023 гг. весьма разнообразен, его формируют 22 ВВТ из

4 отделов, в том числе: Cyanoprokaryota – 3, Bacillariophyta – 6, Chlorophyta – 11, Chrysophyta – 2. К доминантам относится 8,70% от общего числа ВВТ, найденных в водных объектах НП, в их составе преобладают виды из отдела Chlorophyta, доля которых составляет 50% от общего числа доминантов. Сложная структура и значительное число ВВТ, входящих в доминирующий комплекс, характеризуют его как полидоминантный (табл. 3).

Состав и структура доминирующих комплексов водорослей из планктона по годам исследований существенно различаются. Весьма специфичен был состав доминирующего комплекса в 2021 г., для него характерны бедность видового состава (5 ВВТ) и отсутствие диатомовых водорослей. В планктоне большинства рек и ручьев летом этого года доминировали мелкоклеточные безгетероцистные цианопрокариоты рода *Aphanocapsa*, формирующие I и II категории (наиболее часто и часто встречающиеся) доминантов, а в ручьях в состав доминантов из III категории нечасто встречающихся видов входили зеленые и золотистые водоросли. Необходимо отметить, что доминирование в планктоне безгетероцистных цианопрокариот обычно прослеживается в условиях азотного лимитирования [54], а их массовое развитие свидетельствует об увеличении трофического статуса вод [55, 56].

В 2022 г. доминирующий комплекс водорослей существенно изменился, его состав расширился до 11 ВВТ, в том числе в него вошли 4 вида диатомей. Встречаемость цианопрокариот рода *Aphanocapsa* существенно снизилась, они вошли только во II и III категории доминантов и интенсивно развивались в реках Мане, Базаихе и в ручье Намурт. Заметно возросло в 2022 г. число доминантов из III категории, в их состав вошли мелкоклеточные хлорококковые водоросли рода *Monoraphidium* Kom.-Legn.

В 2023 г. в формировании состава доминантов продолжалась тенденция, наметившаяся в 2022 г. Снизилась роль цианопрокариот рода *Aphanocapsa*, перешедших в III категорию доминантов, и возросло значение случайно-планктонных видов диатомей, перешедших в I и II категории доминантов в реках Мана, Калтат и большинстве ручьев. По-прежнему разнообразен видовой состав доминантов из III категории, сюда вошли диатомовые, зеленые, золотистые водоросли и цианопрокариоты.

Межгодовые отличия в доминирующих комплексах водорослей из планктона – часто встречающееся явление, характерное для многих водных объектов, точную причину этих изменений установить весьма трудно, поскольку сукцессия видов в фитопланктоне зависит от множества абиотических и биотических факторов [57]. Следует отметить, что гидрологические и температурные условия в годы наших исследований в НП существенно не различались.

Высокая встречаемость ($pF = 70-100$) в доминирующем комплексе водорослей фитопланктона отмечалась только для диатомей *C. placentula* и *C. euglypta*. Максимальные показатели порядка и частоты доминирования характерны для цианопрокариоты *A. holsatica* ($DF = 68,72$, $Dt = 100$), второе и третье места по значимости этих показателей занимают *C. euglypta* ($DF = 59,09$, $Dt = 68,42$) и *M. circulare* ($DF = 31,82$, $Dt = 77,80$).

Таблица 3 [Table 3]

Доминирующий комплекс фитопланктона рек и ручьев

НП «Красноярские Столбы», 2021–2023 гг.

[The dominant phytoplankton complex of rivers and streams
of the NP Krasnoyarsk Pillars, 2021-2023]

Категория доминирования [Dominance category]	Доминант [Dominant]	Водный объект [Water body]	
		Реки [Rivers]	Ручьи [Streams]
2021 г.			
I	<i>Aphanocapsa holsatica</i>	М ₅ , БС, К	Р _{1, 2, 5, 6, 12, 14, 15}
II	<i>Aphanocapsa incerta</i>	К	Р _{3, 5, 6}
	<i>Actinastrum hantzschii</i> var. <i>hantzschii</i>	—	Р ₄
	<i>Hydrocytium acuminatum</i>	—	Р ₁₃
	<i>Kephyrion ovum</i>	—	Р _{4, 13}
2022 г.			
I	—	—	—
II	<i>Aphanocapsa holsatica</i>	М ₁₋₄ , Б ₂	—
	<i>Cocconeis placentula</i>	Б ₂ , БС	Р _{1, 4-6, 8}
III	<i>Actinastrum hantzschii</i> var. <i>subtile</i>	Б ₁	—
	<i>Aphanocapsa incerta</i>	М ₁	Р ₁₁
	<i>Cyanothece aeruginosa</i>	—	Р ₁
	<i>Melosira undulata</i>	К	—
	<i>Melosira varians</i>	К	—
	<i>Meridion circulare</i>	—	Р _{6, 11}
	<i>Monoraphidium griffithii</i>	Б ₁	—
	<i>Monoraphidium minutum</i>	—	Р ₇
	<i>Oocystis lacustris</i>	Б _{1, 2}	—
2023 г.			
I	<i>Cocconeis euglypta</i>	М ₁₋₄ , К	Р _{1-5, 8, 9, 11}
II	<i>Meridion circulare</i>	—	Р _{3-7, 11, 18}
III	<i>Aphanocapsa holsatica</i>	Б ₂ , БС	Р ₁₇
	<i>Aphanocapsa incerta</i>	Б _{1, 2}	Р ₁₇
	<i>Coenococcus planctonicus</i>	—	Р ₉
	<i>Kephyrion rubri-claustri</i>	—	Р ₁₀
	<i>Melosira varians</i>	—	Р ₂
	<i>Monoraphidium minutum</i>	—	Р _{5,10}
	<i>Monoraphidium contortum</i>	—	Р _{16,18}
	<i>Oocystis marssonii</i>	—	Р ₁
	<i>Planothidium lanceolatum</i>	—	Р ₄
	<i>Scenedesmus ellipticus</i>	М _{1, 2}	—
	<i>Scenedesmus obtusus</i> f. <i>disciformis</i>	М ₁	—

Примечание. Обозначения пунктов отбора проб те же, что на рисунке.

