

ISSN 1994-5655

6 (64) • 2023



ИЗВЕСТИЯ

КОМИ НАУЧНОГО ЦЕНТРА
УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

www.izvestia.komisc.ru

Серия
«Экспериментальная биология
и экология»



Научный журнал
Основан в 2010 г.
Выходит восемь раз в год

Учредитель
Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«Коми научный центр УрО РАН»

ИЗВЕСТИЯ

КОМИ НАУЧНОГО ЦЕНТРА
УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 6 (64)

Серия «ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ»

2023

Главный редактор – акад. РАН А. М. Асхабов

Зам. главного редактора – чл.-корр. РАН С. В. Дёгтева

Зам. главного редактора – чл.-корр. РАН В. Н. Лажнецев

Ответственный секретарь – к.и.н. Д. В. Милохин

Редакционный совет:

акад. РАН В. В. Алексеев, акад. РАН А. А. Барях, акад. РАН В. И. Бердышев, д.м.н. Е. Р. Бойко, чл.-корр. РАН И. Н. Болотов, акад. РАН В. Н. Большаков, Ph.D. (Econ.) К. Борисова-Маринова (Болгария), д.ф.-м.н. Т. М. Бречко (Польша), к.г.-м.н. И. Н. Бурцев, акад. РАН А. Д. Гвишиани, д.ф.-м.н. Н. А. Громов, д.и.н. И. Л. Жеребцов, д.б.н. В. Г. Зайнуллин, чл.-корр. РАН В. А. Ильин, акад. РАН С. В. Кривовичев, И. В. Курляк, акад. РАН А. В. Кучин, чл.-корр. РАН Ю. Б. Марин, акад. РАН В. П. Матвеевко, д.и.н. В. И. Меньковский (Беларусь), акад. РАН Г. А. Месяц, чл.-корр. РАН А. А. Москалев, д.э.н. Л. А. Попова, чл.-корр. РАН В. Н. Пучков, д.г.-м.н. А. М. Пыстин, чл.-корр. РАН И. М. Рощевская, акад. РАН М. П. Рощевский, д.х.н. С. А. Рубцова, д.и.н. Э. А. Савельева, д.и.н. Т. С. Садыков (Казахстан), чл.-корр. РАН А. Ф. Титов, д.б.н. С. Н. Харин, к.б.н. И. Ф. Чадин, акад. РАН В. Н. Чарушин, д.т.н. Ю. Я. Чукарев, д.б.н. Е. В. Шамрикова, акад. РАН В. С. Шацкий, д.э.н. А. Г. Шеломенцев, к.э.н. А. А. Юдин

Редакционная коллегия серии «Экспериментальная биология и экология»:

чл.-корр. РАН А. А. Москалев (ответственный редактор серии),
к.б.н. Е. А. Юшкова (ответственный секретарь серии),
вед. инж. Л. Я. Огородовая (технический секретарь серии),
чл.-корр. РАН В. Н. Анисимов, чл.-корр. РАН И. Н. Болотов, д.б.н. М. Ф. Борисенков,
д.б.н. С. А. Гераскин, д.м.н. А. Н. Гребенюк, д.б.н. А. В. Грибанов, д.б.н. Т. К. Головки,
д.б.н. О. В. Ермакова, д.б.н. В. Г. Зайнуллин, д.б.н. Н. Г. Колосова, д.б.н. А. Г. Кудяшева,
д.б.н. Ф. В. Минабаева, д.б.н. Л. В. Морозова, д.б.н. А. Н. Осипов, д.б.н. Е. Г. Пасюкова,
д.б.н. В. Н. Позолотина, д.б.н. В. Н. Попов, д.б.н. С. В. Попов, д.б.н. Е. А. Пряхин,
д.б.н. А. В. Рубанович, д.б.н. Л. В. Соколова, д.т.н. Д. А. Субетто, д.б.н. А. В. Трапезников,
д.б.н. Р. Г. Фархутдинов, д.б.н. Б. Ю. Филиппов, д.б.н. Е. К. Хлесткина, д.б.н. Л. С. Щеголева

Адрес редакции:

167982, ГСП-2, Республика Коми, г. Сыктывкар,
ул. Коммунистическая, д. 24
ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, каб. 317, 318.
Тел. (8212) 24-47-79
E-mail: journal@frc.komisc.ru
www.izvestia.komisc.ru

ISSN 1994-5655

Зарегистрирован Федеральной службой по надзору
за соблюдением законодательства в сфере массовых
коммуникаций и охране культурного наследия.

Свид. о регистрации средств массовой информации
ПИ № ФС 77- 26969 от 11 января 2007 г.

Подписной индекс в каталоге «Почта России» 52047

Журнал включен в перечень рецензируемых научных изданий ВАК

© Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«Коми научный центр УрО РАН», 2023

Science Journal

Founded in 2010

Published 8 times a year

Established by

Federal State Budgetary

Institution of Science

Federal Research Centre

«Komi Science Centre, Ural Branch, RAS»

PROCEEDINGS

OF THE KOMI SCIENCE CENTRE
URAL BRANCH
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

№ 6 (64)

«EXPERIMENTAL BIOLOGY AND ECOLOGY» series

2023

Editor-in-chief – RAS acad. A. M. Askhabov

Deputy editor-in-chief – RAS corresp. member S. V. Degteva

Deputy editor-in-chief – RAS corresp. member V. N. Lazhentsev

Executive secretary – Cand. Sci. (Hist.) D. V. Milokhin

Editorial Council:

RAS acad. V. V. Alekseev, RAS corresp. member A. A. Baryakh, RAS acad. V. I. Berdyshev, Dr. Sci. (Med.) E. R. Bojko, RAS corresp. member I. N. Bolotov, RAS acad. V. N. Bolshakov, Ph.D. (Econ.) K. Borisova-Marinova (Bulgaria), Dr. Sci. (Phys.-Math.) T. M. Brechko (Poland), Cand. Sci. (Geol.-Mineral.) I. N. Burtsev, RAS acad. A. D. Gvishiani, Dr. Sci. (Phys.-Math.) N. A. Gromov, Dr. Sci. (Hist.) I. L. Zherebtsov, Dr. Sci. (Biol.) V. G. Zainullin, RAS corresp. member V. A. Ilyin, RAS acad. S. V. Krivovichev, I. V. Kurlyak, RAS acad. A. V. Kuchin, RAS corresp. member Yu. B. Marin, RAS acad. V. P. Matveenko, Dr. Sci. (Hist.) V. I. Men'kovsky (Belarus), RAS acad. G. A. Mesyats, RAS corresp. member A. A. Moskalev, Dr. Sci. (Econ.) L. A. Popova, RAS corresp. member V. N. Puchkov, Dr. Sci. (Geol.-Mineral.) A. M. Pystin, RAS corresp. member I. M. Roshchevskaya, RAS acad. M. P. Roshchevsky, Dr. Sci. (Chem.) S. A. Rubtsova, Dr. Sci. (Hist.) E. A. Savelyeva, Dr. Sci. (Hist.) T. S. Sadykov (Kazakhstan), RAS corresp. member A. F. Titov, Dr. Sci. (Biol.) S. N. Kharin, Cand. Sci. (Biol.) I. F. Chadin, RAS acad. V. N. Charushin, Dr. Sci. (Tech.) Yu. Ya. Chukreev, Dr. Sci. (Biol.) E. V. Shamrikova, RAS acad. V. S. Shatsky, Dr. Sci. (Econ.) A. G. Shelomentsev, Cand. Sci. (Econ.) A. A. Yudin

Editorial Board of the series «Experimental Biology and Ecology»:

RAS corresp. member A. A. Moskalev (Executive editor),
Cand. Sci. (Biol.) E. A. Yushkova (Executive secretary),
Leading engineer L. Ya. Oгородovaya (Technical secretary of the series),
RAS corresp. member V. N. Anisimov, RAS corresp. member I. N. Bolotov,
Dr. Sci. (Biol.) M. F. Borisenkov, Dr. Sci. (Biol.) S. A. Geraskin, Dr. Sci. (Med.) A. N. Grebenyuk,
Dr. Sci. (Biol.) A. V. Griбанov, Dr. Sci. (Biol.) T. K. Golovko, Dr. Sci. (Biol.) O. V. Ermakova,
Dr. Sci. (Biol.) V. G. Zainullin, Dr. Sci. (Biol.) N. G. Kolosova, Dr. Sci. (Biol.) A. G. Kudyasheva,
Dr. Sci. (Biol.) F. V. Minibaeva, Dr. Sci. (Biol.) L. V. Morozova, Dr. Sci. (Biol.) A. N. Osipov,
Dr. Sci. (Biol.) E. G. Pasyukova, Dr. Sci. (Biol.) V. N. Pozolotina, Dr. Sci. (Biol.) V. N. Popov,
Dr. Sci. (Biol.) S. V. Popov, Dr. Sci. (Biol.) E. A. Pryakhin, Dr. Sci. (Biol.) A. V. Rubanovich,
Dr. Sci. (Biol.) L. V. Sokolova, Dr. Sci. (Tech.) D. A. Subetto, Dr. Sci. (Biol.) A. V. Trapeznikov,
Dr. Sci. (Biol.) R. G. Farkhutdinov, Dr. Sci. (Biol.) B. Yu. Filippov,
Dr. Sci. (Biol.) E. K. Khlestkina, Dr. Sci. (Biol.) L. S. Shchegoleva

Editorial Office:

Office 317, 318 Komi Science Centre, Ural Branch, RAS
24, Kommunisticheskaya st., GSP-2,
Syktyvkar 167982, Komi Republic
Tel. +7 8212 244779
E-mail: journal@frc.komisc.ru
www.izvestia.komisc.ru

ISSN 1994-5655

Registered by the Russian Federal Surveillance Service
for Compliance with the Law in Mass Communications
and Cultural Heritage Protection.

The certificate of mass media registration -
ПИ № ФС 77-26969 dated 11 January, 2007

The "Russian Post" catalogue subscription index 52047

*The journal is included in the list of peer-reviewed scientific
publications of the Higher Attestation Commission
of the Russian Federation*

© Federal State Budgetary Institution
of Science Federal Research Centre
"Komi Science Centre, Ural Branch, RAS", 2023

СОДЕРЖАНИЕ

Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова Биотехнология очистки щебеночного балласта и получения биодизеля.....	5
А. Г. Татаринев, О. И. Кулакова Долготная дифференциация гипоарктической фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionoidea).....	14
Д. В. Тарабукин, Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова, М. Ю. Макарова Разработка новой формы нефтеокисляющих препаратов в виде агломератов клеток смешанных культур микроорганизмов, стабилизированных полиэлектролитами и солями жирных кислот.....	21
М. А. Студёнова, И. И. Студёнов, А. Г. Завиша Зообентос притоков верхнего течения реки Северной Двины.....	25
М. А. Студёнова, И. И. Студёнов, А. Г. Завиша Зообентос нижнего течения реки Вычегды и ее притоков.....	31
В. И. Пономарёв Структура рыбного населения бассейна реки Море-Ю (бассейн Хайпудырской губы Баренцева моря).....	37
Л. М. Морозова, М. Г. Головатин Флористическое разнообразие поймы Нижней Оби в Ямало-Ненецком автономном округе.....	47
С. В. Дёгтева, Г. В. Железнова Очерк растительности окрестностей Окуневых озёр (Приполярный Урал, национальный парк «Югыд ва»).....	62
А. Г. Васильев, И. А. Васильева, В. И. Стариченко Экспериментальная оценка морфогенетических эффектов несбалансированной материнской диеты у потомства мышей линий BALB/c, CBA И BC/1PAE.....	73
Н. В. Земская, Н. Р. Пакшина, Е. Ю. Платонова, М. В. Шапошников, А. А. Москалев Исследование нейропротекторных свойств экстракта черноплодной рябины (<i>*Sorbaronia mitschurinii</i>) у линии <i>Drosophila melanogaster</i> , моделирующей болезнь Альцгеймера.....	86
Н. С. Уляшева, Е. Н. Прошкина, М. В. Шапошников, А. А. Москалев Исследование геропротекторных и радиопротекторных эффектов берберина и трихостатина А на модели <i>Drosophila melanogaster</i>	94
Н. Р. Пакшина, Д. В. Яковлева, Н. С. Уляшева, Е. Н. Прошкина, А. А. Москалев Роль генов семейства <i>Argonaute</i> в эффектах активатора РНК-интерференции эноксацина на продолжительность жизни <i>Drosophila melanogaster</i>	103
События	
С. В. Дёгтева, Е. Н. Патова, Е. Е. Кулюгина IV Всероссийская научная конференция «Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера : инвентаризация, мониторинг, охрана» (г. Сыктывкар, 5-9 июня 2023 г.).....	115
Сообщения	
А. В. Козловская, Т. К. Головки, Е. Р. Бойко Памяти Владимира Александровича Головки (1947–2022).....	121

CONTENTS

T. N. Shchemelinina, E. M. Anchugova The biotechnology of railroad crashed stone ballast remediation with simultaneous producing of fatty acids suitable as biodiesel precursors.....	5
A. G. Tatarinov, O. I. Kulakova Longitude differentiation of the hypoarctic butterfly fauna (Lepidoptera, Papilionoidea).....	14
D. V. Tarabukin, T. N. Shchemelinina, E. M. Anchugova, M. Yu. Markarova Modeling a new form of oil-oxidizing preparations in the form of cell agglomerates of mixed cultures of microorganisms stabilized by polyelectrolytes and salts of higher fatty acids	21
M. A. Studenova, I. I. Studenov, A. G. Zavisha Zoobenthos in the tributaries of the Northern Dvina River upper part.....	25
M. A. Studenova, I. I. Studenov, A. G. Zavisha Zoobenthos of the lower part of the Vychegda River and its tributaries	31
V. I. Ponomarev The structure of ichthyofauna in the More-Yu River basin (the Khaipudyrskaya Bay basin, the Barents Sea)	37
L. M. Morozova, M. G. Golovatin Floristic diversity of the Lower Ob River floodplain in the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug.....	47
S. V. Degteva, G. V. Zheleznova Vegetation in the vicinity of the Okunevye Lakes (the Subpolar Urals, the Yugyd Va National Park)	62
A. G. Vasil'ev, I. A. Vasil'eva, V. I. Starichenko Experimental evaluation of morphogenetic effects of unbalanced maternal diet on the offspring of BALB/c, CBA and BC/IPAE lines of mice.....	73
N. V. Zemskaya, N. R. Pakshina, E. Yu. Platonova, M. V. Shaposhnikov, A. A. Moskalev Exploring the neuroprotective effects of chokeberry (<i>Sorbaronia mitschurinii</i>) extract on <i>Drosophila melanogaster</i> model of Alzheimer's disease	86
N. S. Ulyasheva, E. N. Proshkina, M. V. Shaposhnikov, A. A. Moskalev Investigation of geroprotective and radioprotective effects of berberine and trichostatin A on the model of <i>Drosophila melanogaster</i>	94
N. R. Pakshina, D. V. Yakovleva, N. S. Ulyasheva, E. N. Proshkina, A. A. Moskalev The role of genes of the <i>Argonaute</i> family in the effects of the RNA interference activator enoxacin on the lifespan of <i>Drosophila melanogaster</i>	103
Events	
S. V. Degteva, E. N. Patova, E. E. Kulugina IV All-Russian Scientific Conference "Biodiversity of Ecosystems of the Far North : Inventory, Monitoring, Protection" (Syktyvkar, June 5-9, 2023)	115
Reports	
A. V. Kozlovskaya, T. K. Golovko, E. R. Bojko To the memory of Vladimir Alexandrovich Golovko (1947–2022).....	121

Биотехнология очистки щебеночного балласта и получения биодизеля

Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова

Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар
tatyanakomi@mail.ru

Аннотация

Разработана биотехнология очистки щебеночного балласта и получения прекурсора биодизеля с применением альгобактериально-дрожжевого консорциума и биогеосорбента на его основе.

Эффективность очистки щебеночного балласта с помощью биологических добавок при интенсивном перемешивании от 15 мин до 72 ч составила 97–98 %. Эффективная очистка щебня от нефтепродуктов в роторе в многократном использовании суспензии происходила на протяжении пяти циклов. Биодеструкция осажденных нефтепродуктов до уровня допустимого остаточного содержания нефти в почве осуществлялась в течение 90 сут после внесения осадка в почву.

Жирные кислоты суспензии альгобактериально-дрожжевого консорциума характеризуются низким значением степени ненасыщенности, что свидетельствует о высокой устойчивости получаемого биодизеля к окислению. Цетановое и йодное числа, а также физико-химические характеристики полученных прекурсоров независимо от времени экспозиции соответствуют требованиям европейского стандарта EN 14214 и межгосударственным стандартам ГОСТ 33131–2014.

Ключевые слова:

щебеночный балласт, нефтепродукты, загрязнение, консорциум, биогеосорбент, суспензия, очистка, биодизель

Введение

Щебеночный балласт, получаемый из прочных магматических пород, является лучшим из современных балластных материалов, применяемых для железнодорожных (далее – ж/д) путей благодаря долговечности, высокой сопротивляемости осадкам шпал и их смещениям в горизонтальной плоскости, хорошим дренирующим, упругим и электроизоляционным свойствам щебеночной призмы [1]. При эксплуатации железной дороги происходит органическое загрязнение щебеночного балласта [2]. Наиболее распространенными загрязнителями балластного слоя являются органические, в том числе нефть, нефтепро-

The biotechnology of railroad crashed stone ballast remediation with simultaneous producing of fatty acids suitable as biodiesel precursors

T. N. Shchemelinina, E. M. Anchugova

Institute of Biology, Federal Research Center Komi Science Center
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Syktyvkar
tatyanakomi@mail.ru

Abstract

The authors have developed the biotechnology of railroad crashed stone ballast remediation with simultaneous producing of fatty acids suitable as biodiesel precursors using the algal-bacterial-yeast consortium and the biogeosorbent on its basis.

The efficiency of petroleum hydrocarbons removal during exposition to biological additives under vigorous stirring was 97–98 %. Even on the repeated use of the same suspension, the optimal number of cycles to tumble ballast efficiently was determined to be 5. A decline of the petroleum hydrocarbon content to acceptable norms for the allowable residual content of oil in the soil was achieved in 90 days after plowed-down application of tank bottoms.

Fatty acids of the suspension of the algal-bacterial-yeast consortium have a low value of the unsaturation degree suggesting the high biofuel oxidation stability. The cetane number, iodine value, and physicochemical properties of renewable fuels produced comply with the requirements of the European Standard EN 14 214 and the Russian National Standard 33131–2014, regardless of the exposure time.

Keywords:

railroad crashed stone ballast, petroleum hydrocarbons, pollution, consortium, biogeosorbent, suspension, petroleum hydrocarbons removal, biodiesel

дукты, мазут, топливо, смазочные материалы. Количество органических загрязнений колеблется от 5 до 20 г на 1 кг грунта [3].

Существует два подхода в очистке щебеночного балласта, в зависимости от уровня загрязненности и места очистки: «на перегоне», т.е. непосредственно на ж/д путях во время технологических «окон» в расписании движения ж/д транспорта; и «вне перегона» – на стационарных полигонах, куда вывозится загрязненный щебеночный балласт, замененный новым в процессе ремонтных работ [4]. Для очистки на полигонах может применяться высо-

копроизводительная щебнеочистительная машина (ЩОМ-1400), и очистка происходит механическим способом [5]. В этом случае органические загрязнители не полностью удаляются со щебня. Альтернативой механической очистке щебеночного балласта может послужить биологическая обработка с помощью микроорганизмов-деструкторов.

Специально подобранных консорциумов на основе микроорганизмов-деструкторов органоминеральных загрязнителей для очистки загрязненного грунта ж/д полотна как в России, так и за рубежом не обнаружено. В основном, очистка загрязненных грунтов происходит с применением поверхностно-активных веществ, либо существующие биопрепараты не имеют целевого назначения для очистки загрязнений на железной дороге.

Была проведена серия экспериментов с целью подбора оптимальных биодобавок (альгобактериально-дрожжевой консорциум, биогеосорбент) для очистки щебеночного балласта, времени экспозиции в роторе с перемешиванием, циклов загрузки в один объем суспензии, биоконверсии нефтепродуктов в прекурсор биодизеля.

Материалы и методы

Очистка щебеночного балласта от нефтепродуктов

В качестве биодобавок применяли альгобактериально-дрожжевой консорциум (штаммы бактерий – *Pseudomonas yamanorum* ВКМ В-3033Д, дрожжей – *Rhodotula glutinis* ВКМ Y-2998Д и микроводорослей – *Chlorella vulgaris* Beijer. f. *globosa* IPPAS С-2024) в свободной и иммобилизованной формах на глауконитовом ионосорбенте (биогеосорбент).

В ротор загружали 17 кг загрязненного щебня, отобранного с ж/д путей депо. Далее в ротор вводили 18 дм³ суспензии консорциума с титром 10¹² кл./см³ и периодически перемешивали для обеспечения максимально равномерного нанесения биопрепарата на щебень и смывания загрязнителей. Время экспозиции составило 72 ч. Частота перемешивания – четыре раза по 1 ч в течение суток.

Далее проводили экспериментальную оценку эффективности очистки щебеночного балласта предварительно активированным биогеосорбентом, для чего 0.3 кг биогеосорбента замачивали в 10 дм³ воды на 12 ч. Отбор образцов суспензий и щебня для определения нефтепродуктов (далее – НП) осуществляли спустя 15 и 60 мин. В качестве контроля использовали метод сухого грохочения в роторе.

Определение количества циклов загрузки щебневого балласта

Для определения количества циклов, в течение которых достигалась эффективная очистка щебня (повышалось содержание НП в суспензии) при многократной загрузке в установку, в ротор вносили 5 кг щебеночного балласта и 5 дм³ суспензии активированного биогеосорбента. Исследования включали восемь циклов очистки в роторе в течение 15 мин, отбор образцов суспензии для определения НП осуществляли трехкратно после каждого цикла. Данный эксперимент воспроизводили трижды для отработки режимов экспозиции.

Содержание НП во всех образцах определяли флюориметрически [6].

Биохимическая конверсия нефтяных отходов щебеночного балласта

В процессе очистки щебеночного балласта в роторе с помощью биогеосорбента проводили отбор проб суспензии через 5, 60 мин, 9, 24, 36 ч для определения в ней жирных кислот (далее – ЖК) и расчета ключевых параметров прекурсоров биодизеля.

Экстракцию общих липидов осуществляли по модифицированной методике Синяка и Рудниченко [7], используя флаконы объемом 10 см³. Добавляли в трех повторностях по 1–10 мг проб суспензии вместе с 4 см³ 5 %-ного метанольного раствора соляной кислоты; затем флаконы запаивали и выдерживали в сушильной камере при t = 105 °С в течение 1 ч. Полученную реакционную смесь сливали в пробирки с притертыми крышками, заливали 8 см³ воды и трижды экстрагировали гексаном. Объединенные гексановые экстракты сушили фильтрованием безводным сульфатом натрия и упаривали на роторном испарителе до полного удаления растворителя. Массовую долю липидов определяли гравиметрически.

Инструментальные анализы биомаркеров липидов выполняли с помощью газовой хроматографии в сочетании с масс-спектрометрией (система Thermo Trace-DSQ) на колонке типа TR-1 (Thermo) (5 % метилфенилсилоксан, длина 30 м × 0.32 мм; внутренний диаметр × толщина пленки полидиметилсилоксана 0.25 мкм) с гелием в качестве газа-носителя (постоянный поток 0.6 см³/мин) в режимах электронной ионизации (70 эВ) и полного сканирования (m/z 50–550). Температуру термостата колонок повышали со 110 до 350 °С со скоростью 6 °С/мин. Интерпретацию масс-спектров проводили с помощью программного обеспечения Xcalibur Data System ver. 1.4 (Thermo Fisher Scientific Inc., США) и библиотеки масс-спектров NIST 05 ver. 2.0. Качественное содержание кислот определяли методом внутреннего стандарта с *n*-гексадеканом, 0.05 мг см³ с использованием стандартных образцов метиловых эфиров карбоновых кислот (Supelco, США).

Цетановое число (далее – ЦЧ), йодное число (далее – ЙЧ) и физико-химические свойства полученного биотоплива оценивали на основе состава и содержания индивидуальных ЖК по эмпирическим формулам Talebi et al. [8].

Результаты и их обсуждение

Очистка щебеночного балласта от нефтепродуктов

Консорциум активно удалял нефтяное загрязнение с поверхности щебня. Спустя 1 ч экспозиции в суспензии содержание НП в ней составило 0.8 г/дм³, а через 72 ч выросло в 2.25 раза до 1.8 г/дм³.

При внесении активированного биогеосорбента в ротор со щебеночным балластом спустя 15 мин содержание НП в суспензии составило 0.19 г/дм³, а спустя 1 ч увеличилось до 2.2 г/дм³.

Отличие загрязненного органикой щебеночного балласта от почвенного грунта, песчаной, глинистой или тор-

фяной почвы состоит в крупных размерах твердой породы и сложности доведения его до однородного состава методом перемешивания и, как следствие, невозможность отбора средних проб. Погрешность анализа НП образцов, отобранных методом соскоба с поверхности щебня, значительно возрастает. Содержание НП в загрязненном щебеночном балласте было оценено как высокое. Использование альгобактериально-дрожжевого консорциума и биогеосорбента в очистке щебеночного балласта приводило к выраженному снижению остаточных НП на его поверхности (табл. 1). Эффективность очистки щебеночного балласта с помощью биологических добавок составила 97–98 %.

Для определения экологической нагрузки на окружающую среду проверяли влияние как очищенного щебеночного балласта, так и отходов его переработки (отработанной суспензии) на почву.

Таблица 1
Содержание нефтепродуктов на щебне, г/кг

Table 1
The total petroleum hydrocarbon content on railroad ballast, g/kg

Вариант	Время экспозиции в роторе, ч	Содержание нефтепродуктов, г/кг
Загрязненный щебень	-	24±6.5
Щебень, обработанный консорциумом	1	0.6±0.19
	72	0.7±0.19
Щебень, обработанный биогеосорбентом	0.25	0.6±0.19
	1	0.5±0.18

Отработанную после экспозиции загрязненного щебня суспензию помещали в резервуар-отстойник на 90 сут при комнатной температуре, без аэрации и освещения. Далее суспензию отфильтровывали и определяли содержание ЖК. Осадок высушивали до воздушно-сухого состояния. Содержание НП определяли как в фильтрате, так и в сухом осадке. В фильтрате остаточное содержание НП составило 0.05 г/дм³, в осадке – 24 г/кг.

На участок песчаной почвы (НП=0.011 г/кг) сухой осадок, обработанный биогеосорбентом, вносили под вспашку на глубину 50 см. Спустя 30 сут содержание НП в почве участка составило 1.4 г/кг, что не превышало допустимого остаточного содержания нефти (далее – ДОСНП). Параллельно очищенный щебень складировали на поверхности грунта (НП=0.019 г/кг). Спустя 12 месяцев провели анализ почвы на содержание НП под щебнем (рис. 1).

Обработка количества циклов загрузки щебеночного балласта в ротор

При проведении исследований эффективности очистки щебеночного балласта при многократном использовании суспензии биогеосорбента было отмечено, что эффект накопления НП наблюдался в течение шести циклов (рис. 2). Накопление отмытых загрязнений в суспензии свыше 200 г/дм³ резко ухудшало ее действие: при визуальном контроле щебня после шестого и седьмого циклов изменений не фиксировали. Зависимость содержания НП в суспензии от количества циклов загрузки (в диапазоне

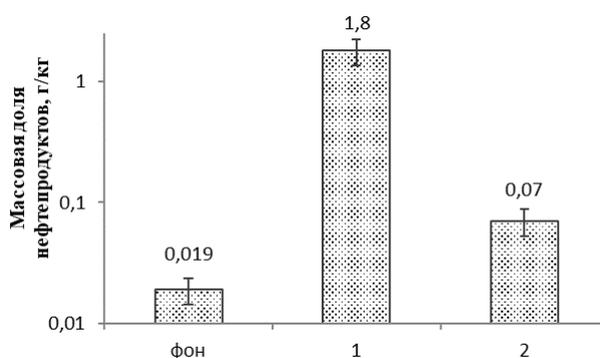


Рисунок 1. Содержание нефтепродуктов спустя 12 месяцев после складирования очищенного щебня на поверхности: 1 – почвы под щебнем, очищенным суспензией биопрепарата; 2 – почвы под щебнем, очищенным суспензией биогеосорбента.

Figure 1. The total petroleum hydrocarbon content in 12 months after spreading ballast decontaminated with 1 – the biopreparation; 2 – the biogeosorbent onto the soil surface.

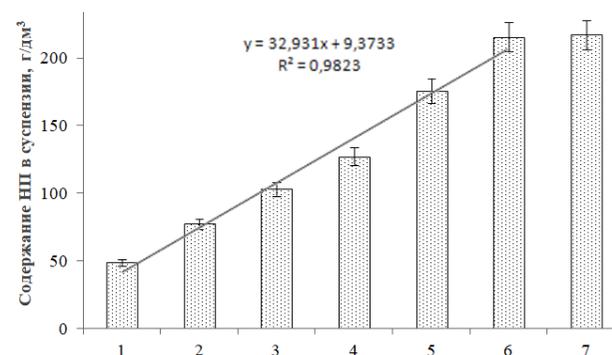


Рисунок 2. Зависимость содержания нефтепродуктов в отработанной суспензии от количества циклов загрузки щебня.

Figure 2. In the dependence of the total petroleum hydrocarbon content in the suspension on the number of load cycles.

до шести циклов) наилучшим образом описывает линейная функция (уравнение 1):

$$y=32.931x+9.3733, \quad (1)$$

где y – массовая доля НП, x – количество циклов.

Таким образом, повышение содержания НП в суспензии за один цикл при многократном использовании в установке составило 25±3 %. Оптимальное количество циклов многократного использования – пять, так как на шестом цикле, несмотря на повышение содержания НП, невозможен визуальный контроль качества щебня.

Биоконверсия отработанной суспензии в биодизель

Актуальным в настоящее время является вовлечение промышленных отходов в хозяйственный оборот в качестве вторичных сырьевых ресурсов [9–11]. Развитие получают многочисленные небиологические технологии переработки нефтесодержащих отходов, направленные на использование их ресурсного потенциала с получением различной товарной продукции, такой как дорожно-строительные материалы, вторичное углеводородное сырье и т.д. Биологические методы же в основном направлены на усиление процессов деградации остаточных НП с утратой энергетического ресурса. Однако биомасса микробиологического происхождения в настоящее время также признана перспективным сырьем в производстве биодизеля

[12–14]. Рациональным решением проблемы утилизации жидких нефтесодержащих отходов может стать технология получения биодизеля из липидных метаболитов как накопленных микроорганизмами в процессе наработки биомассы на этих отходах [15], так и липиды, экстрагированные непосредственно из вторичного сырья в результате ферментативного гидролиза загрязнения. Технологии, в том числе инновационные, а также оборудование и мини-заводы для получения биодизеля подробно описаны de Jesus [16] и Gaul [17], просты и могут использоваться вблизи шламонакопителей для получения топлива с целью обеспечения стационарных промышленных объектов.

Определение экстрагированных ЖК в суспензии проводилось спустя 5, 60 мин, 9, 24 и 36 ч периодического перемешивания в роторе щебеночного балласта в биомассе альгобактериально-дрожжевого консорциума, иммобилизованного на глауконите, который выступал в качестве катализатора для лучшего выхода масел в процессе биоконверсии углеводов [18, 19].

Важной характеристикой получаемого энергетического продукта является его выход от начальной биомассы суспензии (табл. 2).

В ходе экспозиции в роторе было отмечено снижение биомассы суспензии. Максимальный выход биодизеля, определяемый как отношение массы метиловых эфиров ЖК к массе нейтральных липидов, выделенных из образца, составил 58 % в суспензии после 9 ч экспозиции, что свидетельствует о высокой степени пригодности липидов. При этом содержание липидов в биомассе не претерпело достоверных изменений в ходе эксперимента и варьировало в диапазоне 10.6–12.2 %. Падение биомассы и столь низкое содержание липидов может объясняться значительным влиянием неблагоприятных факторов среды, препятствующим липогенезу в клетках.

Оценка изменений жирнокислотного состава имеет значение для прогнозирования качества и стабильности к хранению конечного продукта. Жиры, входящие в состав продукта, в наибольшей степени подвержены окислению по двойным связям, в результате которого меняется ненасыщенность жирных кислот. Показано, что суспензия содержит насыщенные и ненасыщенные жирные кислоты с четным числом атомов углерода от C_{12} до C_{20} . Во всех экстрактах преобладала олеиновая кислота ($C_{18:0}$ 46.65–69.7 % от суммарного содержания ЖК) (табл. 3), содержание которой к 24–36 ч экспозиции щебеночного балласта в роторе умень-

шалось. Напротив, наблюдалось увеличение содержания пальмитиновой ($C_{16:0}$) с 17.03 до 26.86 % и пальмитолеиновой ($C_{16:1}$) с 2.77 до 7.5 % ЖК.

Согласно литературным данным, содержание полиненасыщенных жирных кислот с четырьмя и более двойными связями не должно превышать 1.0 % от суммы ЖК [20, 21], а количество линоленовой кислоты ($C_{18:3}$) не должно превышать 12 % [21]. Степень ненасыщенности экстрактов варьировала в диапазоне от 74 до 89, достигая пика к 9 ч экспозиции (табл. 3), что свидетельствует о достаточно высокой устойчивости биотоплив к окислению.

В табл. 4 приведен ряд параметров прекурсоров биодизеля образцов, экстрагированных за 5, 60 мин, 9, 24 и 36 ч, рассчитанный на основе данных по жирнокислотному составу [8].

Общую ненасыщенность жира принято характеризовать величиной ЙЧ, которая выражается в массе йода (г), присоединяющейся к 100 г жира (органического вещества). Чем выше концентрация ненасыщенных жирных кислот, тем выше значение ЙЧ. Йодное число определяют по ГОСТ Р ЕН 14111-2010, как меру брутто-содержания ненасыщенных соединений. Верхний предел ЙЧ г I_2 на 100 г составляет 120 [22, 23]. Биодизель, ЙЧ которого превышает 120, более восприимчив к окислению. Полученные резуль-

Таблица 2

Эффективность липогенеза в суспензии

Table 2

The lipogenesis efficiency in the suspension

Показатель	Время экспозиции				
	5 мин	60 мин	9 ч	24 ч	36 ч
Биомасса суспензии, г/дм ³	0.24	0.132±0.013	0.12±0.03	0.11±0.04	0.079±0.006
Содержание липидов, %	12.2	10.8±3.6	12±3	11.8±0.4	10.6±0.4
Выход биодизеля, %	36.3	54±14	58±9	31.0±0.6	39±4

Таблица 3

Жирнокислотный состав и степень ненасыщенности прекурсоров в образцах суспензии

Table 3

The relative fatty acid composition and the unsaturation degree of precursors in the suspension samples

Компонент, %	Время экспозиции				
	5 мин	60 мин	9 ч	24 ч	36 ч
$C_{12:0}$	0.31	0.61	0.19	0.38	0.40
$C_{14:0}$	2.06	2.98	2.17	2.25	3.46
$C_{15:0}$	0.63	1.12	0.67	0.87	1.28
$C_{16:0}$	17.03	19.36	17.90	19.01	26.86
$C_{16:1}$	2.77	5.07	6.23	8.06	7.54
$C_{17:0}$	0.22	0.29	0.22	0.31	0.40
$C_{18:0}$	1.48	1.81	1.58	1.61	3.17
$C_{18:1}$	69.7	57.90	59.13	56.00	46.65
$C_{18:2}$ (cis-cis)	4.29	8.92	9.91	9.71	9.26
$C_{18:3}$	1.52	1.74	1.91	1.70	0.75
$C_{20:0}$	0.00	0.17	0.10	0.10	0.22
Насыщенные ЖК	21.45	26.34	22.83	24.53	35.80
Мононенасыщенные ЖК	72.46	62.97	65.36	64.06	54.19
Полиненасыщенные ЖК	5.81	10.66	11.82	11.41	10.01
Степень ненасыщенности	84.08	84.29	89.00	86.88	74.21

таты показали, что величина ЙЧ прекурсоров биодизеля, накопленных за 5, 60 ч, 9, 24 и 36 сут не превышала верхний предел (табл. 4).

Прекурсоры биодизеля должны соответствовать стандартам по ЦЧ. Цетановое число является фактором, который играет жизненно важную роль в процессе, и обратно пропорционален задержке воспламенения [24]. Применение топлив с ЦЧ ниже 40 приводит к жесткой работе двигателя. При увеличении ЦЧ период задержки воспламенения становится короче, более плавно нарастает давление и снижается его максимальное значение, увеличивает долю топлива, сгораемого во второй фазе. Снижается удельный расход топлива и уменьшается содержание продуктов сгорания в отработавших газах вследствие увеличения скорости сгорания во всех фазах [25]. Однако повышение ЦЧ до 65 и выше ухудшает экономичность двигателя на 0.2–0.3 %, увеличивает дымность. Исследования последних лет показали, что наилучшим является топливо с ЦЧ 50–65 [26]. Стандарту топлива по ЦЧ (ГОСТ 32508–2013) [27] соответствовали все прекурсоры биодизеля независимо от времени накопления (см. табл. 4).

Теплота сгорания является одной из важнейших характеристик топлива, служащих для оценки его энергетических возможностей и экономической эффективности. Удельная теплота сгорания – физическая величина, показывающая количество выделяемой теплоты при полном сгорании 1 кг топлива в кислороде. Она определяет энергию, которую сообщает топливо двигателю, и выражается в джоулях. Количество теплоты, выделяемое при сгорании топлива, зависит от химического состава, а следовательно, от содержания в нем углерода и водорода [28]. В требованиях европейских стандартов установлена минимальная граница теплоты сгорания – 35 МДж/кг. Теплота сгорания прекурсоров биодизеля всех образцов за 5, 60 мин, 9, 24 и 36 ч полностью удовлетворяет требованиям стандарта EN 14214 (см. табл. 4).

Кинематическая вязкость влияет на качество распыления топлива и размер капли. Стандарты биодизеля по кинематической вязкости, согласно ГОСТ 33131–2014, составляют 1.9–4.1 мм²/с [26]. При превышении стандартов топливо образует более крупные капли при впрыскивании, что приводит к неэффективному распылению, увеличению количества отложений в двигателе, повышению уровня энергии, необходимой для перекачки топлива, росту количества выхлопных газов и выбросов [21]. Прекурсоры биодизеля соответствуют стандартам кинематической вязкости (см. табл. 4).

Ключевые параметры биодизеля, полученного из различных экстрактов суспензии

Key parameters of biodiesel obtained from different suspension extracts

Показатель	Время экспозиции				
	5 мин	60 мин	9 ч	24 ч	36 ч
Цетановое число	55.7	55.3	54.4	54.7	57.2
Йодное число, г/100 г	77.4	78.1	82.6	80.1	68.3
Теплота сгорания, МДж/кг	39.48	39.41	39.44	39.42	39.37
η, мм ² /с	3.92	3.83	3.84	3.81	3.81
ρ, г/см ³	0.87	0.87	0.88	0.88	0.87

Плотность влияет на массу топлива, впрыскиваемого в камеру сгорания, и на соотношение в ней воздух : топливо. В требованиях стандарта DIN EN 14213–2003 установлена граница плотности биодизеля – ρ=0.85–0.9 г/см³. Поскольку подача топлива насосом определяется его объемом, а не массой, то впрыск топлива с большей плотностью обеспечивает доставку в двигатель большей массы топлива [21]. Как следует из результатов расчета (см. табл. 4), плотность биодизеля, полученного на основе образцов суспензии, соответствует стандартам.

Выводы

В результате проведенных экспериментов по разработке биотехнологии очистки щебеночного балласта выявлено:

- микроорганизмы в иммобилизованной форме (биогеосорбент) эффективнее трансформировали НП, чем в свободной форме (альгобактериально-дрожжевой консорциум);
- при интенсивном перемешивании время очистки в биореакторе можно сократить до 15 мин;
- содержание НП на поверхности щебеночного балласта после его очистки было минимально и не несло экологическую нагрузку на почву;
- в суспензии происходила биодеструкция НП с щебня до уровня ДОСНП;
- оптимальным являлось использование суспензии в течение пяти циклов. При накоплении отмытых загрязнений в суспензии свыше 200 г/дм³ резко снижалась эффективность очистки щебеночного балласта;
- цетановое и йодное числа, теплота сгорания, вязкость и плотность полученных прекурсоров биодизеля независимо от времени экспозиции соответствовали требованиям европейского стандарта EN 14214 и межгосударственным стандартам ГОСТ 33131 – 2014.

Разработанная биотехнология очистки щебеночного балласта и получения прекурсора биодизеля – новое направление экологически безопасных технологий применения микроорганизмов в контексте не только разложения, но и валоризации опасных нефтесодержащих отходов.

Источники и литература

1. Jing, G. Numerical investigation of the behavior of stone ballast mixed by steel slag in ballasted railway track / G. Jing, J. Wang, H. Wang, M. Siahkouhi // *Construction and Building Materials*. – 2020. – Vol. 262. – 120015. – DOI: 10.1016/j.conbuildmat.2020.120015.
2. Колос, А. Ф. Засорение и загрязнение щебеночного балласта при эксплуатации железнодорожного пути / А. Ф. Колос // *Известия Петербургского университета путей сообщения*. – 2022. – Т. 19, вып. 3. – С. 558–575. – DOI : 10.20295/1815-588X-2022-3-558-575.

Таблица 4

Table 4

3. Способ очистки щебня при ликвидации разливов нефтепродуктов на предприятиях железнодорожной отрасли, а также аварий и разливов нефтепродуктов на тракционных путях общего пользования : пат. 2700529 Российская Федерация, МКП E01B 27/06 (2006.01), B08B 3/08 (2006.01) / Д. А. Бородкин, Н. А. Хоменко, А. Н. Страхов; заявители и патентообладатели: Д. А. Бородкин, Н. А. Хоменко, А. Н. Страхов. – № 2019102247; заявл. 28.01.2019; опубл. 17.09.2019.
4. Анчугова, Е. М. Биотехнология глубокой очистки щебеночного балласта железной дороги от нефтезагрязнений / Е. М. Анчугова, В. Н. Некрасова, Т. Н. Щемелинина // Утилизация отходов производства и потребления: инновационные подходы и технологии: I Всероссийский форум «Утилизация и рециклинг отходов производства и потребления»: материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием: 4 декабря 2019 г. [Киров] : Книга 1. – Киров : ВятГУ, 2019. – С. 84–87.
5. Федасов, Д. С. Повышение надежности гидропривода вырезающего устройства щебнеочистительных машин : автореф. дис. ... канд. техн. наук / Д. С. Федасов. – Москва, 2021. – 170 с.
6. Методика выполнения измерений массовой доли нефтепродуктов в пробах почв и грунтов флуориметрическим методом на анализаторе жидкости «Флюорат-02». – Санкт-Петербург : Люмэкс-Маркетинг, 2012. – 22 с.
7. Синяк, К. М. Стандартизация и воспроизводимость газохроматографических исследований жирных кислот в клетках микроорганизмов / К. М. Синяк, В. Ф. Рудиченко // Известия Академии наук СССР. Серия биологическая. – 1987. – № 1. – С. 55–61.
8. Talebi, A. F. BiodieselAnalyzer©: a user-friendly software for predicting the properties of prospective biodiesel / A. F. Talebi, M. Tabatabaei, Y. Chisti // Biofuel Research Journal. – 2014. – № 2. – P. 55–57. – DOI : 10.18331/BRJ2015.1.2.4.
9. Owolabi, R. U. Biodiesel: fuel for the future (a brief review) / R. U. Owolabi, A. L. Adejumo, A. F. Aderibigbe // International Journal of Energy Engineering. – 2012. – Vol. 2, № 5. – P. 223–231. – DOI : 10.5923/j.ijee.20120205.06.
10. Ho, D. P. A mini review on renewable sources for biofuel / D. P. Ho, H. H. Ngo, W. Guo // Bioresource Technology. – 2014. – Vol. 169, № 10. – P. 742–749. – DOI : 10.1016/j.biortech.2014.07.022.
11. Ghosh, A. Systems and synthetic biology for the microbial production of biofuels / A. Ghosh // Current Metabolomics. – 2016. – Vol. 4, № 1. – P. 5–13. – DOI : 10.2174/2213235X03666151012192823.
12. Ma, Y. Biodiesels from microbial oils: Opportunity and challenges / Y. Ma, Z. Gao, Q. Wang, Y. Liu // Bioresource Technology. – 2018. – Vol. 263. – P. 631–641. – DOI : 10.1016/j.biortech.2018.05.028.
13. Sitepu, E. K. Critical evaluation of process parameters for direct biodiesel production from diverse feedstock / E. K. Sitepu, K. Heimann, C. L. Raston, W. Zhang // Renewable and Sustainable Energy Reviews. – 2020. – Vol. 123. – P. 109762. – DOI : 10.1016/j.rser.2020.109762.
14. Shchemelinina, T. N. Microfungal strains – potential lipid producers for biodiesel / T. N. Shchemelinina, N. V. Matistov, V. A. Kovaleva, M. Yu. Markarova, I. V. Gruzdev [et al.] // Applied Biochemistry and Microbiology. – 2017. – Vol. 53, № 4. – P. 441–447. – DOI : 10.1134/S0003683817040135.
15. Shchemelinina, T. N. Petroleum sludge as a feedstock for the microbial biodiesel production: emerging prospects / T. N. Shchemelinina, E. M. Anchugova, M. Yu. Markarova, K. G. Ufimtsev, I. V. Beshley // Waste Biomass Valorization. – 2022. – DOI : 10.1007/s12649-022-01894-8.
16. de Jesus, D. S. S. Design automation of the manufacturing process of a mini-biodiesel plant / D. S. S. de Jesus // IFAC Proceedings Volumes. – 2013. – Vol. 46, № 24. – P. 32–39. – DOI : 10.3182/20130911-3-BR-3021.00006.
17. Gaul, M. A comparative study of small-scale rural energy service pathways for lighting, cooking and mechanical power / M. Gaul // Applied Energy. – 2013. – Vol. 101. – P. 376–392. – DOI : 10.1016/j.apenergy.2012.03.050.
18. Kusuma, R. I. Natural zeolite from Pacitan Indonesia, as catalyst support for transesterification of palm oil / R. I. Kusuma, J. P. Hadinoto, A. Ayucitra, F. E. Soetaredjo, S. Ismadji // Applied Clay Science. – 2013. – Vol. 74. – P. 121–126. – DOI : 10.1016/j.clay.2012.04.021.
19. Gaide, I. Natural rocks – heterogeneous catalysts for oil transesterification in biodiesel synthesis / I. Gaide, V. Makareviciene, E. Sendzikiene, K. Kazancev // Catalysts. – 2021. – Vol. 11. – P. 384. – DOI : 10.3390/catal11030384.
20. Получение биодизельного топлива на основе липидов мицелиальных грибов / В. В. Лунин, Я. Э. Сергеева, Л. А. Галанина, И. С. Мысякина, А. А. Ивашкин [и др.] // Прикладная биохимия и микробиология. – 2013. – Т. 49, № 1. – С. 53–60.
21. Расчет характеристик биодизельного топлива на основе жирнокислотного состава липидов некоторых биотехнологически значимых микроорганизмов / Я. Э. Сергеева, Е. Б. Мостова, К. В. Горин, А. В. Комова, И. А. Конова [и др.] // Прикладная биохимия и микробиология. – 2017. – Т. 33, № 1. – С. 53–61.
22. Lapuerta, M. Properties of fatty acid glycerol formal ester (FAGE) for use as a component in blends for diesel engines / M. Lapuerta, J. Rodríguez-Fernández, C. Estevez, N. Bayarri // Biomass & Bioenergy. – 2015. – Vol. 76. – P. 130–140. – DOI : 10.1016/j.biombioe.2015.03.008.
23. Mohd Noor, C. W. Biodiesel as alternative fuel for marine diesel engine applications: a review / C. W. Mohd Noor, M. M. Noor, R. Mamat // Renewable and Sustainable Energy Reviews. – 2018. – Vol. 94. – P. 127–142. – DOI : 10.1016/j.rser.2018.05.031.
24. Dhamodaran, G. A comparative study of combustion, emission, and performance characteristics of ricebran-, neem-, and cottonseed-oil biodiesels with varying degree of unsaturation / G. Dhamodaran, R. Krishnan, Y. K. Pochareddy, H. M. Pyarelal, H. Sivasubramanian [et al.] // Fuel. – 2017. – Vol. 187. – P. 296–305. – DOI : 10.1016/j.fuel.2016.09.062.
25. Морозов, В. И. Современный способ повышения эффективности камер сгорания тепловых двигателей /