[Note. The designations of the sampling points are the same as in Figure].

Таблица 4 [Table 4]

Доминирующие виды фитопланктона рек и ручьев НП «Красноярские Столбы»
по шкале Любарского, 2021–2023 гг.
[The dominant phytoplankton species of rivers and streams NP Krasnoyarsk Pillars
according to the Lyubarsky scale, 2021–2023]

Группа доминантов [The dominant group]	2021	2022	2023
Абсолютный доминант [The absolute dominant]	<i>Aphanocapsa holsatica</i>	—	—
Доминант [Dominant]	—	<i>Cocconeis placentula</i>	<i>Cocconeis euglypta</i>
Субдоминант [Subdominant]	<i>Aphanocapsa incerta</i>	<i>Aphanocapsa holsatica</i>	<i>Meridion circulare</i>
Второстепенный вид [Secondary species]	<i>Actinastrum hantzschii</i> var. <i>hantzschii</i> <i>Hydrocytium acuminatum</i> <i>Kephyrion ovum</i>	<i>Actinastrum hantzschii</i> var. <i>subtile</i> <i>Aphanocapsa incerta</i> <i>Cyanothece aeruginosa</i> <i>Melosira varians</i> <i>Melosira undulata</i> <i>Meridion circulare</i> <i>Monoraphidium minutum</i> <i>Monoraphidium griffithii</i> <i>Oocystis lacustris</i>	<i>Aphanocapsa holsatica</i> <i>Aphanocapsa incerta</i> <i>Coenococcus planctonicus</i> <i>Kephyrion rubri-claustri</i> <i>Melosira varians</i> <i>Monoraphidium minutum</i> <i>Monoraphidium contortum</i> <i>Oocystis marssonii</i> <i>Planothidium lanceolatum</i> <i>Scenedesmus ellipticus</i> <i>Scenedesmus obtusus</i> f. <i>disciformis</i>

Анализ доминирующих видов водорослей фитопланктона, проведенный по шкале Е.Л. Любарского, подтвердил закономерности, установленные выше: полидоминантный характер доминирующего комплекса, существенные межгодовые различия в его составе и структуре, доминирование безгетероцистных мелкоклеточных цианопрокариот и случайно-планктонных видов диатомей, значительная доля хлорококковых водорослей, в том числе мелкоклеточных видов, среди второстепенных доминантов (табл. 4).

Установленные особенности доминирующего комплекса водорослей фитопланктона рек и ручьев НП свидетельствуют о наличии негативных процессов, развивающихся в водных экосистемах.

Заключение

Видовой состав водорослей из планктона рек и ручьев НП «Красноярские Столбы» богат и разнообразен, в нем найдено 253 видовых и внутри-

видовых таксона (BBT), включая номенклатурный тип вида, из 7 отделов водорослей: Cyanoprokaryota – 8, Chrysophyta – 6, Dinophyta – 1, Euglenophyta – 12, Bacillariophyta – 188, Chlorophyta – 35, Charophyta – 3. Основу видового богатства фитопланктона формируют диатомовые водоросли (74.3% общего числа BBT), в основном из группы случайно-планктонных форм, типичных обитателей бентоса и обрастаний, что обусловлено абиотическими факторами, характерными для горных водотоков НП.

Доминирующий комплекс водорослей летнего фитопланктона имеет сложную структуру и полидоминантный характер, в него входят 22 BBT из 4 отделов (Cyanoprokaryota, Bacillariophyta, Chlorophyta, Chrysophyta), среди которых преобладают Chlorophyta (50%). Состав и структура доминирующих комплексов водорослей по годам исследований существенно различаются. Наиболее значимую роль в составе доминантов играют безгетероцистные мелкоклеточные цианопрокариоты из рода *Aphanocapsa* и случайно-планктонные виды диатомей из родов *Cocconeis* и *Meridion*. Массовое развитие цианопрокариот свидетельствует о негативных процессах, наблюдаемых в экосистемах водных объектов НП, что, несомненно, связано с повышенным антропогенным воздействием на его территорию из-за высокой рекреационной нагрузки.

Сложившаяся ситуация требует дальнейшего биомониторинга водных объектов НП и оценки уровня рекреационной нагрузки на его территорию.

Список источников

1. Наблюдение процессов и явлений в природном комплексе заповедника «Столбы» и их изучение по программе «Летопись природы». Книга 77 (2019 г.). Красноярск, 2020. 244 с.
2. Валокитин И.М., Ананьева Т.А. Особенности рельефа и ландшафтной структуры государственного заповедника «Столбы» // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2017. № 11. С. 171–177.
3. Ангелова С.В. Влияние туризма на национальный парк «Красноярские Столбы» // Экология, окружающая среда и здоровье человека: XXI век: материалы региональной научной конференции школьников, студентов и молодых ученых. Красноярск : Красноярский государственный аграрный университет, 2024. С. 213–215.
4. Официальный сайт национального парка «Красноярские Столбы». URL: <https://kras-stolby.ru> (дата обращения: 30.03.2024)
5. Конвенция о биологическом разнообразии. ЮНЕП: Центр программной деятельности по праву окружающей среды и природоохранным механизмам. 59 с.
6. Михеева Т.М., Свирид А.А., Хурсевич Г.К., Лукьянова Е.В. Водоросли планктона водоемов и водотоков Национального парка «Припятский» / под ред. Т.М. Михеевой. Минск : Право и экономика, 2016. 325 с.
7. Абакумов В.А. Контроль качества вод по гидробиологическим показателям в системе гидрометеорологической службы СССР // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям: труды сов.-англ. семинара. Л. : Гидрометеоиздат, 1977. С. 93–100.
8. Skvortzow B.W. Diatoms from Yenisei River and its tributaries, middle part of Siberia, western Asia // Philippine Journal of Science. 1971. Vol. 98 (1). PP. 57–113.
9. Ануфриева Т.Н., Шулепина С.П., Коваленко Н.Е. Гидробиологический мониторинг рек Базаихи, Маны, Качи (бассейн Енисея) // Проблемы и перспективы использования водных биоресурсов Сибири в XXI веке: матер. Всерос. конф. с междунар.

- участием, посвящ. 100-летию Енисейской ихтиологической лаборатории. Красноярск, 2009. С. 240–243.
10. Эйхвальд К.А., Баженова О.П. Первые сведения о фитопланктоне некоторых водных объектов национального парка «Красноярские Столбы» // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2022. Т. 21, № 1. С. 200–204.
 11. Эйхвальд К.А., Баженова О.П. Трофический статус и качество воды рек и ручьев национального парка «Красноярские Столбы» // Экологические чтения-2022 : сборник научных трудов XIII нац. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Омск : Омский государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина, 2022. С. 415–421.
 12. Эйхвальд К.А., Баженова О.П. Весенний фитопланктон некоторых водных объектов национального парка «Красноярские Столбы» // Экология и управление природопользованием : сборник научных трудов VI Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Вып. 6. Томск : Литературное бюро, 2023. С. 109–111.
 13. Эйхвальд К.А., Баженова О.П. Дополнения к фитопланктону водных объектов национального парка «Красноярские Столбы» // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2023. Т. 22, № 1. С. 427–431.
 14. Эйхвальд К.А., Баженова О.П. Фитопланктон как показатель качества воды реки Мана национального парка «Красноярские Столбы» // Экологические чтения-2023 : сборник научных трудов XIV нац. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Омск : Омский государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина, 2023. С. 703–707.
 15. Балонов И.М. Подготовка водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов. М. : Наука, 1975. С. 87.
 16. Guiry M.D., Guiry G.M. algaebase. 2024. World-wide electronic publication, Galway: National University of Ireland. URL: <https://www.algaebase.org/> (Accessed March 2024).
 17. Корнева Л.Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги / под ред. А.И. Копылова. Кострома : Костромской печатный дом, 2015. 284 с.
 18. Гутельмахер Б.Л. Относительное значение отдельных видов водорослей в первичной продукции планктона // Гидробиол. журнал. 1974. Т. 10, № 1. С. 5–10.
 19. Баженова О.П. Исследование фотосинтетической активности водорослей Енисея методом автордиографии // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1988. Ч. 2. С. 80.
 20. Продукционно-гидробиологические исследования Енисея / под ред. А.Д. Приймаченко, Н.Г. Шевелевой, Т.Н. Покатиловой, И.Л. Пыриной, А.П. Белавской, О.П. Баженовой. Новосибирск : Наука, Сибирская издательская фирма, 1993. 197 с.
 21. Генкал С.И. Внутривидовая изменчивость пресноводных диатомовых водорослей класса *Centrophyceae* : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 43 с.
 22. Куликовский М.С. Систематика и распространение диатомовых водорослей (*Fragilariophyceae*, *Bacillariophyceae*) пресных вод России и сопредельных стран : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2016. 48 с.
 23. Трасс Х.Х. Геоботаника: история и современные тенденции развития. Л. : Наука, 1976. 252 с.
 24. Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. М. : Наука, 1982. 144 с.
 25. Кожова О.М. Формирование фитопланктона Братского водохранилища // Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. М. : Наука, 1970. С. 26–160.
 26. Горбулин О.С. Комплексы доминантных форм фитопланктона разнотипных водоемов // Альгология. 2012. Т. 22, № 3. С. 303–315.
 27. Любарский Е.Л. К методике экспресс-квалификации и сравнения описаний фитоценозов // Количественные методы анализа растительности. Уфа : БФАН СССР, 1974. С. 39–42.