- В. И. Морозов, Ю. М. Терещенко, И. В. Морозова // Евразийский Союз Ученых (ЕСУ). – 2016. – Т. 7, № 28. – С. 29–31.
26. Chong, H. S. Real-world fuel consumption, gaseous pollutants, and CO₂ emission of light-duty diesel vehicles / H. S. Chong, S. Kwon, Y. Lim, J. Lee // *Sustainable Cities and Society*. – 2020. – Vol. 53. – 101925. – DOI : 10.1016/j.scs.2019.101925.
 27. Межгосударственный стандарт. Смеси биодизельного топлива (B6–B12). Технические требования : ГОСТ 33131–2014. – Москва : Стандартинформ, 2015. – 16 с.
 28. Ивашечкин, А. А. Липиды мицелиальных грибов как основа для создания биодизельного топлива : автореф. дис. ... канд. биол. наук / А. А. Ивашечкин. – Москва, 2015. – 142 с.
- ## References
1. Jing, G. Numerical investigation of the behavior of stone ballast mixed by steel slag in ballasted railway track / G. Jing, J. Wang, H. Wang, M. Siahkouhi // *Constr. Build. Mater.* – 2020. – Vol. 262. – 120015. – DOI : 10.1016/j.conbuildmat.2020.120015.
 2. Kolos, A. F. Zasorenie i zagryaznenie shchebenochnogo ballasta pri ekspluatatsii zheleznodorozhnogo puti [Clogging and pollution of broken stone ballast during railway track exploitation] / A. F. Kolos // *Izvestiya Peterburgskogo universiteta putej soobshcheniya* [Proceedings of the Petersburg Transport University]. – Vol. 19, № 3. – P. 558–575. – DOI : 10.20295/1815-588X-2022-3-558-575.
 3. Sposob ochistki shchebnaya pri likvidatsii razlivov nefteproduktov na predpriyatiyah zheleznodorozhnoj otrasli, a takzhe avarij i razlivov nefteproduktov na trakcionnyh putyakh obshchego pol'zovaniya [Method of crushed stone cleaning during liquidation of oil spills on railway, as well as accidents and spills of petroleum products on traction roads of general use]: pat. 2019102247: application 28.01.2019 Russian Federation, MCP E01B 27/06 (2006.01), B08B 3/08 (2006.01) / D. A. Borodkin, N. A. Khomenko, A. N. Strakhov; proprietors D. A. Borodkin, N. A. Khomenko, A. N. Strakhov. – № 2019102247; dec. 28.01. 2019; publ. 17.09. 2019.
 4. Anchugova, E. M. Biotekhnologiya glubokoj ochistki shchebenochnogo ballasta zheleznoj dorogi ot neftezagryaznenij [The biotechnology of oil polluted railroad ballast fine cleaning] / E. M. Anchugova, V. N. Nekrasova, T. N. Shchemelinina // *Utilizatsiya othodov proizvodstva i potrebleniya: innovatsionnye podhody i tekhnologii. Materialy Vserossijskoj nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem* [Utilization of production and consumption waste. Materials of the All-Russian Scientific and Practical Conference with International Participation]: December 4, 2019 [Kirov] : Book 1. – Kirov : VyatGU, 2019. – P. 84–87.
 5. Fedasov, D. S. Povyshenie nadezhnosti gidroprivoda vyrezayushchego ustrojstva shchebneochistitel'nyh mashin [The reliability improvement of a cutting tool hydraulic drive of crushed stone cleaning machines] : Candidate's thesis (Engineering) / D. S. Fedasov. – Moscow, 2021. – 170 p.
 6. Metodika vypolneniya izmerenij massovoj doli nefteproduktov v probah pochv i gruntov fluorimetricheskim metodom na analizatore zhidkosti «Flyuorat-02» [The procedure of measurements of total petroleum hydrocarbon content in soil and ground by the fluorimetric method using the Flyuorat-02 fluid analyzer] // Saint-Petersburg : Lumex-Marketing Ltd, 2012. – 22 p.
 7. Sinyak, K. M. Standartizatsiya i vosproizvodimost' gazohromatograficheskikh issledovanij zhirnykh kislot v kletkah mikroorganizmov [Standardization and reproducibility of gas chromatography studies of fatty acids in cells of microorganisms] / K. M. Sinyak, V. F. Rudichenko. – Proceedings of the Academy of Sciences of the USSR. Biological series. – 1987. – № 1. – P. 55–61.
 8. Talebi, A. F. BiodieselAnalyzer®: a user-friendly software for predicting the properties of prospective biodiesel / A. F. Talebi, M. Tabatabaei, Y. Chisti // *Biofuel Research Journal*. – 2014. – № 2. – P. 55–57. – DOI : 10.18331/BRJ2015.1.2.4.
 9. Owolabi, R. U. Biodiesel: fuel for the future (a brief review) / R. U. Owolabi, A. L. Adejumo, A. F. Aderibigbe // *International Journal of Energy Engineering*. – 2012. – Vol. 2, № 5. – P. 223–231. – DOI : 10.5923/j.ijee.20120205.06.
 10. Ho, D. P. A mini review on renewable sources for biofuel / D. P. Ho, H. H. Ngo, W. Guo // *Bioresource Technology*. – 2014. – Vol. 169, № 10. – P. 742–749. – DOI : 10.1016/j.biortech.2014.07.022.
 11. Ghosh, A. Systems and synthetic biology for the microbial production of biofuels / A. Ghosh // *Current Metabolomics*. – 2016. – Vol. 4, № 1. – P. 5–13. – DOI : 10.2174/2213235X03666151012192823.
 12. Ma, Y. Biodiesels from microbial oils: Opportunity and challenges / Y. Ma, Z. Gao, Q. Wang, Y. Liu // *Bioresource Technology*. – 2018. – Vol. 263. – P. 631–641. – DOI : 10.1016/j.biortech.2018.05.028.
 13. Sitepu, E. K. Critical evaluation of process parameters for direct biodiesel production from diverse feedstock / E. K. Sitepu, K. Heimann, C. L. Raston, W. Zhang // *Renewable and Sustainable Energy Reviews*. – 2020. – Vol. 123. – 109762. – DOI : 10.1016/j.rser.2020.109762.
 14. Shchemelinina, T. N. Microfungal strains – potential lipid producers for biodiesel / T. N. Shchemelinina, N. V. Matistov, V. A. Kovaleva, M. Yu. Markarova, I. V. Gruzdev [et al.] // *Applied Biochemistry and Microbiology*. – 2017. – Vol. 53, № 4. – P. 441–447. – DOI : 10.1134/S0003683817040135.
 15. Shchemelinina, T.N. Petroleum sludge as a feedstock for the microbial biodiesel production: emerging prospects / T. N. Shchemelinina, E. M. Anchugova, M. Yu. Markarova, K. G. Ufimtsev, I. V. Beshley // *Waste Biomass Valorization*. – 2022. – DOI : 10.1007/s12649-022-01894-8.
 16. de Jesus, D. S. S. Design automation of the manufacturing process of a mini-biodiesel plant / D. S. S. de Jesus // *IFAC Proceedings Volumes*. – 2013. – Vol. 46, № 24. – P. 32–39. – DOI : 10.3182/20130911-3-BR-3021.00006.
 17. Gaul, M. A comparative study of small-scale rural energy service pathways for lighting, cooking and mechanical power / M. Gaul // *Applied Energy*. – 2013. – Vol. 101. – P. 376–392. – DOI : 10.1016/j.apenergy.2012.03.050.

18. Kusuma, R. I. Natural zeolite from Pacitan Indonesia, as catalyst support for transesterification of palm oil / R. I. Kusuma, J. P. Hadinoto, A. Ayucitra, F. E. Soetaredjo, S. Ismadji // *Applied Clay Science*. – 2013. – Vol. 74. – P. 121–126. – DOI : 10.1016/j.clay.2012.04.021.
19. Gaide, I. Natural rocks – heterogeneous catalysts for oil transesterification in biodiesel synthesis / I. Gaide, V. Makareviciene, E. Sendzikiene, K. Kazancev // *Catalysts*. – 2021. – Vol. 11. – 384. – DOI: 10.3390/catal11030384.
20. Lunin, V. V. Poluchenie biodizelnogo topliva na osnove lipidov mitselialnykh gribov [Biodiesel fuel production from lipids of filamentous fungi] / V. V. Lunin, Ya. E. Sergeeva, L. A. Galanina, I. S. Mysyakina, A. A. Ivashechkin [et al.] // *Applied Biochemistry and Microbiology*. – 2013. – Vol. 49. – P. 46–52. – DOI : 10.1134/S0003683813010122.
21. Sergeeva, Ya. E. Raschet kharakteristik biodizelnogo topliva na osnove zhirnokislотного sostava lipidov nekotorykh biotekhnologicheskikh znachimykh mikroorganizmov [Calculation of biodiesel fuel characteristics based on the fatty acid composition of the lipids of some biotechnologically important microorganisms] / Ya. E. Sergeeva, E. B. Mostova, K. V. Gorin, A. V. Komova, I. A. Konova [et al.] // *Applied Biochemistry and Microbiology*. – 2017. – Vol. 53. – P. 807–813. – DOI : 10.1134/S0003683817080063.
22. Lapuerta, M. Properties of fatty acid glycerol formal ester (FAGE) for use as a component in blends for diesel engines / M. Lapuerta, J. Rodríguez-Fernández, C. Estevez, N. Bayarri // *Biomass & Bioenergy*. – 2015. – Vol. 76. – P. 130–140. – DOI : 10.1016/j.biombioe.2015.03.008.
23. Mohd Noor, C. W. Biodiesel as alternative fuel for marine diesel engine applications: a review / C. W. Mohd Noor, M. M. Noor, R. Mamat // *Renewable and Sustainable Energy Reviews*. – 2018. – Vol. 94. – P. 127–142. – DOI : 10.1016/j.rser.2018.05.031.
24. Dhamodaran, G. A comparative study of combustion, emission, and performance characteristics of rice-bran-, neem-, and cottonseed-oil biodiesels with varying degree of unsaturation / G. Dhamodaran, R. Krishnan, Y. K. Pochareddy, H. M. Pyarelal, H. Sivasubramanian [et al.] // *Fuel*. – 2017. – Vol. 187. – P. 296–305. – DOI : 10.1016/j.fuel.2016.09.062.
25. Morozov, V. I. Sovremennyy sposob povysheniya effektivnosti kamer sgoraniya teplovykh dvigatelej [A modern way to improve the efficiency of the heat engine combustion chamber] / V. I. Morozov, Yu. M. Tereshchenko, I. V. Morozova // *Evrazijskij Soyuz Uchenykh [Eurasian Union of Scientists (EUS)]*. – 2016. – Vol. 7, № 28. – P. 29–31.
26. Chong, H. S. Real-world fuel consumption, gaseous pollutants, and CO₂ emission of light-duty diesel vehicles / H. S. Chong, S. Kwon, Y. Lim, J. Lee // *Sustainable Cities and Society*. – 2020. – Vol. 53. – 101925. – DOI : 10.1016/j.scs.2019.101925.
27. Mezhhgosudarstvennyj standart. Smesi biodizelnogo topliva (B6–B12). Tekhnicheskie trebovaniya: GOST 33131–2014. [The interstate standard. Biodiesel fuel blends (B6–B12). Technical requirements. Russian National Standard 33131–2014]. – Moscow : Standartinform, 2015. – 16 p.
28. Ivashechkin, A. A. Lipidy micelialnykh gribov kak osnova dlya sozdaniya biodizelnogo topliva [Lipids of filamentous fungi as an opportunity to generate biodiesel fuels]: Candidate's thesis (Biology) / A. A. Ivashechkin. – Moscow, 2015. – 142 p.

Благодарности (госзадание)

Работа выполнена при финансировании государственного задания № 1021051101411–4–1.6.23 «Научно-обоснованные биотехнологии для улучшения экологической обстановки и здоровья человека на Севере». Авторы выражают благодарность экоаналитической лаборатории Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН за проведение количественного химического анализа.

Информация об авторах:

Щемелинина Татьяна Николаевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории биохимии и биотехнологии Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID – 56711948200, <https://orcid.org/0000-0002-4052-6424> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: tatyanakomi@mail.ru).

Анчугова Елена Михайловна – младший научный сотрудник лаборатории биохимии и биотехнологии Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID – 56711975900, <https://orcid.org/0000-0002-7912-3518> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: anchugova@ib.komisc.ru).

About the authors:

Tatiana N. Shchemelinina – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Laboratory of Biochemistry and Biotechnology, Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID 56711948200, <https://orcid.org/0000-0002-4052-6424> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: tatyanakomi@mail.ru).

Elena M. Anchugova – Junior Researcher at the Laboratory of Biochemistry and Biotechnology, Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID 56711975900, <https://orcid.org/0000-0002-7912-3518> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: anchugova@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

Щемелинина, Т. Н. Биотехнология очистки щебеночного балласта и получения биодизеля / Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2023. – № 6 (64). – С. 5–13.

For citation:

Shchemelinina, T. N. Biotekhnologiya ochildki shchebenochnogo ballasta i polucheniya biodizelya [The biotechnology of railroad crashed stone ballast remediation with simultaneous producing of fatty acids suitable as biodiesel precursors] / T. N. Shchemelinina, E. M. Anchugova // Proceedings of the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series “Experimental Biology and Ecology”. – 2023. – № 6 (64). – P. 5–13.

Дата поступления статьи: 30.01.2023

Прошла рецензирование: 06.02.2023

Принято решение о публикации: 07.07.2023

Received: 30.01.2023

Reviewed: 06.02.2023

Accepted: 07.07.2023

Долготная дифференциация гипоарктической фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionoidea)

А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова

Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар
kulakova@ib.komisc.ru

Аннотация

В статье проанализирована долготно-секторная дифференциация гипоарктической фауны булавоусых чешуекрылых. Авторы оценивают видовое богатство надсемейства Papilionoidea в гипоарктическом поясе на уровне 120–130 постоянно обитающих видов. Богатство коренных видов в фаунах отдельных географических секторов примерно в два раза ниже и относительно постоянно в циркумполярной перспективе от Фенноскандии до Лабрадора. Гораздо значительнее изменяется видовой состав, ареалогическая и ландшафтно-зональная структуры региональных фаун. Наибольшей спецификой обладает беренгийский комплекс видов, состоящий преимущественно из монтанных и аркто-монтанных видов, ограниченных в распространении восточноазиатскими и западноамериканскими секторами. Анализ распространения видов позволил сделать вывод о весьма высокой гетерогенности гипоарктической фауны Papilionoidea, на примере булавоусых чешуекрылых зоогеографическое единство Гипоарктики отчетливо не проявляется.

Ключевые слова:

булавоусые чешуекрылые, структура фауны, Гипоарктика

Введение

При изучении закономерностей пространственной дифференциации состава и структуры энтомофаун специалисты по различным группам насекомых первоочередное внимание уделяют изменениям, происходящим на широтном градиенте окружающей среды в рамках общего тренда биологического разнообразия. Гораздо меньше работ, посвященных варьированию таксономических показателей с запада на восток и с востока на запад в масштабе физико-географических стран или циркумглобальной перспективе. Долготный вектор анализируется чаще всего на уровне провинциальных отличий в границах изучаемого региона. Тем не менее данный аспект очень важен для выявления связей аллохтонных энтомофаун, фауногенетических центров и миграционных путей видов

Longitude differentiation of the hypoarctic butterfly fauna (Lepidoptera, Papilionoidea)

A. G. Tatarinov, O. I. Kulakova

Institute of Biology, Federal Research Center Komi Science Center
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Syktyvkar
kulakova@ib.komisc.ru

Abstract

The article analyzes the longitude-sector differentiation of the hypoarctic butterfly fauna. The authors estimate the species richness of the Papilionoidea superfamily in the hypoarctic zone for 120–130 native species. The richness of native species in the butterfly faunas of particular geographical sectors is about twice as less and relatively stable in the circumpolar perspective from Fennoscandia to Labrador. But, the species composition, geographical and landscape-zonal structure of regional butterfly faunas undergo serious changes. The Beringian species complex is highly specific and consists mainly of montane and arctic-montane species whose distribution is limited by the East Asian and West American sectors. The distribution analysis of species allowed us to conclude that the hypoarctic butterfly fauna is very heterogeneous. The zoogeographic unity of the Hypoarctic is not clearly manifested on the example of butterflies.

Keywords:

butterflies, taxonomic diversity, the Hypoarctic

насекомых. Особенно это актуально для высоких широт Евразии и Северной Америки, территорий, которые подвергались оледенению или находились в перигляциальной зоне в позднем плейстоцене и испытали значительные ландшафтно-климатические перестройки в течение голоцена и антропоцена.

Булавоусые чешуекрылые, благодаря широкому распространению, выраженной зависимости территориального распределения от природно-климатических условий и относительно хорошей фаунистической изученности, в том числе в районах Крайнего Севера, могут послужить хорошим модельным объектом при выявлении долготных трендов видового разнообразия [1].

Обзор арктической (в широком смысле) фауны Papilionoidea был ранее представлен в отдельной статье [2]. Основное внимание в этой работе уделено таксономическому составу и ландшафтно-зональным группам видов, долготная (регионально-секторная) дифференциация фауны описана весьма кратко.

Цель данной статьи – проанализировать регионально-секторную дифференциацию фауны, выявить долготные тренды таксономического разнообразия и фауногенетические центры булавоусых чешуекрылых в высоких широтах Евразии и Северной Америки.

Материалы и методы

Для того, чтобы выявить и проанализировать долготную дифференциацию исторически сложившегося таксономического состава Papilionoidea в условиях Крайнего Севера, имеет смысл очертить границы исследуемой территории Гипоарктическим поясом, в котором увеличивается разнообразие и снижается циркумплярность фауны по сравнению с высокой Арктикой (зона полярных пустынь и арктические тундры). Гипоарктика в настоящей работе рассматривается как широтная биогеографическая категория, территориально охватывающая зональные типичные и южные тундры, полосу лесотундры и притундровые редкостойные (крайнесеверотаежные) леса с примыкающими горными областями гольцового типа [3]. Включение в анализ бореальных фаун привело бы к значительному расширению объема материала и не позволило бы подробно и на должном уровне обсудить вопросы по заявленной тематике в рамках одной статьи. Кроме того, в настоящее время в таежных регионах наблюдается значительная и разновекторная трансформация структуры локальных и зональных лепидоптерофаун под влиянием антропогенных факторов и текущих погодноклиматических изменений.

В статье проанализировано варьирование состава и таксономических показателей гипоарктической фауны булавоусых чешуекрылых в долготном направлении от Фенноскандии до Чукотки на территории Евразии и от Аляски до Лабрадора включительно на Североамериканском континенте. Для этой цели гипоарктическую зону мы разделили на 10 секторов, границы которых проводили, в основном, по общепринятым физико-географическим рубежам (таблица).

Статья основана на материалах авторов, собранных на севере европейской части России и севере Средней Сибири в период с 1993 по 2022 г., а также на анализе фаунистических обзоров

Papilionoidea по крупным регионам Евразии и Северной Америки, и многочисленных работ по субрегиональным, зональным и локальным фаунам, фаунам национальных и административных территориальных образований, полностью или частично расположенных в зоне Гипоарктики [4–16].

Общая картина фаунистических связей определялась с помощью процедуры кластерного анализа. В качестве показателя соответствия использовался индекс Жаккара. Графически иерархическая классификация отображалась в виде дендрограммы, построенной методом присоединения по средней арифметической (невзвешенной) оценке сходства [17]. Расчеты и построение дендрограммы выполнены с помощью компьютерной программы Past v.4.0 [18].

В качестве показателей, характеризующих таксономическое разнообразие, взяты «пропорции фауны»: среднее число видов в семействе (в/с), видов в роде (в/р) и родов в семействе (р/с) и представленность таксона на изучаемой территории. Для богатых биот характерны повышенные значения данных показателей. Соотношение числа видов и родов отражает основные фауногенетические тенденции: низкая видовая насыщенность родов может свидетельствовать о преобладании аллохтонных процессов в становлении фауны. Представленность (% от мирового богатства таксона) – весьма интересный и информативный показатель, позволяющий судить, насколько успешно таксономическая группа освоила условия окружающей среды той или иной территории [19, 20].