28. Возженникова Т.Ф. Водоросли р. Катунь и ее притоков в районе курорта Чемал // Известия СО АН СССР. 1958. № 8. С. 114–125.
29. Музафаров А.М. Флора водорослей горных водоемов Средней Азии. Ташкент : Изд-во АН УЗССР, 1958. 379 с.
30. Коган Ш.И. Водоросли водоемов Туркменской ССР. Кн. 1. Ашхабад : Ылым, 1972. 250 с.
31. Коган Ш.И. Водоросли водоемов Туркменской ССР. Кн. 2. Ашхабад : Ылым, 1973. 210 с.
32. Сафонова Т.А. К флоре водорослей водоемов бассейна верхнего течения р. Кия (Кузнецкий Алатау) // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск : Наука, 1981. С. 4–16.
33. Сафонова Т.А. Флора Салаирского кряжа // Водоросли. Новосибирск : ЦСБС СО РАН, 1993. 61 с.
34. Чекрыжева Т.А. Видовой состав фитопланктона некоторых озер и рек Карелии : Препринт доклада на Ученом совете ИВПС КНЦ РАН. Петрозаводск, 1990. 39 с.
35. Potapova M. Epilithic algal communities in rivers of the Kolyma Mountains, NE Siberia, Russia // Nova Hedwigia. 1996. Vol. 63 (3–4). PP. 309–334.
36. Никулина Т.В. Таксономическая структура и эколого-географическая характеристика альгофлоры бассейна реки Раздольной (Приморье) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток : Дальнаука, 2005. Вып. 3. С. 221–236.
37. Комулайнен С.Ф., Чекрыжева Т.А., Вислянская И.Г. Альгофлора озер и рек Карелии. Таксономический состав и экология. Петрозаводск : Карельский науч. центр РАН, 2006. 81 с.
38. Митрофанова Е.Ю. Водоросли планктона горных водотоков (на примере водотоков бассейна Телецкого озера, Россия) // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: материалы II Всерос. конф. Сыктывкар : Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 2009. С. 104–107.
39. Науменко Ю.В. Фитопланктон реки Оби : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1996. 33 с.
40. Габышев В.А. Фитопланктон крупных рек Якутии и сопредельных территорий Восточной Сибири : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2015. 47 с.
41. Габышев В.А., Габышева О.И. Фитопланктон крупных рек Якутии и сопредельных территорий Восточной Сибири. Новосибирск : Изд. АНС «Сибак», 2018. 416 с.
42. Rosowski J.R. Photosynthetic Euglenoids // Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification. Elsevier Science, 2003. PP. 383–422.
43. Сафонова Т.А. Эвгленовые водоросли Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1987. 192 с.
44. Эйхвальд К.А., Баженова О.П. Первые сведения о цианопрокариотах водных объектов национального парка «Красноярские Столбы» // Цианопрокариоты/цианобактерии: систематика, экология, распространение, использование в биотехнологии: матер. V Междунар. науч. школы-конференции, посвящ. 150-летию со дня рождения выдающегося альголога А.А. Еленкина. М., 2023. С. 66–68.
45. Левадная Г.Д. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск : Наука, 1986. 286 с.
46. Волошко Л.Н. Золотистые водоросли водоемов севера России. Роды *Synuroopsis*, *Uroglena* и *Uroglenopsis* (Chromulinaceae) // Астраханский вестник экологического образования. 2017. № 2 (40). С. 109–120.
47. Бондаренко Н.А. Фитопланктон горных озер Восточной Сибири // Известия Самарского научного центра РАН. 2006. Т. 8, № 1. С. 176–190.
48. Щур Л.А. Современное состояние фитопланктона и микрофитобентоса северных водоемов Красноярского края // Известия Самарского научного центра РАН. 2006. Т. 8, № 1. С. 163–175.
49. Паламарь-Мордвинцева Г.М. Charophyta Крымского полуострова (Украина) // Альгология. 1998. Т. 8, № 1. С. 14–22.

50. Свириденко Т.В., Свириденко Б.Ф. Харовые водоросли (Charophyta) Западно-Сибирской равнины. Сургут : Печатный мир, 2017. 216 с.
51. Фитопланктон Омского Прииртышья / под ред. О.П. Баженовой, Н.Н. Барсуковой, И.Ю. Игошкиной, О.А. Коноваловой, Л.В. Коржовой, О.О. Кренц. Омск : Изд-во ФГБОУ ВО Омский ГАУ, 2019. 320 с.
52. Баженова О.П. Фитопланктон Верхнего и Среднего Иртыша в условиях зарегулированного стока. Омск : Изд-во ОмГАУ, 2005. 248 с.
53. Корнева Л.Г. Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2009. 47 с.
54. Zevenboom W., Mur L.R. N₂-fixing cyanobacteria: Why they do not become dominant in Dutch hypertrophic lakes // Hypertrophic ecosystems. Junk, den Haag / Ed. by Zn.J. Barica, L.R. Mur. 1980. PP. 123–130. doi: 10.1007/978- 94-009-9203-0_14
55. Korneva L.G., Glushchenko G.Y. Composition and seasonal succession of phytoplankton of Taganrog bay in the sea of Azov and the downstream reaches of the don river under a changing climate // Inland Water Biology. 2020. Vol. 13 (1). PP. 23–30. doi: 10.1134/S1995082920010071
56. Bazhenova O.P., Mikhailov V.V. Phytoplankton as an indicator of the modern ecological state of the Novosibirsk Reservoir // Inland water biology. 2021. Vol. 14 (6). PP. 670–678. doi: 10.1134/S1995082921050023
57. Михеева Т.М. Сукцессия видов в фитопланктоне: определяющие факторы. Минск : Изд-во БГУ им. В.И. Ленина, 1983. 72 с.

References

1. Nablyudenie protsessov i yavleniy v prirodnom komplekse zapovednika “Stolby” i ikh izuchenie po programme “Letopis' prirody” [Observation of processes and phenomena in the natural complex of the Stolby Nature Reserve and their study under the program “Chronicle of Nature”]. Book 77 (2019). Krasnoyarsk: Krasnoyarsk Publ.; 2020. 244 p. In Russian
2. Valokitin IM, Anan'eva TA. Osobennosti rel'efa i landshaftnoy struktury gosudarstvennogo zapovednika “Stolby” [Features of the relief and landscape structure of the State Nature Reserve “Stolby”]. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2017;11:171-177. In Russian
3. Angelova SV. Vliyaniye turizma na natsional'nyy park “Krasnoyarskie Stolby” [The impact of tourism on the National Park Krasnoyarsk Pillars]. In: *Ekologiya, okruzhayushchaya sreda i zdorov'e cheloveka: XXI vek*. Materialy region. nauch. konf. shkol'nikov, studentov i molodykh uchenykh [Ecology, environment and human health: XXI century. Proc. of the regional scientific conference of schoolchildren, students and young scientists]. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Agrarian University Publ.; 2024. pp. 213-215. In Russian
4. Ofitsial'nyy sayt natsional'nogo parka Krasnoyarskie stolby [The official website of the National Park Krasnoyarsk Pillars]. Available at: <https://kras-stolby.ru> (accessed 30.03.2024). In Russian
5. Konventsiya o biologicheskom raznoobrazii [Convention on Biological Diversity]. UNEP: Centre for Policy Activities on Environmental Law and Environmental Mechanisms. 59 p. In Russian
6. Algae of plankton of water bodies and watercourses of the National Park “Pripyatsky”. Mikheyeva TM, Svirid AA, Khursevich GK, Lukyanova EV, Mikheyeva TM, editors. Minsk: Pravo and Economica Publ.; 2016. 325 p.
7. Abakumov VA. Kontrol' kachestva vod po gidrobiologicheskim pokazatelyam v sisteme gidrometeorologicheskoy sluzhby SSSR [Water quality control according to hydrobiological indicators in the system of the Hydrometeorological Service of the USSR]. In: *Nauchnye osnovy kontrolya kachestva poverkhnostnykh vod po gidrobiologicheskim*

- pokazatelyam* [Scientific foundations of surface water quality control according to hydrobiological indicators: tr. council.]. Leningrad: Hydrometeoizdat Publ.; 1977. pp. 93-100. In Russian
8. Skvortzow BW. Diatoms from Yenisei River and its tributaries, middle part of Siberia, western Asia. *Philippine Journal of Science*. 1971;98(1);57-113.
 9. Anufrieva TN, Shulepina SP, Kovalenko NE. Hidrobiologicheskii monitoring rek Bazaihi, Many, Kachi (basseyne Eniseya) [Hydrobiological monitoring of the Bazaihi, Mana, Kachi rivers (Yenisei basin)]. In: *Problemy i perspektivy ispol'zovaniya vodnykh bioresursov Sibiri v XXI veke*. Mater. Vserossiys. konf. s mezhdunarod. uchastiem, posv. 100-letiyu Eniseyskoy ikhtiologicheskoy laboratorii [Problems and prospects of using aquatic biological resources of Siberia in the XXI century. Proc. of All-Russian Conf. with the international community, participation, dedicated to the 100th anniversary of the Yenisei Ichthyological Laboratory]. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk Publ.; 2009. pp. 240-243. In Russian
 10. Eichvald KA, Bazhenova OP. The first information about the phytoplankton of some water bodies of the Krasnoyarsk Pillars National Park. *Problems of botany in Southern Siberia and Mongolia*. 2022;21(1):200-204. doi: 10.14258/pbssm.2022042. In Russian
 11. Eichvald KA, Bazhenova OP. Troficheskiy status i kachestvo vody rek i ruch'ev natsional'nogo parka "Krasnoyarskie stolby" [Trophic status and water quality of rivers and streams of the Krasnoyarsk Pillars National Park]. In: *Ekologicheskie chteniya-2022*. Sbornik nauchnykh trudov XIII Nats. nauch.-prakt. konf. s mezhd. uchastiem [Ecological readings-2022. Collection of scientific papers of the XIII Nat. scientific and practical conf. from the international participation (Omsk, Russia June 9, 2022)]. Omsk: Omsk State Agrarian University Publ.; 2022. pp. 415-421. In Russian
 12. Eichvald KA, Bazhenova OP. Vesenniy fitoplankton nekotorykh vodnykh ob"ektov natsional'nogo parka "Krasnoyarskie stolby" [Spring phytoplankton of some water bodies of the Krasnoyarsk Pillars National Park]. In: *Ekologiya i upravlenie prirodopol'zovaniem*. Sbornik nauchnykh trudov VI Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhd. uchastiem. Vypusk 6 [Ecology and Environmental management. Collection of scientific papers of the VI All-Russian Scientific and Practical Conference with International participation (Tomsk, Russia, November 25, 2022)]. Issue 6. Tomsk: Literary Bureau Publ.; 2023. pp. 109-111. In Russian
 13. Eichvald KA, Bazhenova OP. Additions to the phytoplankton of the water bodies of the Krasnoyarsk Pillars National Park. *Problems of botany in Southern Siberia and Mongolia*. 2023;22(1):427-431. doi: 10.14258/pbssm.2023082. In Russian
 14. Eichvald KA, Bazhenova OP. Fitoplankton kak pokazatel' kachestva vody reki Mana natsional'nogo parka "Krasnoyarskie stolby" [Phytoplankton as an indicator of the water quality of the Mana River in the Krasnoyarsk Pillars National Park]. In: *Ekologicheskie chteniya-2023*. Sbornik nauchnykh trudov XIV Nats. nauch.-prakt. konf. s mezhd. uchastiem [Ecological readings-2023. Collection of scientific papers of the XIV Nat. scientific and practical conf. from the international participation (Omsk, Russia, June 5, 2023)]. Omsk: Omsk State Agrarian University Publ.; 2023. pp. 703-707. In Russian
 15. Balonov IM. Podgotovka vodorosley k elektronnoy mikroskopii [Preparation of algae for electron microscopy]. In: *Methods of studying biogeocenoses*. Moscow: Nauka; 1975. P. 87. In Russian
 16. Guiry MD, Guiry GM. AlgaeBase. 2024. World-wide electronic publication. Galway: National University of Ireland. URL: <https://www.algaebase.org/> (accessed 05.03.2024).
 17. Korneva LG. Fitoplankton vodokhranilish basseyna Volgi [Phytoplankton of Volga River basin reservoirs]. Kopylov AI, editor. Kostroma: Kostromskoy Pechatnyy Dom Publ.; 2015. 284 p. In Russian
 18. Gutelmakher BL. Otnositel'noe znachenie otidel'nykh vidov vodorosley v pervichnoy produktsii planktona [The relative importance of individual algae species in primary plankton production]. *Hydrobiological Journal*. 1974;10(1):5-10. In Russian