Для характеристики гетерогенности ландшафтно-зональной структуры гипоарктических фаун Papilionoidea мы

Показатели таксономического разнообразия гипоарктических фаун булавоусых чешуекрылых Евразии и Северной Америки*

Indexes of taxonomic diversity of the hypoarctic butterfly faunas of Eurasia and North America*

Географический сектор	Число		Число видов в семействе						Пропорции фауны			%	Iz
	видов	Р родов	Pr	L	N	S	H	в/с	в/р	р/с			
Фенноскандия	46	23	–	6	11	15	10	4	7.7	2.0	3.8	0.23	0.50
Русская равнина	52	21	–	4	11	19	14	4	8.6	2.5	3.5	0.27	0.54
Уральская горная страна	60	23	1	6	11	19	18	5	10.0	2.6	3.8	0.32	0.43
Западно-Сибирская равнина	45	19	–	5	7	17	12	4	7.5	2.4	3.2	0.24	0.47
Север Средней Сибири	59	23	2	10	8	19	16	4	9.8	2.6	3.8	0.31	0.37
Северо-Восточная Сибирь	49	19	4	9	3	17	15	4	8.2	2.6	3.0	0.26	0.24
Север Дальнего Востока	54	22	3	9	5	19	18	3	9.0	2.5	3.5	0.29	0.29
Аляска	56	19	2	9	9	15	21	3	9.3	2.9	3.2	0.30	0.32
Северо-Запад Канады	66	25	1	15	11	15	24	4	11.0	2.6	4.2	0.35	0.36
Лабрадор	36	17	–	7	8	10	8	3	6.0	2.11	2.8	0.19	0.41

Примечание. * – с учетом только коренных видов.

Условные обозначения. P – Papilionidae, Pr – Pieridae, L – Lycaenidae, N – Nymphalidae, S – Satyridae, H – Hesperidae. % – представленность надсемейства в мировой фауне. Iz – индекс интразональности.

Note. * – taking into account only native species.

Symbols. P – Papilionidae, Pr – Pieridae, L – Lycaenidae, N – Nymphalidae, S – Satyridae, H – Hesperidae. % – percent in the world fauna. Iz – intrazonal index.

использовали простой показатель – индекс интразональности I_z , представляющий собой отношение числа видов, у которых зона экологического оптимума находится за пределами (как правило, южнее) гипоарктического пояса, к общему числу видов в фауне. Чем ниже значение этого индекса, тем более выражен «тундровый» облик гипоарктической фауны.

Таксономия и научная номенклатура булавоусых чешуекрылых в тексте приведены по Каталогу чешуекрылых России [15] с незначительными изменениями.

Результаты и их обсуждение

Видовое богатство гипоарктической фауны булавоусых чешуекрылых Евразии и Северной Америки в целом мы оцениваем в 140–150 видов из шести семейств. Коренными (имеющими устойчивые популяции в зональных и интразональных местообитаниях) могут считаться 125–130 представителей надсемейства (рис. 1), остальные являются сезонными мигрантами, небионтами, связанными исключительно с антропогенными условиями, или видами, чей статус обитания в высоких широтах остается неясным из-за крайне низкой численности и встречаемости.

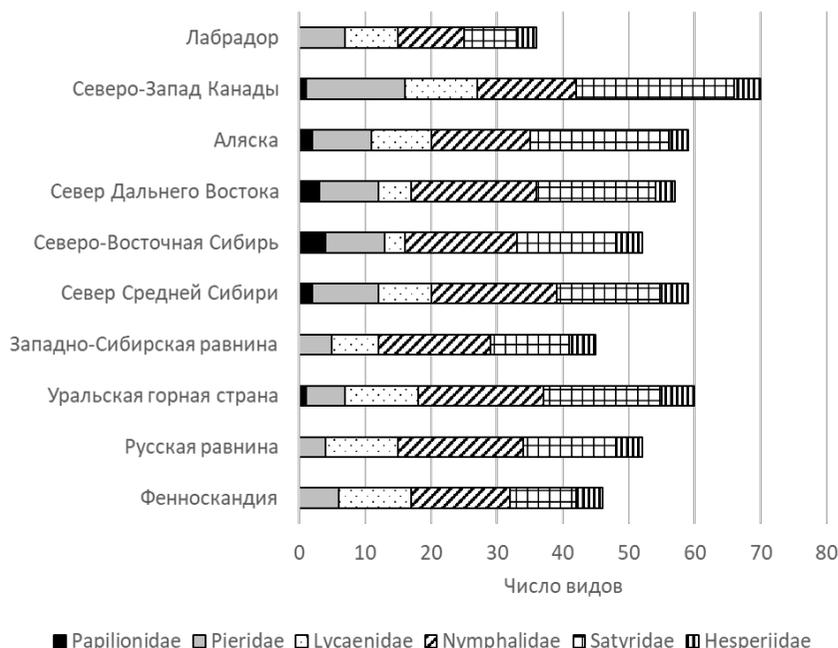


Рисунок 1. Таксономическая структура гипоарктических региональных фаун булавоусых чешуекрылых.

Figure 1. Taxonomic structure of the hypoarctic regional butterfly faunas.

Гипоарктическая фауна булавоусых чешуекрылых имеет ярко выраженные «нимфалоидные» черты: наиболее разнообразными являются близкие Nymphalidae и Satyridae, традиционно объединяемые зарубежными специалистами в одно семейство. Во всех региональных фаунах, как и в Гипоарктике вообще, на их долю приходится более половины видового состава.

Видовое богатство Papilionoidea региональных гипоарктических фаун составляет в среднем около 50 коренных видов (таблица). Меньше всего установлено видов булавоусых чешуекрылых на севере Лабрадора (36), наиболее богатыми, по нашей оценке, оказались региональ-

ные фауны Северо-Запада Канады (66), Урала (60), севера Средней Сибири (59), Аляски (56) и севера Дальнего Востока (56). Данные показатели зависят, прежде всего, от ландшафтно-зональной структуры территорий, уровня их антропогенного освоения и, естественно, несут следы влияния на формирование фаун поэтапного и разнонаправленного природного процесса в позднеледниковье и голоцене.

Ядро состава гипоарктической фауны Papilionoidea сформировано из арктических в широком смысле видов (эварктических, гемиарктических, собственно гипоарктических), распространенных в высоких широтах Евразии и Северной Америки (трансголарктических, субголарктических). Это желтушки *Colias hecla*, *C. palaeno*, *C. tyche*, перламутровки *Clossiana eunomia*, *C. freija*, *C. frigga*, *C. improba*, *C. chariclea*, *C. polaris*, сатириды *Coenonympha tullia*, *Erebia disa*, *E. fasciata*, *E. discoidalis*, *Oeneis bore*, *Oe. norna* и др. Однако уровень видового богатства фаун на регионально-секторном уровне во многом определяется представленностью комплекса интразональных видов. Последние не являются тундровыми, зона их экологического оптимума находится в умеренном поясе, в Заполярье они избегают плакорных сообществ и селятся в основном в пойменных местообитаниях или связаны здесь исключительно с антропогенными станциями.

В качестве ярких примеров таких видов голарктической фауны назовем червонца *Lycaena phlaeas*, перламутровку *Clossiana selene*, толстоголовку *Carterocephalus palaemon*, *Hesperia comma*.

Самый большой удельный вес интразональных элементов характеризует фауны крайнего севера Фенноскандии и Русской равнины: более половины видов в их составе не являются тундровыми. Близки к ним по значениям индекса интразональности гипоарктические фауны Урала, Западной Сибири, Лабрадора, наименьшие значения имеют фауны так называемого «берингийского» сектора: Северо-Восточной Сибири, севера Дальнего Востока и Аляски. Причины данного явления надо искать, прежде всего, в ландшафтно-климатических особенностях данных террито-

рий. На Русской и Западно-Сибирской равнинах богатый интразональный комплекс сформировался прежде всего за счет проникновения полизональных и температурных видов в гипоарктическую зону по речным коридорам Северной Двины, Мезени, Печоры, Оби и их главных притоков. Этот же фактор георазнообразия обеспечил и высокие значения индекса интразональности заполярной фауны Урала. Кроме того, в последние десятилетия здесь обозначился четкий тренд расселения видов из лесной зоны на север по антропогенным транспортным коридорам. Отепляющее влияние Гольфстрима, очевидно, является причиной того, что значительное число видов умеренно-

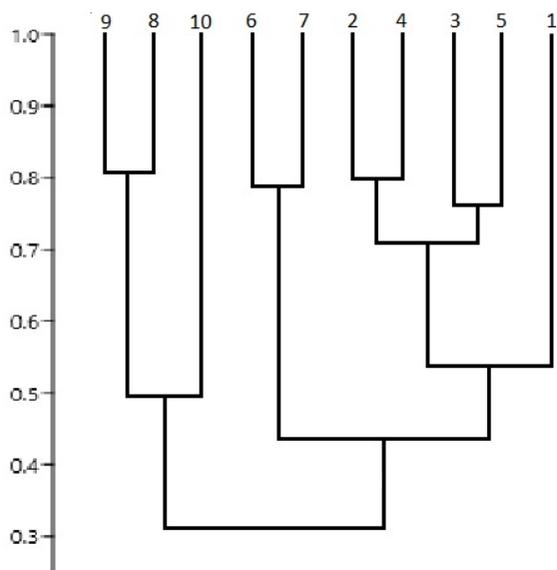


Рисунок 2. Дендрограмма сходства видового состава гипоарктических фаун булавоусых чешуекрылых: 1 – Фенноскандия; 2 – Русская равнина; 3 – Урал; 4 – Западно-Сибирская равнина; 5 – север Средней Сибири; 6 – Северо-Восточная Сибирь; 7 – север Дальнего Востока; 8 – Аляска; 9 – северо-запад Канады; 10 – Лабрадор.

Figure 2. Similarity dendrogram of the species composition of the hypoarctic butterfly faunas: 1 – Fennoscandia; 2 – Russian Plain; 3 – Ural; 4 – West Siberian Plain; 5 – North of the Central Siberia; 6 – North-Eastern Siberia; 7 – North of the Far East, 8 – Alaska, 9 – North-West of Canada, 10 – Labrador.

го пояса встречается к северу от Полярного круга в Фенноскандии. «Берингийские» регионы характеризуются сложным горным рельефом и континентальным климатом, поэтому булавоусые чешуекрылые из умеренного пояса проникают в гипоарктические районы здесь в значительно меньшей степени. Многие полизональные и температурные виды, традиционно относимые к транспалеарктам, по факту ограничены в своем распространении на восток западным побережьем Охотского моря, а на северо-востоке Сибири и севере Дальнего Востока не встречаются. Это относится, в частности, к белянке *Anthocharis cardamines*, голубянкам *Lycaena helle*, *L. hippothoe*, *Celastrina argiolus*, *Cupido minimus* и ряду других видов, которые в западных секторах Евразии играют заметную роль в гипоарктических фаунах Papilionoidea. Подобная картина наблюдается и на североамериканском континенте. Здесь коридорами в Заполярье для представителей температурного комплекса служат долины таких магистральных рек, как Маккензи и Юкон, однако горный рельеф Аляски ограничивает их выход на западное побережье полуострова.

Сравнение видового состава региональных гипоарктических фаун Papilionoidea методом кластерного анализа дало вполне ожидаемые результаты. На дендрограмме североамериканские фауны четко обособились от евразийских, уровень их сходства едва превысил 30 % (рис. 2). Евразийский кластер в свою очередь также разделился на две основные ветви: менее половины общих видов булавоусых чешуекрылых связывают фауны «берингийских» секторов с фаунами севера Средней, Западной Сибири и Европы. Обособление фенноскандинавской фауны выглядит вполне естественно: из всех сравниваемых фаун она кажется наименее «гипоарктической», скорее,

борео-монтанной. Фауны Русской и Западно-Сибирской равнин, Урала и севера Средней Сибири демонстрируют более высокий уровень сходства, прежде всего, за счет присутствия в их составе общих видов из так называемой «сибирской плеяды», западная граница ареалов которых проходит по восточным окраинам Русской равнины. Удельный вес «восточных» представителей в фаунах булавоусых чешуекрылых северо-востока Русской равнины и Урала составляет около 15 %. Среди них назовем такие виды, как перламутровки *Issoria eugenia*, *Clossiana angarensis*, *C. tritonia*, сатириды *Erebia jeniseiensis*, *E. fasciata*, *E. rossii*, *E. discoidalis*, *Oeneis magna*. Впервые эту биогеографическую особенность региона отметил английский орнитолог Г. Сибом, изучавший в конце XIX в. птиц Печорского края и образно назвавший его «Сибирью в Европе» [17]. О «сибирских» видах на северо-востоке Русской равнины и Урале упоминалось во многих зоологических и ботанических работах, а на материалах по чешуекрылым данной темы впервые коснулся Н.Я. Кузнецов в цикле работ по Арктике [18–20]. Следует отметить, что «сибирские» черты восточноевропейских лепидоптерофаун отчетливо проявляются именно в гипоарктическом поясе. Подавляющее большинство «восточных» чешуекрылых – гемиарктические и гипоарктические виды, распространенные в типичной и южной тундре, полосе лесотундры и частично в подзоне крайнесеверной тайги.

Фауны Урала и севера Средней Сибири обособились от равнинных за счет общей «монтанной» компоненты, которую составляют такие гольцовые и гольцово-альпийские виды, как парусник *Parnassius phoebus*, белянка *Pontia calidice*, перламутровки *Boloria alaskensis*, *Clossiana angarensis*, *C. tritonia*, сатириды *Erebia dabanensis*, *Oeneis magna*, *Oe. melissa*, *Oe. polixenes*. В роли дифференцирующих географических элементов среднесибирской фауны выступают белянки *Euchloe ochracea*, *E. creusa*, желтушка *Colias hyperborea*, чернушка *Erebia pawlowskii*, у которых западная граница распространения проходит по р. Енисей.

Обособление гипоарктических фаун булавоусых чешуекрылых Северо-Восточной Сибири и севера Дальнего Востока вызвано не только малым удельным весом интразональных видов, но и присутствием в их составе специфичных представителей «берингийского» пула, ареалы которых лежат в пределах данных географических секторов («берингийские» ареалы) и у многих видов еще доходят на запад до Средней Сибири, захватывают Аляску и северную часть Канадских Кордильер («мегаберингийские» ареалы). Это преимущественно монтанные виды, связанные со средне- и высокогорными местообитаниями: парусники *Parnassius arcticus*, *P. evermanni*, *Glaucopsyche lygdamus*, перламутровка *Clossiana erda*, сатириды *Erebia magdalena*, *E. fletcheri*, *E. anyuica*, *E. youngi*, *E. kozhanchikovi*, *Oeneis alpina*, уже упоминавшиеся белянки *Euchloe creusa*, *E. ochracea*, *Colias hyperborea*, сатирида *Erebia pawlowskii* и др.

На северо-западе североамериканского континента своеобразие гипоарктической фауны Papilionoidea во многом обусловлено наличием в их составе неарктических видов: желтушек *Colias philodice*, *C. pelidne*,

C. gigantea, голубянки *Lycaena dorcas*, перламутровок *Clossiana astarte*, *C. natazhati*, сатирид *Oeneis chryxus*, *Oe. uhleri*, *Erebia mackinleyensis*, *E. occulta*, *E. theano* и целого ряда представителей североамериканского полизонального и температурного комплексов. Дифференциации фаун по обе стороны Берингова пролива в определенной мере способствуют еще и викарирующие виды, некоторые из них ранее рассматривались как один вид: белянки *Euchloe ausonia* (Евразия) – *E. ausonides* (Америка), *Pontia callidice* (Евразия) – *P. occidentalis* (Америка), *Pieris napi* (Евразия) – *P. oleracea*, *P. marginalis*, *P. angelika* (Америка). В последние годы с помощью молекулярно-генетических методов исследователи пытаются обосновать видовую самостоятельность евразийских и североамериканских популяций сатирид *Erebia fasciata*, *E. discoidalis*, перламутровки *Clossiana selene* и др. Если это будет убедительно доказано, то уровень видовой дифференциации гипоарктических фаун булавоусых чешуекрылых Старого и Нового Света еще повысится.

Пропорции гипоарктических фаун булавоусых чешуекрылых (см. таблицу) свидетельствуют о преобладании аллохтонных процессов в их становлении на фоне сложных изменений природной обстановки в позднеледниковье и голоцене. Представленность комплекса Papilionoidea во всем гипоарктическом поясе – около 0.70 %, и даже при том, что для отдельных регионов этот показатель не превышает 0.35 % (см. таблицу), он вполне соответствует уровню представленности на Крайнем Севере многих прогрессивных и процветающих таксонов насекомых [19, 20].

Заключение

Уровень 120–130 постоянно обитающих видов и около 20 регулярных мигрантов и необионтов, связанных с антропогенными местообитаниями, очевидно, близок к максимуму разнообразия булавоусых чешуекрылых в условиях Гипоарктики. Богатство коренных видов в фаунах отдельных географических секторов примерно в два раза ниже и не сильно изменяется на меридиональном градиенте от Фенноскандии до Лабрадора. Заметнее разница между фаунами по соотношению в их составе интразональных и тундровых элементов. Меньшие значения индекса интразональности характеризуют фауны «берингийских» секторов, в европейских секторах наблюдается более интенсивное проникновение в гипоарктический пояс полизональных и температурных видов.

Ареалогический состав гипоарктической фауны Papilionoidea весьма пестрый. На долю циркумполярных (трансголарктических) видов приходится менее 15 %, в большей степени реализован целый ряд вариантов субголарктического распространения, в частности, можно выделить евро-западноамериканские, восточноевро-американские, урало-американские, урало-аляскинские ареалы. Более половины видов гипоарктической фауны булавоусых чешуекрылых характеризуются различными типами палеарктических, неарктических ареалов. Наибольшей спецификой обладает берингийский комплекс, состоящий преимущественно из монтанных и аркто-монтанных видов, ограниченных в распространении восточноазиат-

скими и западноамериканскими секторами. Это, очевидно, свидетельствует об интенсивных фауногенетических процессах в данных регионах на протяжении плейстоцена и голоцена и на примере булавоусых чешуекрылых еще раз демонстрирует ведущую роль Берингии в становлении современной гипоарктической фауны.

Проведенный анализ регионально-секторной дифференциации фауны булавоусых чешуекрылых в высоких широтах Евразии и Северной Америки в целом подтвердили выводы, сделанные нами ранее [2]. На данном этапе, во многом повторяя, их можно сформулировать следующим образом. Невысокий удельный вес циркумполярных (трансголарктических) видов, разнообразие субголарктических, палеарктических и неарктических типов распространения в сочетании с различной степенью проникновения в отдельных секторах полизональных и температурных видов свидетельствуют о весьма высокой гетерогенности гипоарктической фауны Papilionoidea. Типы долгого распространения булавоусых чешуекрылых Гипоарктики лишь незначительно уступают по разнообразию таковым в умеренном географическом поясе. Таким образом, на примере булавоусых чешуекрылых зоогеографическое единство Гипоарктики отчетливо не проявляется.

Литература

1. Чернов, Ю. И. Дневные бабочки в фауне Арктики / Ю. И. Чернов, А.Г. Татаринцов // Зоологический журнал. – 2006. – Т. 85, вып. 10. – С. 1205–1229.
2. Чернов, Ю. И. Ландшафтно-зональное распределение видов арктической биоты / Ю. И. Чернов, Н. В. Матвеева // Успехи современной биологии. – 2002. – Т. 122, вып. 1. – С. 26–45.
3. Куренцов, А. И. Зоогеография Дальнего Востока на примере распространения чешуекрылых / А. И. Куренцов. – Ленинград : Наука, 1974. – 160 с.
4. Коршунов, Ю. П. Булавоусые чешуекрылые Полярного Урала, Ямала, Таймыра / Ю. П. Коршунов, С. В. Ельшин, Г. С. Золотаренко // Членистоногие Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск, 1985. – С. 93–105.
5. Scott, J. A. The Butterflies of North America. A Natural History and Field Guide / J. A. Scott. – Stanford, 1986. – 583 p.
6. Layberry, R. A. The Butterflies of Canada / R. A. Layberry, P. W. Hall, D. J. Lafontaine. – Toronto : University of Toronto Press, 1998. – 280 p.
7. Коршунов, Ю. П. Булавоусые чешуекрылые Северной Азии / Ю. П. Коршунов. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2002. – 424 с.
8. Gorbunov, P. The Butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in Nature / P. Gorbunov, O. Kosterin. – Moscow : Rodina and Fodio ; Cheliabinsk: Gallery Fund, 2003. – Vol. 1. – 392 p.
9. Gorbunov, P. The Butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in Nature / P. Gorbunov, O. Kosterin. – Moscow : Rodina and Fodio, 2007. – Vol. 2. – 408 p.
10. Львовский, А. Л. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы / А. Л. Львовский, Д. В. Моргунов. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2007. – 443 с.