19. Bazhenova OP. Issledovanie fotosinteticheskoy aktivnosti vodorosley Eniseya metodom avtoradiografii [Investigation of photosynthetic activity of Yenisei algae by autoradiography]. In: *Environmental problems of the Baikal region*. Part 2. Irkutsk; 1988. P. 80. In Russian
20. Produktсионно-гидробиологические исследования Енисея [Production and hydrobiological studies of the Yenisei]. Priymachenko AD, Sheveleva NG, Pokatilova TN, Pyrina IL, Belavskaya AP, Bazhenova OP, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Publ. Comp.; 1993. 197 p. In Russian
21. Genkal SI. *Vnutrividovaya izmenchivost' presnovodnykh diatomovykh vodorosley klassa Centrophyceae* [Intraspecific variability of freshwater diatoms of the class Centrophyceae] [DrSci. Dissertation Abstract, Ecology]. Saint Petersburg: Saint Petersburg State University Publ.; 1993. 43 p. In Russian
22. Kulikovskiy MS. *Sistematika i rasprostranenie diatomovykh vodorosley (Fragilariophyceae, Bacillariophyceae) presnykh vod Rossii i sopredel'nykh stran* [Systematics and distribution of diatoms (Fragilariophyceae, Bacillariophyceae) in fresh waters of Russia and neighboring countries] [DrSci. Dissertation Abstract, Ecology]. Moscow: MV Lomonosov Moscow State University Publ.; 2016. 48 p. In Russian
23. Trass KhKh. Geobotanika: istoriya i sovremennyye tendentsii razvitiya [Geobotany: history and current development trends]. Leningrad: Nauka; 1976. 252 p. In Russian
24. Reymers NF, Yablokov AV. Slovar' terminov i ponyatiy, svyazannykh s okhranoy zhivoy prirody [Dictionary of terms and concepts related to the protection of wildlife]. Moscow: Nauka; 1982. 144 p. In Russian
25. Kozhova OM. Formirovanie fitoplanktona Bratskogo vodokhranilishcha [Formation of phytoplankton of the Bratsk reservoir]. In: *Formation of Natural Conditions and Life of the Bratsk Reservoir*. Moscow: Nauka; 1970. pp. 26-160. In Russian
26. Gorbulin OS. Kompleksy dominantnykh form fitoplanktona raznotipnykh vodoemov [Complexes of dominant forms of phytoplankton of different types of reservoirs]. *Algologiya*. 2012;3:303. In Russian
27. Lyubarskiy EL. K metodike ekspress-kvalifikatsii i sravneniya opisaniy fitotsenozov [On the methodology of express qualification and comparison of descriptions of phytocenoses]. *Quantitative methods of vegetation analysis*. Ufa: BFAN of the USSR Publ.; 1974. pp. 39-42. In Russian
28. Vozzhennikova TF. Vodorosli r. Katun' i ee pritokov v rayone kurorta Chermal [Algae of the Katun river and its tributaries in the Chermal resort area]. *Izvestiya SO AN SSSR*. 1958;8:114-125. In Russian
29. Muzafarov AM. Flora vodorosley gornyykh vodoemov Sredney Azii [Flora of algae of mountain reservoirs of Central Asia]. Tashkent: Academy of Sciences of the Uzbek SSR Publ.; 1958. 379 p. In Russian
30. Kogan ShI. Vodorosli vodoemov Turkmenskoy SSR [Algae of reservoirs of the Turkmen SSR]. Vol. 1. Ashgabat: Ylym Publ.; 1972. 250 p. In Russian
31. Kogan ShI. Vodorosli vodoemov Turkmenskoy SSR [Algae of reservoirs of the Turkmen SSR]. Vol. 2. Ashgabat: Ylym Publ.; 1973. 210 p. In Russian
32. Safonova TA. K flore vodorosley vodoemov basseyna verkhnego techeniya r. Kiya (Kuznetskiy Alatau) [To the algae flora of the reservoirs of the upper reaches of the Kiya River basin (Kuznetsky Alatau)]. In: *New data on the phytogeography of Siberia*. Novosibirsk: Nauka; 1981. pp. 4-16. In Russian
33. Safonova TA. Flora Salairskogo kryazha [Flora of the Salair ridge]. In: *Vodorosli*. Novosibirsk: Central Siberian Botanical Garden SB RAS Publ.; 1993. 61 p. In Russian
34. Chekryzheva TA. Vidovoy sostav fitoplanktona nekotorykh ozer i rek Karelii [The species composition of phytoplankton in some lakes and rivers of Karelia]. Preprint of the report at the Scientific Council of the IVPS of the KSC RAS. Petrozavodsk: Petrozavodsk Publ.; 1990. 39 p. In Russian
35. Potapova M. Epilithic algal communities in rivers of the Kolyma Mountains, NE Siberia, Russia. *Nova Hedwigia*. 1996;63(3-4):309-334.