11. Tshikolovets, V. V. Butterflies of Europe and the Mediterranean area / V. V. Tshikolovets. – Pardubice : Tshikolovets Publications, 2011. – 544 p.
12. Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России / В. В. Аникин [и др.]; под ред. С. Ю. Синева. – Санкт-Петербург : Зоологический институт РАН, 2019. – 448 с.
13. Песенко, Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – Москва : Наука, 1982. – 288 с.
14. Hammer, Ø. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis / Ø. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan. – Palaeontologia Electronica. – 2001. – 4 (1). – 9 p.
15. Чернов, Ю. И. Природная зональность и животный мир суши / Ю. И. Чернов. – Москва : Мысль, 1975. – 222 с.
16. Чернов, Ю. И. Биота Арктики : таксономическое разнообразие / Ю. И. Чернов // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 81, вып. 12. – С. 1411–1431.
17. Seebohm, H. Siberia in Europe: a visit to the valley of the Petchora, in North-East Russia : with description of the natural history, migration of birds, etc. / H. Seebohm. – London : John Murray, 1880. – 311 p.
18. Kuznetsov, N.J. Some new Eastern and American elements in the Lepidoptera fauna of Polar Europe / N.J. Kuznetsov // Doklady AN SSSR. Series A [Reports of the USSR Academy of Sciences. Series A]. – 1925. – P. 119–122.
19. Kuznetsov, N. J. The origin of the Lepidopterous fauna of the Arctic Eurasia / N. J. Kuznetsov // Arctica. – 1935. – № 3. – P. 115–138.
20. Кузнецов, Н. Я. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение (преимущественно на основе материала по чешуекрылым) / Н. Я. Кузнецов // Труды Зоологического института АН СССР. – 1938. – Т. 5. – С. 1–85.
6. Layberry, R. A. The Butterflies of Canada / R.A. Layberry, P. W. Hall, D. J. Lafontaine. – Toronto : University of Toronto Press, 1998. – 280 p.
7. Korshunov, Yu. P. Bulavousye cheshuekrylye Severnoj Azii [Butterflies of North Asia] / Yu. P. Korshunov. – Moscow : Tovarishchestvo nauchnyh izdanij KMK, 2002. – 424 p.
8. Gorbunov, P. The Butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in Nature / P. Gorbunov, O. Kosterin – Moscow : Rodina and Fodio; Cheliabinsk: Gallery Fund, 2003. – Vol. 1. – 392 p.
9. Gorbunov, P. The Butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in Nature / P. Gorbunov, O. Kosterin – Moscow : Rodina and Fodio, 2007. – Vol. 2. – 408 p.
10. Lvovski, A. L. Bulavousye cheshuekrylye Vostochnoj Evropy [Butterflies of East Europe] / A. L. Lvovski, D. V. Morgun. – Moscow : Tovarishchestvo nauchnyh izdanij KMK, 2007. – 443 p.
11. Tshikolovets, V. V. Butterflies of Europe and the Mediterranean area / V. V. Tshikolovets. – Pardubice : Tshikolovets Publications, 2011. – 544 p.
12. Katalog cheshuekrylyh (Lepidoptera) Rossii [Catalogue of the Lepidoptera of Russia] / V. V. Anikin [et al.]; ed. S. Yu. Sinev. – Saint-Petersburg : Zoologicheskij institut RAN, 2019. – 448 p.
13. Pesenko, Yu. A. Principy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyah [Principles and methods of quantitative analysis in faunal studies] / Yu. A. Pesenko. – Moscow : Nauka, 1982. – 288 p.
14. Hammer, Ø. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis / Ø. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // Palaeontologia Electronica. – 2001. – № 4 (1). – 9 p.
15. Chernov, Yu. I. Prirodnaya zonal'nost' i zhivotnyj mir sushi [Natural zonality and wildlife of the land] / Yu. I. Chernov. – Moscow : Mysl', 1975. – 222 p.
16. Chernov, Yu. I. Biota Arktiki: taksonomicheskoe raznoobrazie [Arctic Biota: taxonomic diversity] / Yu. I. Chernov // Zoologicheskij zhurnal [Zoological Journal]. – 2002. – Vol. 81, № 12. – P. 1411–1431.
17. Seebohm, H. Siberia in Europe: a visit to the valley of the Petchora, in North-East Russia; with description of the natural history, migration of birds, etc. / H. Seebohm. – London : John Murray, 1880. – 311 p.
18. Kuznetsov, N. J. Some new Eastern and American elements in the Lepidoptera fauna of Polar Europe / N. J. Kuznetsov // Doklady AN SSSR. Series A [Reports of the USSR Academy of Sciences. Series A]. – 1925. – P. 119–122.
19. Kuznetsov, N. J. The origin of the Lepidopterous fauna of the Arctic Eurasia / N. J. Kuznetsov // Arctica. – 1935. – № 3. – P. 115–138.
20. Kuznetsov, N. J. Arkticheskaya fauna Evrazii i ee proiskhozhdenie (preimushchestvenno na osnove materiala po cheshuekrylym) [The Arctic fauna of Eurasia and its origin (mainly based on the material on Lepidoptera)] / N. J. Kuznetsov // Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR [Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences]. – 1938. – Vol. 5. – P. 1–85.

References

1. Chernov, Yu. I. Dnevnye babochki v faune Arktiki [Butterflies in the fauna of the Arctic] / Yu. I. Chernov, A. G. Tatarinov // Zoologicheskij zhurnal [Zoological Journal]. – 2006. – Vol. 85, № 10. – P. 1205–1229.
2. Chernov, Yu. I. Landshaftno-zonal'noe raspredelenie vidov arkticheskoy bioty [Landscape-zonal distribution of Arctic biota species] / Yu. I. Chernov, N.V. Matveeva // Uspekhi sovremennoj biologii [Biology Bulletin Reviews]. – 2002. – Vol. 122, № 1. – P. 26–45.
3. Kurentsov, A. I. Zoogeografiya Dal'nego Vostoka na primere rasprostraneniya cheshuekrylyh [Zoogeography of the Far East on the example of the Lepidoptera] / A. I. Kurentsov. – Leningrad : Nauka, 1974. – 160 p.
4. Korshunov, Yu.P. Bulavousye cheshuekrylye Polyarnogo Urala, Yamala, Tajmyra [Butterflies of the Polar Urals, Yamal, Taimyr] / Yu. P. Korshunov, S. V. Elshin, G. S. Zolotareno // Chlenistonogie Sibiri i Dal'nego Vostoka [Arthropods of Siberia and the Far East]. – Novosibirsk, 1985. – P. 93–105.
5. Scott, J. A. The Butterflies of North America. A Natural History and Field Guide / J. A. Scott. – Stanford, 1986. – 583 p.

Благодарность (госзадание)

Работа выполнена в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН в рамках государственного задания по теме «Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения» (№ государственной регистрации 122040600025-2).

Информация об авторах:

Татаринов Андрей Геннадьевич – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник отдела экологии животных Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; // iD ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9990-395X> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: tatarinov.a@ib.komisc.ru).

Кулакова Оксана Ивановна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела экологии животных Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; // iD ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9926-1141> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: kulakova@ib.komisc.ru).

About the authors:

Andrey G. Tatarinov – Doctor of Sciences (Biology), Leading Researcher of the Department of Animal Ecology at the Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; // iD ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9990-395X> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: tatarinov.a@ib.komisc.ru).

Oksana I. Kulakova – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher of the Department of Animal Ecology at the Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; // iD ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9926-1141> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: kulakova@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

Татаринов, А. Г. Долготная дифференциация гипоарктической фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionoidea) / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2023. – № 6 (64). – С. 14–20.

For citation:

Tatarinov, A. G. Dolgotnaya differentsiatsiya gipoarkticheskoi fauny bulavouslykh cheshuekrylykh (Lepidoptera, Papilionoidea) [Longitude differentiation of the hypoarctic butterfly fauna (Lepidoptera, Papilionoidea)] / A. G. Tatarinov, O. I. Kulakova // Proceedings of the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2023. – № 6 (64). – P. 14–20.

Дата поступления статьи: 18.05.2023

Прошла рецензирование: 15.06.2023

Принято решение о публикации: 04.07.2023

Received: 18.05.2023

Reviewed: 15.06.2023

Accepted: 04.07.2023

Modeling a new form of oil-oxidizing preparations in the form of cell agglomerates of mixed cultures of microorganisms stabilized by polyelectrolytes and salts of higher fatty acids

D. V. Tarabukin, T. N. Shchemelinina,
E. M. Anchugova, M. Y. Markarova

Institute of Biology, Federal Research Center Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar
dim1822@yandex.ru

Abstract

The efficiency of application of cationic polyacrylamide and its hydrophobized derivative at the stage of cell biomass separation from the cell cultures fluid is estimated. Cells of oil-degrading microorganisms obtained from mixed culture fluid by flocculation and flotation retain their viability for further use in the treatment of oil-contaminated soils under non-sterile conditions. The application of a new form of oil-oxidizing preparation resulted in a 40 % reduction of total petroleum hydrocarbon content in the contaminated soil.

Keywords:

hydrocarbon-oxidizing microorganisms, oil pollution, flocculation, polyelectrolytes

Introduction

Both yeast and bacteria can act as biological agents in the composition of biopreparation to eliminate oil pollution [1–4]. Highly concentrated cell biomass from culture liquid can be obtained using microporous membranes in special, rather expensive installations where tangential flow filtration is implemented [5, 6]. The methods of centrifugation and separation [7] are widely used but they can result in additional energy consumption. A method for the rapid separation of yeast using magnetic nanoparticles is also described [8]. The spray drying method leads to the death of a significant number of living cells due to the thermal denaturation of cellular proteins. Thus, the development of microbial biopreparations consisting of specialized biological agents for the prompt solution of the problems of protecting and restoring the environment is relevant and economically feasible. The aim of the work is to obtain a biopreparation with oil-oxidizing properties in the aggregated form using flocculants, as

Разработка новой формы нефтеокисляющих препаратов в виде агломератов клеток смешанных культур микроорганизмов, стабилизированных полиэлектролитами и солями жирных кислот

Д. В. Тарабукин, Т. Н. Щемелинина,
Е. М. Анчугова, М. Ю. Маркарова

Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар
dim1822@yandex.ru

Аннотация

Проведена оценка эффективности применения катионного полиакриламида и его гидрофобного производного на стадии отделения биомассы клеток от культуральной жидкости. Клетки микроорганизмов-нефтедеструкторов, полученных из смешанной культуры с помощью флокуляции и флотации, сохраняют жизнеспособность для дальнейшего использования при обработке нефтезагрязненных почв в нестерильных условиях. Применение новой формы нефтеокисляющего биопрепарата приводило к снижению содержания нефтепродуктов в загрязненной почве на 40 %.

Ключевые слова:

нефтеокисляющие микроорганизмы, нефтяное загрязнение, флокуляции, полиэлектролиты

well as to assess its biotechnological potential on sample of oil-contaminated soils.

Materials and methods

The soil yeast strain *Rhodotorula glutinis* VKM Y-2993D and bacterial strain *Pseudomonas libanensis* VKM B-3041D were used in this work. The strains of microorganisms were cultivated in 250 cm³ flasks at 20°C in the sterile semisynthetic medium containing mineral salts (3 g NaNO₃, 1 g K₂HPO₄, 0.5 g MgSO₄, 0.5 g KCl, and 0.01 g FeSO₄ per dm³ water) and sucrose (20 g per dm³ water) as a carbon source. The volume of cultivation medium was 150 cm³. The cell titer for *R. glutinis* culture on the fifth day was 1.3×10⁷ CFU cm³. The cell titer for *P. libanensis* culture on the fifth day was 1.5×10⁹ CFU cm³. The fluorescent photos were obtained using the Axiovert 200 M microscope equipped with the digital camera

AxiCam ERc 5s under the hundredfold magnification. Before the fluorescence microscopy manipulations, the specimens were stained with acridine orange and fluorescein diacetate, and then washed with distilled water through a nozzle equipped with a 0.25 μm microporous membrane. The cationic polyacrylamide (cPAA) C-8380 Specfloc (China) was used as a flocculant. The sodium salt of stearic acid was used as hydrophobic modifiers of cPAA.

The efficiency of biopreparations was evaluated on soil contaminated with oil products. The soil was mainly a sand-gravel mixture sampled in the railway area in Syktyvkar. Two flasks (volume 250 cm^3) were filled with 20 g air-dry soil samples. 100 cm^3 tap water, 50 mg NaNO_3 , 20 mg K_2HPO_4 , and 10 mg MgSO_4 were added to each flask. The new form of oil-oxidizing preparation (0.3 g) was added to one flask. The flasks were placed in an orbital shaker to mix the contents for 8 days at 150 rpm. At the end of the treatment process, the residual content of total petroleum hydrocarbons (TPH) in soil samples was evaluated. All variants of the experiments were performed three times. The content of TPH was determined by the gravimetric method [9]. The initial TPH concentration in samples was 15 ± 1.6 mg/g air-dry soil. Statistical calculations were performed using the standard Excel tools.

Results and discussion

To optimize the yeast cell obtaining process we proposed the use of a polyelectrolyte – cPAA. Polyelectrolytes are widely used for wastewater treatment, and the choice of one or another flocculant is determined by the surface charge of polluting particles [10]. The surface charge of *R. glutinis* cell is negative, which is confirmed by the formation of large flocculated complexes after the addition of cPAA. After water-dilution of 100 cm^3 *R. glutinis* culture fluid sampled on the fifth day of cultivation with water to 200 cm^3 , 0.1 % solution of cPAA was added to the mixture in 1 cm^3 portions until cell flocculation was complete. Finally, we obtained 45 ± 50 cm^3 of polymer solution. The yield of air-dry *R. glutinis* biomass from 100 cm^3 of culture fluid was 0.64 ± 0.05 g. Large flakes formed by the process were well filtered through the fibrous polyester material.

There are certain difficulties in obtaining concentrated biomass with the use of such polyelectrolytes as cPAA for the *P. libanensis* bacterial culture. Some species of the *Pseudomonas* genus and many other oil-degrading bacteria are known to be able to synthesize biosurfactants that facilitate the diffusion of hydrocarbons into cells [11]. Biosurfactants are usually glycolipids or lipopolysaccharides [12], shielding from charged particles, and therefore the cells are sufficiently inert to polyelec-

trolytes like hydrophilic ionic polyacrylamides. To form the concentrated bacterial biomass, we proposed to use combinations of cPAA and salt based on alkali metal and higher fatty acid (SAF). The cPAA contains usually a tertiary amine as a cationic group, a chloride or methyl sulfate group as an anion. If the polymer used is mixed with SAF, ion exchange occurs resulting in cPAA acquirement of fatty acid residues and formation of water-insoluble complex with bacteria cells captured. Due to the hydrophobic nature of complexes obtained it is more reasonable to use the flotation method. In our case, solution of sodium salt of stearic was used as the commercially available hydrophobic modifier of cPAA.

50 cm^3 0.5 % solution SAF and 20 ml 0.1 % solution cPAA was added to 100 cm^3 *P. libanensis* culture fluid after five cultivation days. The suspension was stirred until the bacterial complexes appeared and then bubbled with air until the foam completely removed. The resulting yield of the bacterial complex was 0.25 ± 0.04 g from 100 cm^3 of the culture fluid.

The similar procedure was carried out with a mixed culture obtained after five days of cultivation. At the first stage (Figure 1), a positively charged polyelectrolyte interacted with oppositely charged functional groups of the cell wall of yeast cells. Bacteria with lipophilic surface properties did not participate in the formation of primary agglomerates. The unused part of the flocculant, due to the introduction of salts of higher fatty acids, was subjected to hydrophobic modification. As a result, hydrophobic micelles were formed with the capture of bacteria together with the final form of the biological product with the primary agglomerates of yeast cells.

The yield of mixed agglomerates (MA) was 0.67 ± 0.04 g from 100 cm^3 culture fluid. The high product yield from the mixed culture fluid *via* flotation indicates that the yeast com-

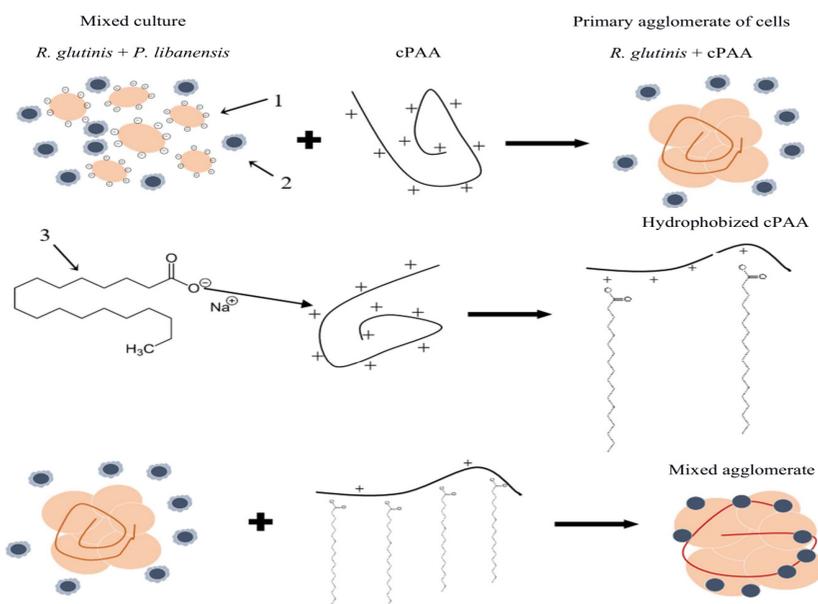


Figure 1. Scheme of the process of molecular design of a new type of oil-oxidizing biological products based on the principles of the interaction of polyelectrolytes and hydrophobic aggregation (1 – yeast cell; 2 – bacterial cell surrounded by hydrophobic biosurfactant; 3 – sodium stearate).

Рисунок 1. Схема процесса молекулярного проектирования нового типа нефтеокисляющих биопродуктов, основанного на принципах взаимодействия полиэлектролитов и агрегации гидрофобных элементов (1 – дрожжевая клетка; 2 – бактериальная клетка, окруженная гидрофобным биосурфактантом; 3 – стеарат натрия)

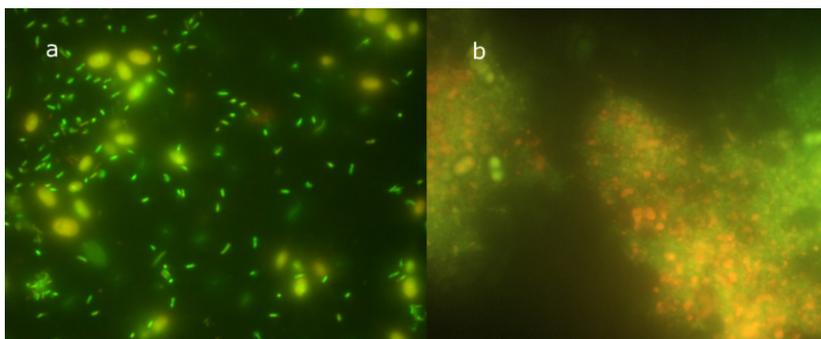


Figure 2. Photo of *R. glutinis* and *R. libanensis* in the mixed culture fluid (a) and MA after flotation (b). Excitation at $\lambda=450\text{--}480$ nm, radiation area at $\lambda=500\text{--}600$ nm.

Рисунок 2. Микрофотография *R. glutinis* и *R. libanensis* в смешанной культуре (а) и агломераты клеток (б). Возбуждение при $\lambda=450\text{--}480$ нм, зона излучения при $\lambda=500\text{--}600$ нм.

bined with bacterial strain forms the microbial complex enriched with the cell biomass, in contrast to single strains. It is likely that there is an interaction of cPAA with yeast cells in mixed cultures with formation of large cell aggregates and their subsequent capture together with bacteria into microbial complexes. Fluorescent microscopy revealed the presence of living bacterial and yeast cells in MA (Figure 2).

The efficiency assessment of the obtained biopreparation for the treatment of oil-contaminated soils revealed a significant decrease ($\approx 40\%$, $p < 0.05$) in content of TPH in the target soil sample compared to the control without MA addition ($\approx 10\%$, $p > 0.05$). So, this study clearly demonstrates that it is possible to obtain high-value microbial preparations without use of expensive and complicated equipment. The methods developed can be used to remediate accidental oil spills on or near the soil surface.

References

- Hassavfnshahian, M. Isolation and characterization of two crude oil-degrading yeast strains, *Yarrowia lipolytica* PG-20 and PG-32, from the Persian Gulf / M. Hassanshahian, H. Tebyanian, S. Cappello // *Marine Pollution Bulletin*. – 2012. – № 64. – P. 1386–1391.
- Biodegradation and detoxification of aliphatic and aromatic hydrocarbons by new yeast strains / M. Hashem, S. A. Alamri, S. A. A. Al-Zomyh, S. A. Alrumman // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. – 2018. – № 151. – P. 28–34.
- Ausheva, Kh. A. Development of a bacterial preparation based on immobilized cells / Kh. A. Ausheva, D. A. Goncharuk, E. S. Babusenko, S. A. Nekhaev, Z. S. Sulytsova [et al.] // *Theoretical Foundations of Chemical Engineering*. – 2008. – № 5. – P. 767–773.
- Onwurah, I. NE. Role of diazotrophic bacteria in the bioremediation of crude oil-polluted soil / I. NE. Onwurah // *Journal of Chemical Technology and Biotechnology*. – 1999. – Vol. 74, № 10. – P. 957–964.
- Mercier, M. Yeast suspension filtration: flux enhancement using an upward gas/liquid slug flow application to continuous alcoholic fermentation with cell recycle / M. Mercier, C. Maranges, C. Fonade, C. Lafforgue-Delorme // *Biotechnology and Bioengineering*. – 1998. – Vol. 58, № 1. – P. 47–57.
- Lee, S. S. Microfiltration of recombinant yeast cells using a rotating disk dynamic filtration system / S. S. Lee, A. Burt, G. Rusotti, B. Buckland // *Biotechnology and Bioengineering*. – 1995. – Vol. 48, № 4. – P. 386–400.
- Perez-Torrado, R. Yeast biomass, an optimized product with myriad applications in the food industry / R. Perez-Torrado, E. Gamero, R. Gomez-Pastor, E. Garre, A. Aranda, E. Matallana // *Trends in Food Science & Technology*. – 2015. – № 46. – P. 167–175.
- Berovic, M. A new method for the rapid separation of magnetized yeast in sparkling wine / M. Berovic, M. Berlot, S. Kralj, D. Makovec // *Biochemical Engineering Journal*. – 2014. – № 88. – P. 77–84.
- Tarabukin, D. V. Assessment of the lowland bog biomass for ex situ remediation of petroleum-contaminated soils / D. V. Tarabukin // *Environments*. – 2020. – Vol. 7 (86). – P. 1–11. – DOI: 10.3390/environments7100086.
- Moud, A. A. Polymer based flocculants: Review of water purification applications / A. A. Moud // *Journal of Water Process Engineering*. – 2022. – № 48 (7). – DOI : 10.1016/j.jwpe.2022.102938.
- Satpute, S. K. Methods for investigating biosurfactants and bioemulsifiers: a review / S. K. Satpute, A. G. Banpurkar, P. K. Dhakephalkar, I. M. Banat, B. A. Chopade // *Critical Reviews in Biotechnology*. – 2010. – Vol. 30, № 2. – P. 127–144.
- Varjani, S. J. Critical review on biosurfactant analysis, purification and characterization using rhamnolipid as a model biosurfactant / S. J. Varjani, V. N. Upasani // *Biore-source Technology*. – 2017. – № 232. – P. 389–397.

Acknowledgements

This work was financially supported by 122040600019-1.

About the authors:

Dmitriy V. Tarabukin – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Laboratory of Biochemistry and Biotechnology, Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus AuthorID: 57195565098, ORCID: 0000-0001-8572-4902 (Institute of Biology,

Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: dim1822@yandex.ru).

Tatiana N. Shchemelinina – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Laboratory of Biochemistry and Biotechnology, Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID 56711948200, <https://orcid.org/0000-0002-4052-6424> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: tatyana_komi@mail.ru).

Elena M. Anchugova – Junior Researcher of the Laboratory of Biochemistry and Biotechnology, Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID 56711975900, <https://orcid.org/0000-0002-7912-3518> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: anchugova@ib.komisc.ru).

Maria Yu. Markarova – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Laboratory of Biochemistry and Biotechnology, Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID 6507043630, <https://orcid.org/0000-0002-7951-2222> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: myriam@mail.ru).

Информация об авторах:

Тарабукин Дмитрий Валерьянович – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории биохимии и биотехнологии Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 57195565098, ORCID: 0000-0001-8572-4902 (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: dim1822@yandex.ru).

Щемелинина Татьяна Николаевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории биохимии и биотехнологии Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID – 56711948200, <https://orcid.org/0000-0002-4052-6424> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: tatyana_komi@mail.ru).