36. Nikulina TV. Taksonomicheskaya struktura i ekologo-geograficheskaya kharakteristika al'goflory basseyna reki Razdol'noy (Primor'e) [Taxonomic structure and ecological and geographical characteristics of algaeflora of the Razdolnaya River basin (Primorye)]. In: *Readings in memory of V.Ya. Levanidov*. Vol. 3. Vladivostok: Dal'nauka Publ.; 2003. pp. 221-236. In Russian
37. Komulaynen SF, Chekryzheva TA, Vislyanskaya IG. Al'goflora ozer i rek Karelii. Taksonomicheskii sostav i ekologiya [Algaeflora of lakes and rivers of Karelia. Taxonomic composition and ecology]. Petrozavodsk: Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2006. 81 p. In Russian
38. Mitrofanova EYu. Vodorosli planktona gornyykh vodotokov (na primere vodotokov basseyna Teletskogo ozera, Rossiya) [Algae of the plankton of mountain watercourses (using the example of the watercourses of the Teletskoye Lake basin, Russia)]. In: *Vodorosli: problemy taksonomii, ekologii i ispol'zovanie v monitoring*. Mater. II Vseross. konf. [Algae: problems of taxonomy, ecology and use in monitoring. Proc. of II All-Russian Conference]. Syktyvkar: Institute of Biology of Komi National Research Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2009. pp. 104-107. In Russian
39. Naumenko YuV. *Fitoplankton reki Obi* [Phytoplankton of the Ob River] [DrSci. Dissertation Abstract, Ecology]. Novosibirsk: Central Siberian Botanical Garden SB RAS Publ.; 1996. 33 p. In Russian
40. Gabyshev VA. *Fitoplankton krupnykh rek Yakutii i sopredel'nykh territoriy Vostochnoy Sibiri* [Phytoplankton of large rivers of Yakutia and adjacent territories of Eastern Siberia] [DrSci. Dissertation Abstract, Ecology]. Moscow: MV Lomonosov Moscow State University Publ.; 2015. 47 p. In Russian
41. Gabyshev VA, Gabysheva OI. Phytoplankton of the largest rivers of Yakutia and adjacent territories of Eastern Siberia. Novosibirsk: SibAk Publ.; 2018. 416 p. In Russian
42. Rosowski JR. Photosynthetic Euglenoids. In: *Freshwater algae of North America: ecology and classification*. Elsevier Science; 2003. pp. 383-422.
43. Safonova TA. Evglenovye vodorosli Zapadnoy Sibiri [Euglenic algae of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka Publ.; 1987. 192 p. In Russian
44. Eichvald KA, Bazhenova OP. Pervye svedeniya o tsianoprokariotakh vodnykh ob'ektov natsional'nogo parka "Krasnoyarskie stolby" [The first information about cyanoprokaryotes of water bodies of the Krasnoyarsk Pillars National Park]. In: *Tsianoprokarioty/tsianobakterii: sistematika, ekologiya, rasprostraneniye, ispol'zovanie v biotekhnologii*. Mater. V Mezhd. nauch. shkoly-konferentsii, posv. 150-letiyu so dnya rozhdeniya vydayushchegosya al'gologa A.A. Elenkina [Cyanoprokaryotes/cyanobacteria: systematics, ecology, distribution, use in biotechnology. Proc. of the V International Scientific schools-conferences dedicated to the 150th anniversary of the birth of the outstanding algologist A.A. Elenkin (Moscow, Russia, June 13-16, 2023)]. Moscow: Moscow Publ.; 2023. pp. 66-68. In Russian
45. Levadnaya GD. Mikrofitobentos reki Enisey [Microphytobenthos of the River Yenisei]. Novosibirsk: Nauka; 1986. 286 p. In Russian
46. Voloshko LN. Zolotistye vodorosli vodoemov severa Rossii. Rody Synuropsis, Uroglena i Uroglenopsis (Chromulinaceae) [Golden algae of reservoirs in the north of Russia. The genera Synuropsis, Uroglena and Uroglenopsis (Chromulinaceae)]. *Astrakhan Bulletin of Ecological Education*. 2017;2(40):109-120. In Russian
47. Bondarenko NA. Fitoplankton gornyykh ozer Vostochnoy Sibiri [Phytoplankton of mountain lakes in Eastern Siberia]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. 2006;8(1):176-190. In Russian
48. Shchur LA. Sovremennoe sostoyaniye fitoplanktona i mikrofitobentosa severnykh vodoemov Krasnoyarskogo kraya [The current state of phytoplankton and microphytobenthos in the northern reservoirs of the Krasnoyarsk Territory]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. 2006;8(1):163-175. In Russian

49. Palamar-Mordvintseva GM. Charophyta Krymskogo poluostrova (Ukraina) [Charophyta of the Crimean Peninsula (Ukraine)]. *Algologiya*. 1998;8(1):14-22. In Russian
50. Sviridenko TV, Sviridenko BF. Kharovye vodorosli (Charophyta) Zapadno-Sibirskoy ravniny [Charophyta algae The West Siberian Plain]. Surgut: Print World Publ.; 2017. 216 p. In Russian
51. Fitoplankton Omskogo Priirtysh'ya [Phytoplankton of the Omsk Irtysh region]. Bazhenova OP, Barsukova NN, Igoshkina IYu, Konovalova OA, Korzhova LV, Krents OO, Bazhenova OP, editors. Omsk: Omsk State Agrarian University Publ.; 2019. 320 p. In Russian
52. Bazhenova OP. Fitoplankton Verkhnego i Srednego Irtysha v usloviyakh zaregulirovannogo stoka: monografiya [Phytoplankton of the Upper and Middle Irtysh under conditions of a regulated flow: A monograph]. Omsk: Omsk State Agrarian University Publ.; 2005. 248 p. In Russian
53. Korneva LG. *Formirovanie fitoplanktona vodoemov basseyna Volgi pod vliyaniem prirodnykh i antropogennykh faktorov* [Formation of phytoplankton of reservoirs of the Volga basin under the influence of natural and anthropogenic factors] [DrSci. Dissertation Abstract, Ecology]. Saint Petersburg: Institute of Lake Science of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2009. 47 p. In Russian
54. Zevenboom W, Mur LR. N2-fixing cyanobacteria: Why they do not become dominant in Dutch hypertrophic lakes. In: *Hypertrophic ecosystems, Junk, den Haag*. Barica ZnJ, Mur LR, editors. 1980. pp. 123-130. doi: 10.1007/978-94-009-9203-0_14
55. Korneva LG, Glushchenko GY. Composition and seasonal succession of phytoplankton of Taganrog Bay in the Sea of Azov and the downstream reaches of the Don River under a changing climate. *Inland Water Biology*. 2020;13(1):23-30. doi: 10.1134/S1995082920010071
56. Bazhenova OP, Mikhailov VV. Phytoplankton as an Indicator of the Modern Ecological State of the Novosibirsk Reservoir. *Inland Water Biology*. 2021;14(6):670-678. doi: 10.1134/S1995082921050023
57. Mikheeva TM. Suktsessiya vidov v fitoplanktone: opredelyayushchie faktory [Succession of species in phytoplankton: determining factors]. Minsk: Belarusian State University named after V.I. Lenin Publ.; 1983. 72 p. In Russian

Информация об авторах:

Баженова Ольга Прокопьевна, д-р биол. наук, профессор кафедры экологии, природопользования и биологии, Омский государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина (Омск, Россия).

ORCID 0000-0003-2406-4319.

E-mail: olga52@bk.ru

Эйхвальд Ксения Александровна, аспирант кафедры экологии, природопользования и биологии, Омский государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина (Омск, Россия).

ORCID: 0009-0003-1246-8698.

E-mail: ka.eykhvald@omgau.org

Генкал Сергей Иванович, д-р биол. наук, г.н.с. лаборатории систематики и географии водных растений, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (Борок, Россия).

ORCID: 0000-0001-6475-4029.

E-mail: genkal47@mail.ru

Тропина Елена Федотовна, в.н.с. научного отдела, национальный парк «Красноярские Столбы» (Красноярск, Россия).

ORCID: 0000-0002-6506-5476.

E-mail: nau-stolby@yandex.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Olga P. Bazhenova, Professor, Dr. Sci. (Biol.), Department of ecology, nature management and biology, Omsk State Agrarian University named after P.A. Stolypin (Omsk, Russian Federation).

ORCID: 0000-0003-2406-4319.

E-mail: olga52@bk.ru

Ksenia A. Eichwald, post-graduate student of the Department of ecology, nature management and biology, Omsk State Agrarian University named after P.A. Stolypin (Omsk, Russian Federation).

ORCID: 0009-0003-1246-8698.

E-mail: ka.eykhvald@omgau.org

Sergey I. Genkal, Dr. Sci. (Biol.), chief researcher at the Laboratory of systematics and geography of aquatic plants, I.D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences (Borok, Russian Federation).

ORCID: 0000-0001-6475-4029.

E-mail: genkal47@mail.ru

Elena F. Tropina, leading researcher, Department scientific, Krasnoyarsk Pillars National Park (Krasnoyarsk, Russian Federation).

ORCID: 0000-0002-6506-5476.

E-mail: nau-stolby@yandex.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 03.04.2024;
одобрена после рецензирования 12.09.2024; принята к публикации 19.05.2025*

*The article was submitted 03.04.2024;
approved after reviewing 12.09.2024; accepted for publication 19.05.2025*