Анчугова Елена Михайловна – младший научный сотрудник лаборатории биохимии и биотехнологии Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID – 56711975900, <https://orcid.org/0000-0002-7912-3518> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: anchugova@ib.komisc.ru).

Маркарова Мария Юрьевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории биохимии и биотехнологии Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID – 65070436300, <https://orcid.org/0000-0002-7951-2222> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: myriam@mail.ru).

For citation:

Tarabukin, D. V. Modeling a new form of oil-oxidizing preparations in the form of cell agglomerates of mixed cultures of microorganisms stabilized by polyelectrolytes and salts of higher fatty acids / D. V. Tarabukin, T. N. Shchemelinina, E. M. Anchugova, M. Yu. Markarova // Proceedings of the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2023. – № 6 (64). – P. 21–24.

Для цитирования:

Тарабукин, Д. В. Разработка новой формы нефтеокисляющих препаратов в виде агломератов клеток смешанных культур микроорганизмов, стабилизированных полиэлектролитами и солями жирных кислот / Д. В. Тарабукин, Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова, М. Ю. Маркарова // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2023. – № 6 (64). – С. 21–24.

Received: 06.03.2023

Reviewed: 06.03.2023

Accepted: 07.07.2023

Дата поступления статьи: 06.03.2023

Прошла рецензирование: 06.03.2023

Принято решение о публикации: 07.07.2023

Зообентос притоков верхнего течения реки Северной Двины

М. А. Студёнова, И. И. Студёнов, А. Г. Завиша

Северный филиал ФГБНУ «ВНИРО»,
г. Архангельск
Studenova@severniro.ru,
IStudenov@yandex.ru

Аннотация

Публикуются результаты исследований зообентоса девяти притоков верхнего течения р. Северной Двины. Установлено, что бентофауна представлена 20 таксонами беспозвоночных. Количество таксонов по исследованным водным объектам колебалось от 4 до 19. Численность беспозвоночных в реках варьировала от 125 до 14 375 экз./м², составив в среднем 4934±1651 экз./м². Биомасса беспозвоночных в реках различалась в диапазоне от 0.1 г/м² в р. Кодиме до 28.8 г/м² в р. Авнуге, составив в среднем 5.9±3.1 г/м². На основании индекса Е. В. Балушкиной установлено, что шесть из исследованных рек – умеренно загрязненные водотоки (индекс 2.9–6.5), три реки – Юмиз, Кодима и Евда – относятся к загрязненным.

Ключевые слова:

река Северная Двина, притоки, зообентос, таксономический состав, численность, биомасса

Введение

Экосистемы притоков верхнего течения р. Северной Двины ранее не изучались, материалы по зообентосу представлены впервые. В 2021 г. Северный филиал ФГБНУ «ВНИРО» провел исследования некоторых притоков, экологическая ситуация на которых оценивалась по показателям развития зообентоса. Пробы отбирались на наиболее стабильных участках русла (в основном на перекатах с каменистым грунтом), где состав донного населения наиболее разнообразен и дает полное представление о состоянии водного объекта [1].

Цель данной работы – описание бентосных сообществ притоков верхнего течения р. Северной Двины.

Район исследований

Северная Двина образуется слиянием рек Сухоны и Юг и впадает в Двинскую губу Белого моря. До впадения р. Вычегды называется Малой Северной Двиной, а после впадения р. Вычегды – Большой Северной Двиной. Общая протяженность р. Северной Двины – 744 км, в том числе Малой – 74 км, Большой – 670 км [2]. Площадь северодвинского водосбора – 357 тыс. км², из них порядка 80 % приходится на леса, 8 % – на болота, 0.4 % – на 17 602 озера,

Zoobenthos in the tributaries of the Northern Dvina River upper part

M. A. Studenova, I. I. Studenov, A. G. Zavisha

Northern Branch of the Russian Federal Research Institute of Fishery and Oceanography,
Arkhangelsk
Studenova@severniro.ru,
IStudenov@yandex.ru

Abstract

The investigation results of zoobenthos in nine tributaries of the Northern Dvina River upper part are discussed. Benthic fauna includes 20 invertebrate taxons. The number of taxons for the studied water streams ranges from 4 to 19. The number of invertebrates in the rivers ranges from 125 to 14 375 inds./m² being 4934±1651 inds./m² on the average. The biomass of invertebrates in the rivers varies from 0.09 g/m² in the Kodima River to 28.77 g/m² in the Avnyuga River averaging 5.9±3.1 g/m². By the index of E.V. Balushkina, six of the studied rivers have been determined as moderately polluted streams (the index value 2.9–6.5) and three of them (Yumizh, Kodima and Evda) – as polluted streams.

Keywords:

the Northern Dvina River, tributaries, zoobenthos, taxonomic composition, number, biomass

остальные территории относятся к пойменным лугам и антропогенному ландшафту. Речная сеть развита очень сильно – в ее состав входит 61 878 рек и ручьев, средняя густота речной сети по бассейну составляет 0.58 км/км² [3]. Русло р. Северной Двины условно разделяется на три участка между впадениями главных притоков: верхнее течение (от устья р. Вычегды до устья р. Ваги), среднее (от устья р. Ваги до устья р. Пинеги) и нижнее течение, или устьевая область (от устья р. Пинеги до вершины дельты р. Северной Двины). В 2021 г. выполнен сбор бентосных проб на девяти притоках, впадающих в р. Северную Двину в ее верхнем течении, на участке от 442 до 652 км устья (табл. 1).

Материалы и методы

На всех исследованных притоках бентосные пробы собирались на одной гидробиологической станции (рис. 1). Сбор проб выполнялся модифицированным пробоотборником Сарбера с площадью захвата 0.04 м² [4]. Пробы отбирались, как правило, в средней части русла и у обоих берегов. На малых водотоках с шириной русла менее 5 м пробы отбирали только в средней части русел. Первичную

Таблица 1
Основные гидрографические характеристики притоков верхнего течения реки Северной Двины

Table 1
The main hydrographic characteristics of the tributaries of the upper part of the Northern Dvina River

№ п/п	Название притока, река	Длина реки, км	Расстояние от устья р. Северной Двины до устья притока, км	Площадь водосборного бассейна, км ²	С какого берега впадает
1	Кодима	182	442	1570	левый
2	Юмиж	180	445	1220	левый
3	Ноза	44	484	не определена	левый
4	Сойга	110	502	не определена	левый
5	Авнюга	32	543	571	левый
6	Уфтюга	236	547	6300	правый
7	Лябла	48	616	213	левый
8	Евда	59	624	329	левый
9	Вонгода	58	652	352	левый

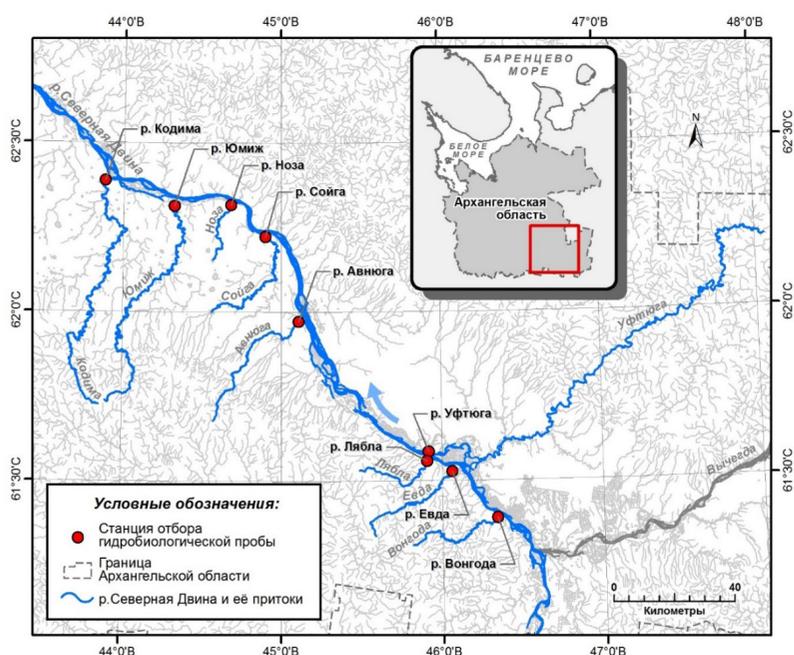


Рисунок 1. Схема верхнего течения реки Северной Двины с притоками и участки сбора материалов.

Figure 1. The Northern Dvina River upstream sketch map with tributaries and sampling sites.

промывку осуществляли в сачках из газа № 23 [5]. После первичной промывки пробы фиксировали 4 %-ным раствором формалина, этикетировали и затем обрабатывали в камеральных условиях согласно общепринятым методам [6]. Всего за период наблюдений собрано и обработано 25 проб зообентоса. Определяли систематическую принадлежность организмов зообентоса до низшего определяемого таксона с использованием общепринятых определителей [7]. Результаты исследований были включены в базу данных «Зообентос пресноводных водных объектов Севера России» [8].

Загрязненность воды исследованных водных объектов определена по соотношению численности представителей отдельных подсемейств хирономид с помощью индекса Е. В. Балускиной [9]. Значения индекса *K*: от 0.136 до 1.08 характеризуют чистые воды; 1.08–6.5 – умеренно загряз-

ненные; 6.5–9.0 – загрязненные; 9.0–11.5 – грязные. Кроме того, был применен олигохетный индекс (далее – ОИ), классический вариант которого впервые предложен Гуднайтом и Уитли в 1961 г. [10, 11]. Олигохетный индекс рассчитывается как отношение численности олигохет к общей численности организмов в пробе. При этом состояние водного объекта считается хорошим, если ОИ меньше 60 %, посредственным при ОИ в пределах 60–80 %, водный объект сильно загрязнен, если ОИ превышает 80 %.

Результаты и их обсуждение

В пробах зообентоса, собранных в 2021 г. в притоках, впадающих в р. Северную Двину в ее верхнем течении, выявлено 20 таксонов беспозвоночных, при этом в бентосных пробах присутствовали также представители придонного планктона – ветвистоусые ракообразные (Cladocera). Количество таксонов по исследованным участкам варьировало от 4 (р. Кодима) до 19 (р. Сойга) (табл. 2).

Определена частота встречаемости беспозвоночных по участкам отбора проб на исследованных водных объектах. На всех станциях были встречены малощетинковые черви (Oligochaeta), личинки комаров-звонцов (Chironomidae) и личинки поденок (Ephemeroptera). В подавляющем большинстве исследованных рек (88.9 %) отмечены личинки веснянок (Plecoptera) и водяные клещи (Hydrachnidia), а также личинки ручейников (Trichoptera) и мокрецы (Serratopogonidae) – по 77.8 % (см. табл. 2). Разово встречались в пробах представители зоопланктона (Cladocera), а также пиявки (Hirudinea), водяные клопы (Heteroptera) и личинки вислокрылок (Megaloptera) – частота их встречаемости составила по 11.1 % соответственно.

Численность беспозвоночных в реках варьировала от 125 (р. Кодима) до 14 375 экз./м² (р. Евда), составив в среднем 4934±1651 экз./м². В формировании общей численности бентоса в притоках, впадающих в р. Северную Двину в ее верхнем течении, в 2021 г. основная доля приходилась на личинок комаров-звонцов (44.0 %), личинок поденок (16.1 %), на долю малощетинковых червей приходилось 11.2 % средней численности, на каждый из остальных таксонов – менее 10 % (табл. 3).

Биомасса беспозвоночных в реках варьировала от 0.1 г/м² в р. Кодиме до 28.8 г/м² в р. Авнюге, составив в среднем 5.9±3.1 г/м². В формировании общей биомассы бентоса в протоках верхнего течения р. Северной Двины в 2021 г. основная доля приходилась на личинок комаров-звонцов (23.9 %) и малощетинковых червей (27.2 %). Личинки двукрылых в общей биомассе составили 20.9 %. На остальные таксоны приходилось от 8.8 % (личинки поденок) и менее (табл. 4).

Таблица 2

Таксономический состав бентосных беспозвоночных и их встречаемость (%) в притоках верхнего течения реки Северной Двины в 2021 году

Table 2

Taxonomic composition of benthic invertebrates and their frequency occurrence (%) in the tributaries of the upper part of the Northern Dvina River in 2021

Таксоны	Вонгода	Евда	Уфтога	Лябла	Авнюга	Сойга	Ноза	Юмиж	Кодима	Частота встречаемости, %
Cladocera	-	-	-	-	-	+	-	-	-	11.1
Ostracoda	-	+	-	+	+	+	-	-	-	44.4
Hydrozoa	-	+	-	-	-	+	-	+	-	33.3
Turbellaria	-	-	+	-	+	-	-	-	-	22.2
Nematoda	-	-	+	-	+	-	-	-	-	22.2
Hirudinea	-	-	-	-	-	+	-	-	-	11.1
Oligochaeta	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100.0
Hydrachnidia	+	+	+	+	+	+	+	-	+	88.9
Bivalvia	-	+	+	+	+	+	-	+	-	66.7
Gastropoda	-	+	-	-	-	+	+	-	-	33.3
Heteroptera	-	-	-	-	-	+	-	-	-	11.1
Plecoptera lv	+	+	+	+	+	+	+	+	-	88.9
Ephemeroptera lv	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100.0
Coleoptera lv	+	+	-	+	+	+	-	-	-	55.6
Coleoptera imago	+	+	-	-	-	-	-	-	-	22.2
Trichoptera lv	+	+	-	+	+	+	+	+	-	77.8
Megaloptera	-	-	-	-	-	+	-	-	-	11.1
Chironomidae lv	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100.0
Chironomidae pp	+	+	+	-	+	+	-	+	-	66.7
Diptera lv	+	+	-	+	+	+	+	-	-	66.7
Ceratopogonidae lv	+	+	+	+	+	+	-	+	-	77.8
Simuliidae pp	-	-	-	-	-	+	+	-	-	22.2
Всего таксонов	11	15	10	11	14	19	9	9	4	

Выполнена оценка загрязненности водных объектов с использованием индекса Е. В. Балушкиной. Данный индекс был избран, поскольку личинки комаров-звонцов, в отличие от малощетинковых червей и других представителей донной фауны, присутствовали в пробах из всех исследованных водных объектов. Кроме того, учитывая наличие малощетинковых червей в бентосных пробах из всех исследованных притоков, для оценки качества воды был применен олигохетный индекс.

Наиболее высокое значение индекса Е. В. Балушкиной (7.1) отмечено в р. Евде (табл. 5). В остальных водотоках этот индекс зарегистрирован в пределах от 0.9 (р. Лябла) до 6.5 (реки Юмиж и Кодима). Три реки – Юмиж, Кодима и Евда, согласно классификации автора индекса, – относятся к загрязненным рекам, остальные – умеренно загрязненным водным объектам.

Значения олигохетного индекса значительно варьировали по исследованным притокам р. Северной Двины (см. табл. 5). Наименьшее значение индекса было зарегистрировано в р. Евде (0.1), максимальные – отмечены в реках Авнюге (59.3) и Кодиме (75.7).

Существенная разница в значениях индекса Балушкиной и олигохетного индекса зарегистрирована по рекам

Таблица 3

Доли различных таксонов бентосных беспозвоночных в формировании общей численности (%) в притоках верхнего течения реки Северной Двины в 2021 году

Table 3

Participation of various taxons of benthic invertebrates in formation of the total number (%) in the tributaries of the upper part of the Northern Dvina River in 2021

Таксоны	Притоки р. Северной Двины									Среднее
	Вонгода	Евда	Уфтога	Лябла	Авнюга	Сойга	Ноза	Юмиж	Кодима	
Cladocera	-	-	-	-	-	0.7	-	-	-	0.1
Ostracoda	-	15.0	-	3.0	1.4	1.7	-	-	-	2.3
Hydrozoa	-	0.2	-	-	-	1.0	-	1.8	-	0.3
Turbellaria	-	-	1.2	-	0.2	-	-	-	-	0.2
Nematoda	-	-	1.2	-	1.4	-	-	-	-	0.3
Hirudinea	-	-	-	-	-	0.2	-	-	-	0.0
Oligochaeta	2.8	0.3	23.5	6.0	12.5	17.8	12.2	5.7	20.0	11.2
Hydrachnidia	13.8	5.2	2.5	9.0	1.2	1.5	1.1	-	20.0	6.0
Bivalvia	-	0.3	2.5	0.5	0.2	3.8	-	1.8	-	1.0
Gastropoda	-	1.4	-	-	-	0.2	1.1	-	-	0.3
Heteroptera	-	-	-	-	-	0.2	-	-	-	0.0
Plecoptera lv	7.6	3.0	1.2	1.0	3.6	2.2	1.1	1.8	-	2.4
Ephemeroptera lv	12.4	0.2	1.2	1.0	7.2	28.0	48.9	5.7	40.0	16.1
Coleoptera lv	6.2	7.0	-	3.0	1.7	0.7	-	-	-	2.1
Coleoptera imago	3.4	0.9	-	-	-	-	-	-	-	0.5
Trichoptera lv	7.6	7.0	-	3.0	5.5	2.7	14.4	1.8	-	4.7
Megaloptera	-	-	-	-	-	0.2	-	-	-	0.0
Diptera lv	2.8	8.3	-	2.5	2.6	0.3	2.2	-	-	2.1
Chironomidae lv	26.2	50.8	56.9	70.0	53.2	36.0	16.7	66.2	20.0	44.0
Chironomidae pp	16.6	0.3	4.9	-	7.7	1.8	-	11.3	-	4.7
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ceratopogonidae lv	0.7	0.2	4.9	1.0	1.4	1.0	-	3.9	-	1.5
Simuliidae pp	-	-	-	-	-	0.2	2.2	-	-	0.3

Евде (7.1 и 0.1), Лябле (0.9 и 39.3) и Авнюге (2.7 и 59.3 соответственно) (см. табл. 5). Вместе с тем, принято считать, что ОИ менее чувствителен к загрязнениям. Как отмечено Е. В. Балушкиной [12], основной недостаток индекса Гуднайта и Уитлея – его слабая чувствительность вследствие полного пренебрежения к особенностям видового состава олигохет, существенно меняющемуся в зависимости от степени загрязнения. Лабильную фракцию олигохет составляют в основном виды рода *Nais*, чутко реагирующие на изменение концентрации органического вещества в воде, но не меняющие показателей своего обилия при загрязнении другими токсическими ингредиентами.

Известно, что не все виды малощетинковых червей могут рассматриваться как показатели загрязнения [13]. Массовое развитие олигохет, наблюдаемое на загрязненных участках, происходит за счет одного-двух видов (обычно *Tubifex tubifex* и *Limnodrilus hoffmeisteri*) и сопровождается гибелью остальных видов. Поэтому показателем наличия загрязнения является не общая численность олигохет, а наличие доминантов, при этом разнообразие фауны является показателем чистоты природных вод. Таким образом, для выбора индекса, наиболее полно характеризующего состояние природных вод в бассейне

Доли различных таксонов бентосных беспозвоночных в формировании общей биомассы (%) в притоках верхнего течения реки Северной Двины в 2021 году

Participation of various taxons of benthic invertebrates in formation of the total biomass (%) in the tributaries of the upper part of the Northern Dvina River in 2021

Таксоны	Притоки р. Северной Двины, реки									Среднее
	Вонгода	Евда	Уфтыуга	Лябла	Авнюга	Сойга	Ноза	Юмиж	Кодима	
Cladocera	-	-	-	-	-	0.04	-	-	-	0.0
Ostracoda	-	0.29	-	0.06	0.01	0.03	-	-	-	0.0
Hydrozoa	-	0.04	-	-	-	0.90	-	0.45	-	0.1
Turbellaria	-	-	0.33	-	0.04	-	-	-	-	0.0
Nematoda	-	-	0.02	-	0.01	-	-	-	-	0.0
Hirudinea	-	-	-	-	-	2.16	-	-	-	0.2
Oligochaeta	6.38	0.07	23.53	39.32	59.26	12.81	13.70	14.16	75.68	27.2
Hydrachnidia	2.99	0.83	0.82	3.17	0.09	0.11	0.24	-	2.70	1.2
Bivalvia	-	0.07	31.03	0.59	0.01	24.86	-	7.10	-	7.1
Gastropoda	-	1.61	-	-	-	0.04	0.24	-	-	0.2
Heteroptera	-	-	-	-	-	0.13	-	-	-	0.0
Plecoptera lv	3.39	0.56	0.16	0.30	2.05	1.74	0.24	3.23	-	1.3
Ephemeroptera lv	4.43	0.04	0.16	2.38	4.81	20.29	29.81	3.87	13.51	8.8
Coleoptera lv	2.34	2.59	-	1.19	0.57	0.07	-	-	-	0.8
Coleoptera imago	4.04	0.80	-	-	-	-	-	-	-	0.5
Trichoptera lv	8.07	2.95	-	1.49	1.40	3.02	22.84	1.93	-	4.6
Megaloptera	-	-	-	-	-	3.31	-	-	-	0.4
Diptera lv	57.81	77.30	-	3.37	24.89	9.18	16.35	-	-	20.9
Chironomidae lv	5.86	12.66	39.21	47.54	5.78	18.93	12.02	65.13	8.11	23.9
Chironomidae pp	4.56	0.16	0.49	-	1.02	1.55	-	3.23	-	1.2
Ceratopogonidae lv	0.13	0.04	4.25	0.59	0.06	0.67	-	0.91	-	0.7
Simuliidae pp	-	-	-	-	-	0.15	4.57	-	-	0.5

Значения индекса Балушкиной и олигохетного индекса в притоках верхнего течения реки Северной Двины в 2021 году

The Balushkina index values in the tributaries of the upper part of the Northern Dvina River in 2021

Водные объекты	Вонгода	Евда	Уфтыуга	Лябла	Авнюга	Сойга	Ноза	Юмиж	Кодима
Значения индекса Балушкиной	5.1	7.1	5.5	0.9	2.7	1.8	2.2	6.5	6.5
Значения олигохетного индекса	6.4	0.1	23.5	39.3	59.3	12.8	13.7	14.2	75.7

р. Северной Двины, требуется продолжение исследований и накопление материала для сравнения чувствительности различных индексов.

Заключение

В 2021 г. в пробах зообентоса из девяти притоков верхнего течения р. Северной Двины выявлено 20 таксонов беспозвоночных, при этом в бентосных пробах присутствовали также представители придонного зоопланктона. Количество таксонов по исследованным участкам варьировало от 4 (р. Кодима) до 19 (р. Сойга). Численность беспозвоночных в реках изменялась от 125 (р. Кодима) до 14 375 экз./м² (р. Евда), составив в среднем 4934±1651 экз./м². Основные доли приходились на личи-

нок комаров-звонцов (44.0 %) и личинок поденок (16.1 %). Биомасса беспозвоночных в реках варьировала от менее 0.1 г/м² в р. Кодиме до 28.8 г/м² в р. Авнюге, составив в среднем 5.9±3.1 г/м². Основные доли биомассы приходились на личинок комаров-звонцов (23.9 %) и малощетинковых червей (27.2 %). Личинки двукрылых в общей биомассе составили 21.0 %. Наиболее высокое значение индекса Е. В. Балушкиной (7.1) отмечено в р. Евде. В остальных водотоках индекс Е. В. Балушкиной зарегистрирован в пределах от 0.9 (р. Лябла) до 6.5 (реки Юмиж и Кодима). Наличие малощетинковых червей в бентосных пробах из всех исследованных притоков позволило применить для оценки качества воды наряду с индексом Е. В. Балушкиной также и ОИ. Значения ОИ значительно варьировали по исследованным притокам, при этом наименьшее значение индекса было зарегистрировано в р. Евде (0.1), а максимальные – отмечены в реках Авнюге (59.3) и Кодиме (75.7). По некоторым притокам зафиксированы принципиальные различия между избранными биотическими индексами. Поэтому для выбора индекса, наиболее полно характеризующего состояние природных вод в бассейне р. Северной Двины, требуется продолжение исследований и накопление материала для сравнения чувствительности различных индексов.

Литература

1. Winget, R. N. Biotic condition index: physical and chemical stream parameters for management / R. N. Winget, F. A. Mangum // United States Forest Service, Intermountain Region. – Provo : Utah. Mimeo, 1982. – 50 p.
2. Гидрологическая изученность. Ресурсы поверхностных вод СССР. Северный край. Т. 3 / под ред. И. М. Жила. – Ленинград : Гидрометеиздат, 1965. – 612 с.
3. Ресурсы поверхностных вод СССР : Гидрологическая изученность. Т. 3. Северный край / под ред. И. М. Жила, Н. М. Алюшинская. – Ленинград : Гидрометеиздат, 1972. – 664 с.
4. Обзор методов оценки продукции лососевых рек / В. П. Антонова, Н. А. Чуксина, С. Ф. Титов [и др.] ; отв.

- ред. И. И. Студёнов. – Архангельск : Издательство АГМА, 2000. – 48 с.
5. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / под ред. Ф. М. Мордухай-Болтовского. – Москва : Наука, 1975. – 241 с.
 6. Зообентос дельты реки Северная Двина / М. А. Студёнова, И. И. Студёнов, Д. В. Чупов, А. С. Самодов // Теоретическая и прикладная экология. – 2021. – № 2. – С. 60–65. – DOI 10.25750/1995-4301-2021-2-060-065
 7. Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР / под ред. : Л. А. Кутиковой, Я. И. Старобогатова. – Ленинград, 1977. – 510 с.
 8. Студёнова, М. А. Зообентос пресноводных водных объектов Севера России. База данных / М. А. Студёнова, В. С. Шерстков. – Номер свидетельства : RU 2017620660. Дата регистрации: 21.04.2017.
 9. Балушкина, Е. В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах: дис. ... канд. биол. наук / Е. В. Балушкина. – Ленинград, 1984. – 347 с.
 10. Алимов, А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем / А. Ф. Алимов. – Санкт-Петербург : Наука, 2000. – 147 с.
 11. Goodnight, C. Y. Oligochaetas as indicators of pollution / C. Y. Goodnight, L. S. Whitley // Proc. 15th Int. Waste Conf. – 1961. – Vol. 106. – P. 139–142.
 12. Балушкина, Е. В. Структурные характеристики зообентоса как основа оценки состояния экосистем Невской губы и восточной части Финского залива / Е. В. Балушкина, Н. П. Финогонова // Структурно-функциональная организация пресноводных экосистем разного типа. – Труды ЗИН РАН. – 1999. – Т. 279. – С. 269–292.
 13. Шитиков, В. К. Количественная гидроэкология : методы системной идентификации / В. К. Шитиков, Г. С. Розенберг, Т. Д. Зинченко. – Тольятти : ИЭВБ РАН, 2003. – 463 с.
 4. Obzor metodov ocenki produkcii lososevyh rek [Review of methods for assessing the production of salmon rivers] / V. P. Antonova, N. A. Chuksina, S. F. Titov [et al.] ; ed. I. I. Studenov. – Arkhangelsk : AGMA, 2000. – 48 p.
 5. Metodika izucheniya biogeocenozov vnutrennih vodoyomov [Methodology for studying the biogeocenoses of inland water bodies] / ed. F. M. Morduhay-Boltovskiy. – Moscow : Nauka, 1975. – 241 p.
 6. Zoobentos del'ty reki Severnaya Dvina [Zoobenthos of the Northern Dvina River delta] / M. A. Studenova, I. I. Studenov, D. V. Chupov, A. S. Samodov // Theoretical and Applied Ecology. – 2021. – № 2. – P. 60–65. – DOI : 10.25750/1995-4301-2021-2-060-065.
 7. Opredelitel' presnovodnyh bespozvonochnyh Evropejskoj chasti SSSR [Key to freshwater invertebrates of the European part of the USSR] / ed. L. A. Kutikova, Ya. I. Starobogatova. – Leningrad, 1977. – 510 p.
 8. Studenova, M. A. Zoobentos presnovodnyh vodnyh ob'ektov Severa Rossii. Baza dannyh [Zoobenthos of freshwater water-bodies of the North of Russia. Database] / M. A. Studenova, V. S. Sherstkov. – Certificate number : RU 2017620660. Registration date: 21.04.2017.
 9. Balushkina, E. V. Funkcional'noe znachenie lichinok hironomid v kontinental'nyh vodoemah [Functional significance of chironomid larvae in continental water-bodies] : Candidate's thesis (Biology) / E. V. Balushkina. – Leningrad, 1984. – 347 p.
 10. Alimov, A. F. Elementy teorii funkcionirovaniya vodnyh ekosistem [Elements of the theory of functioning of aquatic ecosystems] / A. F. Alimov. – Saint-Petersburg : Nauka, 2000. – 147 p.
 11. Goodnight, C. Y. Oligochaetas as indicators of pollution / C. Y. Goodnight, L. S. Whitley // Proc. 15th Int. Waste Conf. – 1961. – Vol. 106. – P. 139–142.
 12. Balushkina, E. V. Strukturnye harakteristiki zoobentosa kak osnova ocenki sostoyaniya ekosistem Nevskoj guby i vostochnoj chasti Finskogo zaliva [Structural characteristics of zoobenthos as a basis for assessing the state of ecosystems in the Neva Bay and the eastern part of the Gulf of Finland] / E. V. Balushkina, N. P. Finogenova // Strukturno-funktional'naya organizaciya presnovodnyh ekosistem raznogo tipa [Structural and functional organization of freshwater ecosystems of various types]. – Proceedings of ZIN RAS. – 1999. – Vol. 279. – P. 269–292.
 13. Shitikov, V. K. Kolichestvennaya gidroekologiya : metody sistemnoj identifikacii [Quantitative hydroecology : methods of system identification] / V. K. Shitikov, G. S. Rozenberg, T. D. Zinchenko. – Tolyatti : IEVB RAS, 2003. – 463 p.

References

1. Winget, R. N. Biotic condition index: physical and chemical stream parameters for management / R. N. Winget, F. A. Mangum // United States Forest Service, Intermountain Region. Provo, Utah. Mimeo, 1982. – 50 p.
2. Gidrologicheskaya izuchennost'. Resursy poverhnostnyh vod SSSR. Severnyj kraj. T. 3. [Hydrological knowledge. Resources of surface waters of the USSR. Northern region. Vol. 3] / ed. I. M. Zhila. – Leningrad : Gidrometeoizdat, 1965. – 612 p.
3. Resursy poverhnostnyh vod SSSR: Gidrologicheskaya izuchennost'. T. 3. Severnyj kraj [Surface water resources of the USSR: Hydrological knowledge. Vol. 3. Northern region] / ed. I. M. Zhila, N. M. Alyushinskaya. – Leningrad : Gidrometeoizdat, 1972. – 664 p.

Благодарность (госзадание)

Статья выполнена в рамках государственного мониторинга водных биологических ресурсов и среды их обитания.

Информация об авторе:

Студёнова Марина Анатольевна – специалист Северного филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии; ORCID: 0000-0001-5778-190X (163002, Российская Федерация, г. Архангельск, ул. Урицкого, д. 17; e-mail: studenova@severniro.ru).

Студёнов Игорь Иванович – кандидат биологических наук, заместитель руководителя Северного филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии; Scopus Author ID: 6504290315, ORCID 0000-0002-0826-2537 (163002, Российская Федерация, г. Архангельск, ул. Урицкого, д. 17; e-mail: studenov@severniro.ru).

Завиша Александр Геннадьевич – старший специалист Северного филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии; ORCID: 0000-0001-9010-584X (163002, Российская Федерация, г. Архангельск, ул. Урицкого, д. 17; e-mail: zavisha@severniro.ru).

About the authors:

Marina A. Studenova – Specialist, Northern Branch of the Russian Federal Research Institute of Fishery and Oceanography, 17 Uritskogo st., Arkhangelsk, Russian Federation; ORCID: 0000-0001-5778-190X; e-mail: studenova@severniro.ru.

Igor I. Studenov – Candidate of Sciences (Biology), Deputy Head of the Northern Branch of the Russian Federal Research Institute of Fishery and Oceanography, 17 Uritskogo st., Arkhangelsk, Russian Federation; Scopus Author ID: 6504290315; ORCID: 0000-0002-0826-2537; e-mail: studenov@severniro.ru.

Alexandr G. Zavisha – Senior Specialist, Northern Branch of the Russian Federal Research Institute of Fishery and Oceanography, 17 Uritskogo st., Arkhangelsk, Russian Federation; ORCID: 0000-0001-9010-584X; e-mail: zavisha@severniro.ru.

Для цитирования:

Студёнова, М. А. Зообентос притоков верхнего течения реки Северной Двины / М. А. Студёнова, И. И. Студёнов, А. Г. Завиша // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2023. – № 6 (64). – С. 25–30.

For citation:

Studenova, M. A. Zoobentos pritokov verkhnego techeniya reki Severnaya Dvina [Zoobenthos in the tributaries of the Northern Dvina River upper part] / M. A. Studenova, I. I. Studenov, A. G. Zavisha // Proceedings of the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2023. – № 6 (64). – P. 25–30.

Дата поступления статьи: 15.02.2023

Прошла рецензирование: 16.02.2023

Принято решение о публикации: 14.08.2023

Received: 15.02.2023

Reviewed: 16.02.2023

Accepted: 14.08.2023

Зообентос нижнего течения реки Вычегды и ее притоков

М. А. Студёнова, И. И. Студёнов, А. Г. Завиша

Северный филиал ФГБНУ «ВНИРО»,
г. Архангельск
Studenova@severniro.ru,
IStudenov@yandex.ru

Аннотация

Публикуются результаты исследований зообентоса нижнего течения р. Вычегды и ее притоков. Установлено, что бентофауна представлена 21 таксоном беспозвоночных, количество которых по исследованным водным объектам варьировало от 4 до 14. Численность беспозвоночных в реках составляла от 300 до 17 850 экз./м², в среднем – 5310±1403 экз./м². Биомасса беспозвоночных в реках изменялась от 0.1 г/м² на песчаных грунтах до 28.8 г/м² на песчано-илистых, средняя – 5.8±2.6 г/м². На основании индекса Е. В. Балушкиной установлено, что р. Вычегда на 222 км от устья является загрязненным водотоком. В остальных водных объектах индекс Е. В. Балушкиной зарегистрирован в пределах от 2.9 до 6.5, что позволяет классифицировать их как умеренно загрязненные водные объекты.

Ключевые слова:

река Вычегда, зообентос, таксономический состав, численность, биомасса

Введение

Экосистемы р. Вычегды и ее притоков, протекающих по территории Архангельской области, изучены очень слабо, сведений о них в литературе практически не встречается. В 2021 г. Северный филиал ФГБНУ «ВНИРО» провел исследования нижнего течения Вычегды, ее притоков и одного пойменного озера в границах Архангельской области. Изучался состав бентофауны, а также оценивалось экологическое состояние водных объектов, условно принимаемое как фоновое. Оценка экологической ситуации на водных объектах выполнялась по показателям развития зообентоса. Пробы отбирались на наиболее стабильных участках русла (в основном на каменистых перекатах), где состав донного населения наиболее разнообразен и дает наиболее полное представление о состоянии водного объекта [1].

Цель данной работы – описание бентосных сообществ нижнего течения Вычегды и водных объектов ее бассейна в границах Архангельской области.

Zoobenthos of the lower part of the Vychegda River and its tributaries

M.A. Studenova, I.I. Studenov, A.G. Zavisha

Northern Branch of the Russian Federal Research Institute of Fishery and Oceanography,
Arkhangelsk
Studenova@severniro.ru,
IStudenov@yandex.ru

Abstract

The study results of zoobenthos of the lower part of the Vychegda River and its tributaries are presented. Benthofauna includes 21 taxons of invertebrates ranging from 4 to 14 between the water-bodies. The number of invertebrates in the rivers varies from 300 to 17 850 inds./m² being 5310±1403 inds./m² on the average. Invertebrate biomass ranges from 0.1 g/m² in sandy grounds to 28.8 g/m² in sandy-silty grounds averaging 5.8±2.6 g/m². By the index of E.V. Balushkina, the Vychegda River along 222 km from the mouth is a polluted river. For the other water-bodies, the E.V. Balushkina index ranges from 2.9 to 6.5 which allows them to be classified as moderately polluted water-bodies.

Keywords:

the Vychegda River, zoobenthos, taxonomic composition, number, biomass

Район исследований

Вычегда – река на севере европейской части России, протекающая по Республике Коми и Архангельской области. Берет начало под названием р. Лунвож на южной окраине Тиманского кряжа, после впадения р. Вой-Вож принимает название Вычегда. Протяженность реки – 1130 км, площадь бассейна – 121 тыс. км² [2]. Общее падение р. Вычегды составляет 179 м, при этом уклон русла реки равен 0.158 ‰. Принимает 1137 притоков. Русло извилистое, по неустойчивости русла и подвижности песков река занимает первое место в России. Питание р. Вычегды снеговое (43–48 %), велика доля подземного (до 35–40 %), что объясняется распространением карстующих пород (известняки, доломит) [3]. Среднегодовой расход воды в устье – 1160 м³/с, что соответствует годовому стоку, равному 36.5 км³. Условно разделяется на Верхнюю (от истока до впадения р. Нем, 346 км), Среднюю (от устья р. Нем до устья р. Сысолы, 489 км) и Нижнюю Вычегду (от впадения р. Сысолы до устья, 296 км). Впадает в р. Северную Двину на 673 км от устья, с правого берега вблизи г. Котласа. На

участке реки, именуемом Нижняя Вычегда, ширина русла в среднем составляет 400 м, а ближе к устью достигает 700 м.

Материалы и методы

В августе 2021 г. выполнен сбор гидробиологических материалов в нижнем течении р. Вычегды и ее притоках, а также в пойменном озере в границах Архангельской области. Всего исследовано 11 водных объектов. Гидрографические характеристики р. Вычегды и водных объектов ее бассейна, на которых выполнен сбор материала, представлены в табл. 1.

На большей части водных объектов бентосные пробы собирались на одной гидробиологической станции (рис. 1), по две гидробиологические станции выполнено на реках Вычегде (23 и 222 км от устья) и Виледе (11 и 69 км от устья).

Сбор проб выполнялся модифицированным пробоотборником Сарбера с площадью захвата 0.04 м² [4]. Пробы отбирались, как правило, в средней части русла и у обоих берегов, исключение составили реки Вычегда и Виледе, где пробы отбирались только у берегов. На малых водотоках с шириной русла менее 5 м пробы осуществлялись только в средней части русел. Первичная промывка проходила в сачках из газа № 23 [5]. После первичной промывки пробы фиксировали 4 %-ным раствором формалина, этикетировали и затем обрабатывали в камеральных условиях согласно общепринятым методам [6]. Всего за период наблюдений собрано и обработано 25 проб зообентоса. Определяли систематическую принадлежность организмов зообентоса до низшего определяемого таксона с использованием общепринятых определителей [7–9]. Результаты исследований включены в базу данных «Зообентос пресноводных водных объектов Севера России» [10].

Загрязненность воды исследованных водных объектов определена по соотношению численности представителей отдельных подсемейств хирономид с помощью индекса Е. В. Балушкиной [11]. Значения индекса *K*: от 0.136 до 1.08 характеризуют чистые воды; 1.08–6.5 – умеренно загрязненные; 6.5–9.0 – загрязненные; 9.0–11.5 – грязные.

Таблица 1
Гидрографические характеристики р. Вычегды и водных объектов ее бассейна, исследованных в 2021 году

Table 1
Hydrographic characteristics of the Vychegda River and water-bodies of its basin, studied in 2021

Водный объект	Длина реки, км	Расстояние от устья главной реки до устья притока, км	Площадь водосборного бассейна, км ²	С какого берега впадает
р. Вычегда	1130	673	121000	правый
р. Лименда	100	6	961	левый
р. Виледе	321	48	5610	левый
р. Пыела (приток р. Виледе)	68	84	673	левый
р. Нарчуг (приток р. Виледе)	29	106	231	левый
р. Великая Охта (приток р. Виледе)	113	140	1140	левый
р. Яренга	281	200	5140	правый
р. Кижмола (приток р. Яренга)	23	6	не определена	правый
оз. Себентий (бассейн р. Кижмола)	60.45*	-	не определена	-
р. Ленка	66	170	не определена	правый
р. Ёртым	130	210	741	правый

Примечание. * – площадь озера, га.
Note. * – lake area, ha.

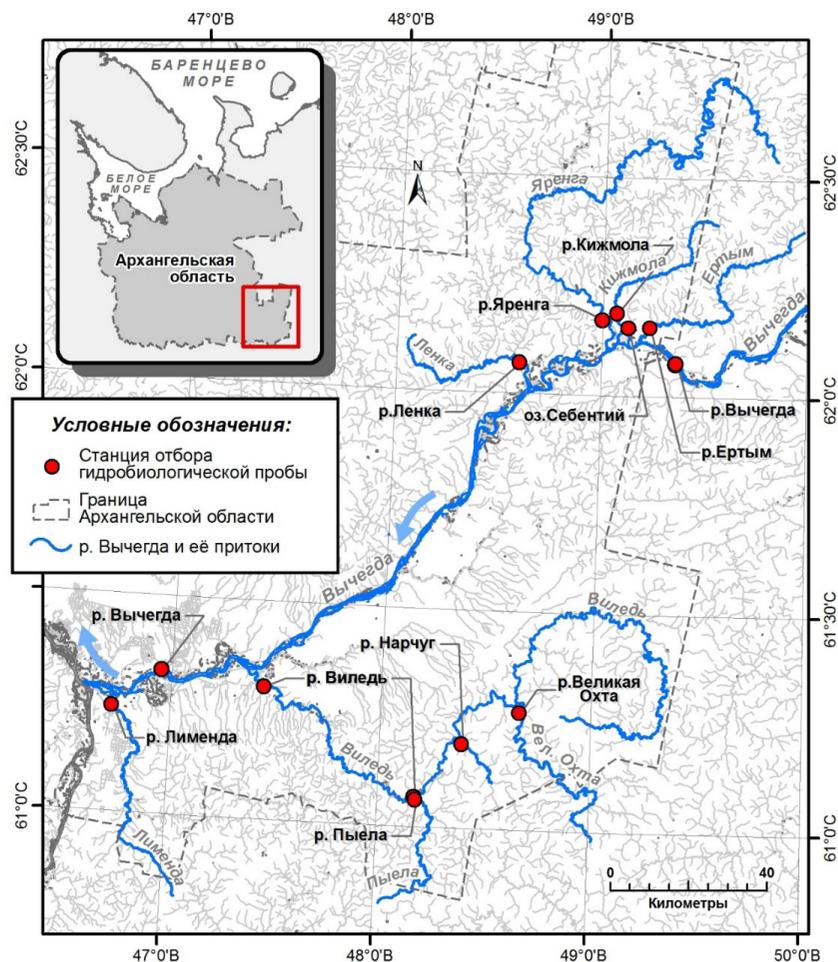


Рисунок 1. Схема нижнего течения р. Вычегды с притоками и участки сбора материалов.
Figure 1. Sketch-map of the lower part of the Vychegda River with tributaries and sampling sites.

Результаты и их обсуждение

В пробах зообентоса, собранных в 2021 г. в нижнем течении р. Вычегды и ее протоках, выявлен 21 таксон беспозвоночных, при этом в бентосных пробах присутствовали также представители придонного планктона – ветвистые (Cladocera) и веслоногие (Copepoda) ракообразные. Количество таксонов по исследованным участкам варьировало от 4 (р. Виледь, 11 км от устья) до 14 (р. Пыела) (табл. 2).

Определена частота встречаемости беспозвоночных по участкам отбора проб на исследованных водных объектах. На всех станциях были встречены личинки комаров-звонцов (Chironomidae). Малощетинковые черви (Oligochaeta) и личинки мокрецов (Ceratopogonidae) отмечались в подавляющем большинстве исследованных водных объектов (84.6 %), также высока частота встречаемости личинок поденок (Ephemeroptera) – 76.9 % (см. табл. 2). Разово встречались в пробах представители зоопланктона (Cladocera и Copepoda), а также пиявки (Hirudinea), личинки мошек

(Simuliidae) и стрекоз (Odonata) – частота их встречаемости составила по 7.7 % соответственно.

Численность беспозвоночных в реках варьировала от 300 (р. Вычегда, 222 км) и 383 (р. Виледь, 11 км) экз./м² до 17 850 (р. Лименда) экз./м², в среднем в реках составила 5310±1403 экз./м². В оз. Себентий численность бентосных организмов насчитывала 10 040 экз./м².

В формировании общей численности бентоса в нижнем течении р. Вычегды и ее протоках в 2021 г. основная доля приходилась на личинок комаров-звонцов (25.8 %) и водных клопов (16.1 %), меньшие доли – на личинок веснянок (9.5 %) и брюхоногих моллюсков (8.7 %) (табл. 3).

На доли остальных таксонов приходилось от 0.1 до 6.3 %. Содержание личинок комаров-звонцов, формирующих основу численности донных беспозвоночных, варьировало от 0.9 (р. Виледь, 11 км устья) до 72.0 % (р. Яренга). В р. Ёртым было отмечено высокое содержание личинок веснянок – 58.0 % от общей численности, в р. Виледь (11 км устья) 98.5 % от общей численности пришлось на долю водных клопов. В оз. Себентий основу численности создавали личинки комаров-звонцов (60.06 %), на доли малощетинковых червей и ракушковых раков пришлось соответственно 19.9 и 15.1 % (см. табл. 3).

Таблица 2

Таксономический состав бентосных беспозвоночных и их встречаемость (%) в нижнем течении реки Вычегды и ее протоках в 2021 году

Table 2

Taxonomic composition of benthic invertebrates and their frequency occurrence (%) in the lower part of the Vycheгда River and in its tributaries in 2021

Таксоны	Водные объекты														Частота встречаемости, %
	р. Вычегда, 222 км	р. Вычегда, 23 км	р. Ёртым	р. Кижмола	р. Яренга	р. Ленка	р. Виледь, 11 км устья	р. Виледь, 69 км	р. Лименда	р. Пыела	р. Нарчуг	р. В. Охта	оз. Себентий		
Cladocera	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7.7	
Copepoda	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	7.7	
Ostracoda	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	+	46.1	
Hydrozoa	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	23.1	
Hirudinea	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	7.7	
Turbellaria	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	15.4	
Nematoda	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	23.1	
Oligochaeta	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	84.6	
Hydrachnidia	+	-	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	69.2	
Bivalvia	-	+	-	-	+	+	-	+	+	-	+	+	+	61.5	
Gastropoda	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	38.5	
Heteroptera	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	+	-	30.8	
Plecoptera lv	-	-	+	+	-	+	-	-	-	+	+	+	-	46.1	
Ephemeroptera lv	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	76.9	
Coleoptera lv	-	-	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+	-	61.5	
Trichoptera lv	-	-	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+	-	61.5	
Odonata lv	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	7.7	
Diptera lv	-	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	69.2	
Chironomidae lv	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100.0	
Ceratopogonidae lv	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	84.6	
Simuliidae lv	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	7.7	
Всего таксонов	5	4	11	8	9	13	3	9	12	14	13	14	6		

Биомасса беспозвоночных в реках варьировала от 0.1 г/м² на песчаных грунтах р. Вычегды (222 км от устья) до 18.6 г/м² на песчано-илистых грунтах (р. Нарчуг) и 28.8 г/м² (р. Великая Охта), в среднем в реках – 5.8±2.6 г/м². В пойменном оз. Себентий биомасса бентосных организмов составила 22.2 г/м².

В формировании общей биомассы бентоса в нижнем течении р. Вычегды и ее протоках в 2021 г. основная доля приходилась на брюхоногих моллюсков (29.8 %), личинок комаров-звонцов (19.3), водных клопов (15.1) и личинок двукрылых (12.4). На остальные таксоны – от 6.0 (личинки веснянок) и менее (табл. 4). В оз. Себентий основу биомассы формировали личинки комаров-звонцов (79.2 %) и малощетинковые черви (17.4 %).

Выполнена оценка загрязненности водных объектов с использованием индекса Е. В. Балушкиной. Данный индекс был избран, поскольку личинки комаров-звонцов, в отличие от малощетинковых червей и других представителей донной фауны, присутствовали в пробах из всех исследованных водных объектов. Наиболее высокое значение индекса (6.9) отмечено в р. Вычегде на 222 км от устья (табл. 5), что дает основания оценивать данный участок реки как загрязненный. В реках Вычегда (на 23 км от устья), Виледь (69 и 11 км от устья) и Кижмола ин-

Доли различных таксонов бентосных беспозвоночных в формировании общей численности (%) в нижнем течении реки Вычегды и ее протоках в 2021 году

Participation of various taxons of benthic invertebrates in formation of the total number (%) in the lower part of the Vycheгда River and its tributaries in 2021

Таксоны	Водные объекты													
	р. Вычегда, 222 км	р. Вычегда, 23 км	р. Ёртым	р. Кижмола	р. Яренга	р. Ленка	р. Виледь, 11 км устья	р. Виледь, 69 км	р. Лименда	р. Пыела	р. Нарчуг	р. В. Охта	Среднее по рекам	оз. Себентий
Cladocera	-	-	1.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.0	-
Copepoda	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-
Ostracoda	-	17.8	4.4	2.2	-	-	-	-	1.4	4.2	-	3.9	15.1	-
Hydrozoa	-	-	-	-	-	0.2	-	-	0.8	-	-	0.6	0.3	-
Hirudinea	-	-	-	-	-	0.3	-	-	-	-	-	-	0.2	-
Turbellaria	-	-	-	-	-	-	-	-	0.5	0.6	-	0.4	-	-
Nematoda	-	-	-	-	-	-	-	4.4	-	0.5	-	-	1.6	0.4
Oligochaeta	11.0	-	1.5	1.1	0.4	11.8	-	2.1	2.0	0.9	0.6	0.8	2.1	19.9
Hydrachnidia	2.6	-	1.5	1.1	14.6	5.3	-	-	18.2	20.1	9.4	15.3	6.3	-
Bivalvia	-	1.2	-	-	0.1	0.8	-	4.4	3.9	-	0.3	12.9	2.2	1.6
Gastropoda	-	-	-	-	-	-	-	6.5	0.6	9.6	24.9	26.1	8.7	-
Heteroptera	-	-	-	-	-	-	98.5	-	0.1	0.5	-	0.8	16.1	-
Plecoptera lv	-	-	58.0	2.2	-	8.7	-	-	-	9.6	2.7	7.3	9.5	-
Ephemeroptera lv	5.7	-	7.4	22.2	1.4	7.8	-	6.5	1.3	1.4	1.5	3.5	3.8	-
Coleoptera lv	-	-	2.2	1.1	-	2.5	0.3	-	12.3	1.4	13.3	4.3	3.0	-
Coleoptera imago	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	3.2	0.6	0.3	0.7	-
Trichoptera lv	-	-	1.5	-	0.1	2.2	-	2.1	1.3	5.5	34.6	15.0	5.0	-
Odonata lv	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.7	1.7	-
Diptera lv	-	-	2.9	12.2	0.2	2.5	-	2.1	0.4	4.6	0.9	4.2	2.1	-
Chironomidae lv	66.7	54.4	13.2	56.8	72.1	54.0	0.9	58.9	56.1	36.6	5.5	5.7	25.8	60.6
Chironomidae pp	5.7	22.8	4.4	1.1	7.1	2.7	0.3	6.5	1.4	3.7	-	-	3.6	0.4
Ceratopogonidae lv	8.3	3.8	1.5	-	3.9	1.0	-	6.5	1.5	0.5	0.9	0.5	1.8	2.0
Simuliidae lv	-	-	-	-	-	0.2	-	-	-	-	-	-	0.1	-

декс составил 6.5, что является пограничным значением между умеренно загрязненными и загрязненными водами. В остальных водных объектах индекс Е. В. Балушкиной зарегистрирован в пределах от 2.9 (р. Ёртым) до 5.8 (р. Ленка), что позволяет классифицировать их как умеренно загрязненные водные объекты.

Заключение

В 2021 г. проведены исследования бентофауны Нижней Вычегды, ее притоков и одного пойменного озера в границах Архангельской области. Всего исследовано 12 водных объектов, в том числе 11 рек и одно пойменное озеро. На наиболее крупных реках (Вычегда, Виледь) пробы отбирали на нескольких станциях. В пробах зообентоса выявлен 21 таксон беспозвоночных, при этом в бентосных пробах присутствовали также представители придонного планктона – ветвистоусые и веслоногие ракообразные. Количество таксонов по исследованным участкам варьировало от 4 (р. Виледь, 11 км от устья) до 14 (р. Пыела). Численность

беспозвоночных в реках – от 300 (р. Вычегда, 222 км) и 383 экз./м² (р. Виледь, 11 км) до 17 850 экз./м² (р. Лименда), средняя численность составила 5310±1403 экз./м². В формировании общей численности основные доли приходились на личинок комаров-звонцов (25.8 %) и водных клопов (16.1 %). Биомасса беспозвоночных в реках варьировала от 0.1 г/м² на песчаных грунтах р. Вычегды (222 км от устья) до 28.8 г/м² на песчано-илистых грунтах р. Великой Охты. Средняя биомасса бентоса в реках – 5.8±2.6 г м². В формировании общей биомассы основной вклад вносили брюхоногие моллюски (29.8 %), личинки комаров-звонцов (19.3), водные клопы (15.3) и личинки двукрылых (12.1 %). На основании индекса Е. В. Балушкиной установлено, что р. Вычегда на 222 км от устья является загрязненным водотоком. В остальных водных объектах индекс Е. В. Балушкиной зарегистрирован в пределах от 2.9 до 6.5, что позволяет классифицировать их как умеренно загрязненные водные объекты.

Литература

1. Winget, R. N. Biotic condition index: physical and chemical stream parameters for management / R. N. Winget, F. A. Mangum // United States Forest Service, Intermountain Region. – Provo : Utah. Mimeo, 1982. – 50 p.
2. Гидрологическая изученность. Ресурсы поверхностных вод СССР. Северный край. Т. 3 / под. ред. И. М. Жила. – Ленинград : Гидрометеиздат, 1965. – 612 с.
3. Ресурсы поверхностных вод СССР : Гидрологическая изученность. Т. 3. Северный край / под ред.: И. М. Жила, Н. М. Алюшинская. – Ленинград : Гидрометеиздат, 1972. – 664 с.
4. Обзор методов оценки продукции лососевых рек / В. П. Антонова, Н. А. Чуксина, С. Ф. Титов [и др.]; отв. ред. И.И. Студёнов. – Архангельск : Издательство АГМА, 2000. – 48 с.
5. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / под ред. Ф. М. Мордухай-Болтовского. – Москва : Наука, 1975. – 241 с.
6. Зообентос дельты реки Северная Двина / М. А. Студёнова, И. И. Студёнов, Д. В. Чупов, А. С. Самодов // Теоретическая и прикладная экология. – 2021. – № 2. – С. 60–65. – DOI 10.25750/1995-4301-2021-2-060-065.

Доли различных таксонов бентосных беспозвоночных в формировании общей биомассы (%) в нижнем течении реки Вычегды и в ее протоках в 2021 году

Таблица 4

Table 4
Participation of various taxons of benthic invertebrates in formation of the total biomass (%) in the lower part of the Vychegda River and its tributaries in 2021

Таксоны	Водные объекты												Среднее по рекам	оз. Себентий
	р. Вычегда, 222 км	р. Вычегда, 23 км	р. Ёртым	р. Кижмола	р. Яренга	р. Ленка	р. Виледь, 11 км устья	р. Виледь, 69 км	р. Лименда	р. Пыела	р. Нарчуг	р. В. Охта		
Cladocera	-	-	0.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.5	-
Copepoda	-	-	-	-	0.0	-	-	-	-	-	-	-	0.0	-
Ostracoda	-	0.2	2.4	0.1	-	-	-	-	0.0	0.0	-	-	0.3	0.1
Hydrozoa	-	-	-	-	-	0.0	-	-	0.7	-	-	0.0	0.1	-
Hirudinea	-	-	-	-	-	0.9	-	-	-	-	-	-	0.5	-
Turbellaria	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	0.1	-	-	0.1	-
Nematoda	-	-	-	-	-	-	-	0.7	-	0.1	-	-	0.2	0.0
Oligochaeta	4.7	-	5.3	0.2	0.1	24.4	-	0.7	1.6	0.0	0.1	0.0	2.2	17.4
Hydrachnidia	4.7	-	0.2	0.2	6.0	1.4	-	-	8.2	3.3	1.3	0.3	1.7	-
Bivalvia	-	0.4	-	-	0.5	0.4	-	7.8	24.1	-	0.0	7.4	3.5	0.9
Gastropoda	-	-	-	-	-	-	-	52.7	2.4	21.5	86.2	83.6	29.8	-
Heteroptera	-	-	-	-	-	-	99.4	-	0.1	0.3	-	0.0	15.1	-
Plecoptera lv	-	-	33.9	0.6	-	20.5	-	-	-	2.5	1.6	0.3	6.0	-
Ephemeroptera lv	1.6	-	1.2	7.4	1.3	10.9	-	8.5	1.6	0.9	0.1	0.3	2.1	-
Coleoptera lv	-	-	2.2	0.2	-	1.4	0.2	-	10.6	0.4	1.1	0.3	1.3	-
Coleoptera imago	-	-	-	-	-	-	-	-	0.5	1.4	0.2	0.0	0.3	-
Trichoptera lv	-	-	1.9	-	0.2	6.0	-	0.7	0.6	2.5	7.7	0.9	1.6	-
Odonata lv	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.4	0.2	-
Diptera lv	-	-	43.1	47.2	2.7	5.8	-	16.2	6.9	55.3	0.9	6.2	12.4	-
Chironomidae lv	84.3	91.9	6.3	41.9	78.1	25.4	0.2	8.5	36.1	9.7	0.5	0.2	19.3	79.2
Chironomidae pp	3.1	5.9	1.9	2.2	7.2	1.8	0.2	2.8	1.1	1.8	-	-	1.7	0.0
Ceratopogonidae lv	1.6	1.6	0.7	-	3.9	1.0	-	1.4	5.5	0.1	0.2	0.1	1.0	2.4
Simuliidae lv	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	0.1	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.4	0.2

Таблица 5

Значения индекса Балушкиной в нижнем течении реки Вычегды и ее протоках в 2021 году

Table 5

Values of the Balushkina index in the lower part of the Vychegda River and in its tributaries in 2021

Водные объекты	р. Вычегда, 222 км	р. Вычегда, 23 км	р. Ёртым	р. Кижмола	р. Яренга	р. Ленка	р. Виледь, 11 км устья	р. Виледь, 69 км	р. Лименда	р. Пыела	р. Нарчуг	р. В. Охта	Среднее по рекам	оз. Себентий
Значения индекса Балушкиной	6.9	6.5	2.9	6.5	5.2	5.8	6.5	6.5	5.6	3.2	4.8	4.9	5.4	5.7

7. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1–6 / под ред. С. Я. Цалюхиной. – Санкт-Петербург : Наука, 1997–2000. – 395 с.
8. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2–6 / под ред. С. Я. Цалюхиной. – Санкт-Петербург : Наука, 1997–2006. – 628 с.

9. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР / под ред. Л. А. Кутиковой, Я. И. Старобогатова. – Ленинград, 1977. – 510 с.
10. Студёнова, М. А. Зообентос пресноводных водных объектов Севера России. База данных / М. А. Студёнова, В. С. Шерстков. – Номер свидетельства : RU 2017620660. Дата регистрации: 21.04.2017.
11. Балушкина, Е. В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е. В. Балушкина. – Ленинград, 1984. – 347 с.

References

1. Winget, R. N. Biotic condition index: physical and chemical stream parameters for management / R. N. Winget, F. A. Mangum // United States Forest Service, Intermountain Region. Provo : Utah. Mimeo, 1982. – 50 p.
2. Gidrologicheskaya izuchennost'. Resursy poverhnostnyh vod SSSR. Severnyj kraj. T. 3. [Hydrological knowledge. Resources of surface waters of the USSR. Northern region. Vol. 3] / ed. I. M. Zhila. – Leningrad : Gidrometeoizdat, 1965. – 612 p.
3. Resursy poverhnostnyh vod SSSR: Gidrologicheskaya izuchennost'. T. 3. Severnyj kraj [Surface water resources of the USSR: Hydrological knowledge. Vol. 3. Northern region] / ed. I. M. Zhila, N. M. Alyushinskaya. – Leningrad : Gidrometeoizdat, 1972. – 664 p.
4. Obzor metodov ocenki produkcii lososevyh rek [Review of methods for assessing the production of salmon rivers] / V.P. Antonova, N.A. Chuksina, S.F. Titov [et al.] ; ed. I.I. Studenov. – Arkhangelsk : AGMA, 2000. – 48 p.
5. Metodika izucheniya biogeocenozov vnutrennih vodoyomov / ed. F. M. Morduhay-Boltovskiy. – Moscow : Nauka, 1975. – 241 p.
6. Zoobentos del'ty reki Severnaya Dvina / M. A. Studenova, I. I. Studenov, D. V. Chupov, A. S. Samodov // Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. – 2021. – № 2. – P. 60–65. – DOI : 10.25750/1995-4301-2021-2-060-065.

7. Opredelitel' presnovodnyh bespozvonochnyh Rossii i sopredel'nyh territorij. T. 1–6 [Key to freshwater invertebrates of Russia and cross-border regions. Vol. 1–6] / ed. S. Ya. Tsalolikhin. – Saint-Petersburg : Nauka, 1997–2000. – 395 p.
8. Opredelitel' presnovodnyh bespozvonochnyh Rossii i sopredel'nyh territorij. T. 2–6 [Key to freshwater invertebrates of Russia and cross-border regions. Vol. 2–6] / ed. S. Ya. Tsalolikhin. – Saint-Petersburg : Nauka, 1997–2000. – 628 p.
9. Opredelitel' presnovodnyh bespozvonochnyh Evropejskoj chasti SSSR [Key to freshwater invertebrates of the European part of the USSR] / ed. L. A. Kutikova, Ya. I. Starobogatova. – Leningrad, 1977. – 510 p.
10. Studenova, M. A. Zoobentos presnovodnyh vodnyh ob"ektov Severa Rossii. Baza dannyh [Zoobenthos of freshwater water-bodies of the North of Russia. Database] / M. A. Studenova, V. S. Sherstkov. – Certificate number : RU 2017620660. Registration date: 21.04.2017.
11. Balushkina, E. V. Funkcional'noe znachenie lichinok hironomid v kontinental'nyh vodoemah [Functional significance of chironomid larvae in continental water-bodies]: Candidate's thesis (Biology) / E. V. Balushkina. – Leningrad, 1984. – 347 p.

Благодарность (госзадание)

Статья выполнена в рамках государственного мониторинга водных биологических ресурсов и среды их обитания.

Информация об авторах:

Студёнова Марина Анатольевна – специалист Северного филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии; ORCID: 0000-0001-5778-190X (163002, Российская Федерация, г. Архангельск, ул. Урицкого, д. 17; e-mail: studenova@severniro.ru).

Студёнов Игорь Иванович – кандидат биологических наук, заместитель руководителя Северного филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии; Scopus Author ID: 6504290315, ORCID 0000-0002-0826-2537 (Российская Федерация, г. Архангельск, ул. Урицкого, д. 17; e-mail: studenov@severniro.ru).

Завиша Александр Геннадьевич – старший специалист Северного филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии; ORCID: 0000-0001-9010-584X (Российская Федерация, г. Архангельск, ул. Урицкого, д. 17; e-mail: zavisha@severniro.ru).

About the authors:

Marina A. Studenova – Specialist, Northern Branch of the Russian Federation Research Institute of Fishery and Oceanography, 17 Uritskogo st., Arkhangelsk, Russian Federation; ORCID: 0000-0001-5778-190X; e-mail: studenova@severniro.ru.

Igor I. Studenov – Candidate of Sciences (Biology), Deputy Head of the Northern Branch of the Russian Federation Research Institute of Fishery and Oceanography, 17 Uritskogo st., Arkhangelsk, Russian Federation; Scopus Author ID: 6504290315; ORCID: 0000-0002-0826-2537; e-mail: studenov@severniro.ru.

Alexandr G. Zavisha – Senior Specialist, Northern Branch of the Russian Federation Research Institute of Fishery and Oceanography, 17 Uritskogo st., Arkhangelsk, Russian Federation; ORCID: 0000-0001-9010-584X; e-mail: zavisha@severniro.ru.

Для цитирования:

Студёнова, М. А. Зообентос нижнего течения реки Вычегды и ее притоков / М. А. Студёнова, И. И. Студёнов, А. Г. Завиша // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2023. – № 6 (64). – С. 31–36.

For citation:

Studenova, M. A. Zoobentos nizhnego techeniya reki Vychehgy i eyo pritokov [Zoobenthos of the lower part of the Vychehga River and its tributaries] / M. A. Studenova, I. I. Studenova, A. G. Zavisha // Proceedings of the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2023. – № 6 (64). – P. 31–36.

Дата поступления статьи: 15.02.2023

Прошла рецензирование: 16.02.2023

Принято решение о публикации: 14.08.2023

Received: 15.02.2023

Reviewed: 16.02.2023

Accepted: 14.08.2023

Структура рыбного населения бассейна реки Море-Ю (бассейн Хайпудырской губы Баренцева моря)

В. И. Пономарёв

Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар
ponomarev@ib.komisc.ru

Аннотация

В работе установлено, что местная ихтиофауна включает 17 видов рыб из 12 семейств. Рыбное население русла р. Море-Ю насчитывает 14 видов рыб и существенно различается на разных участках ее среднего и нижнего течений. В разнотипных озерах бассейна р. Море-Ю обнаружено девять видов, из которых в большинстве озер доминирует пелядь, среди наиболее обычных видов – также чир, хариус и щука (отмечены в пяти из шести изученных озер). Обследованные озера и участки русла р. Море-Ю различаются по относительной плотности рыб и уровню разнообразия. Особенное внимание обращает отсутствие в бассейне р. Море-Ю язя, плотвы и окуня. Выдвинуто предположение, что это обстоятельство связано не столько с климатическими условиями, сколько с ледниковой историей и наличием водоразделов с сопредельными речными бассейнами.

Ключевые слова:

Большеземельская тундра, озерно-речные системы, рыбное население, популяционная структура, численность, разнообразие, ледниковая история

В междуречье Печоры и Кары располагается большое количество водотоков Большеземельской тундры, напрямую впадающих в Баренцево и Карское моря и их губы. Среди них немало рек, относящихся к категории средних по величине (длина от 100 до 500 км): реки Нерута (длина 107 км, площадь водосбора 1250 км²), Хылчюю (соответственно 139 км и 1200 км²), Черная (308 и 7290), Наульяха (104 и 853), Море-Ю (272 и 4530), Коротаиха (199 и 12 700), Табью (121 и 1970), Сопчаю (144 и 1860) и Сибирчата-Яха (257 км и 2280 км²) [1].

В связи с исключительной удаленностью и труднодоступностью ихтиофауна водоемов и водотоков этого обширнейшего региона практически не изучена. Исследованиям рыбного населения, промысла и биологии наиболее ценных видов рыб посвящено лишь несколько работ [2–12].

В рамках проведения в 2001–2004 гг. международных проектов «Устойчивое развитие печорского региона в меняющихся условиях природы и общества (SPICE)»

The structure of ichthyofauna in the More-Yu River basin (the Khaipudyrskaya Bay basin, the Barents Sea)

V. I. Ponomarev

Institute of Biology, Federal Research Center Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar
ponomarev@ib.komisc.ru

Abstract

By the obtained results, the local ichthyofauna includes 17 species of fish from 12 families. Fish population of the More-Yu River basin has 14 fish species and differs significantly in different parts of its middle and lower courses. Nine species have been found in different-type lakes in the More-Yu River basin. Among them, peled is a dominating fish species in the majority of lakes. Also popular are broad whitefish, grayling and pike (recorded in five of six lakes studied). The surveyed lakes and river parts differ by the relative fish density and diversity level. Strange is the absence of ide, roach, and perch in the More-Yu River basin. This situation seems to be related not to the climatic conditions but to the glacial history and the presence of watersheds with adjacent river basins.

Keywords:

the Bolshezemelskaya Tundra, fluvio-lacustrine systems, ichthyofauna, population structure, number, diversity, glacial history

и «Глобальные последствия арктических климатических процессов и откликов (GLIMPSE)» нами впервые получены материалы, характеризующие состав местной ихтиофауны и рыбное население бассейна р. Море-Ю. Впоследствии, в ходе целенаправленных полевых ихтиофаунистических исследований Института биологии Коми НЦ УрО РАН, предпринятых в 2017 и 2022 гг., эти материалы были дополнены новыми данными.

Река Море-Ю (прежние названия Хайпудыра, Хэйбидя-Пэдар) берет начало из безымянного озера, расположенного в 6 км северо-западнее северной оконечности оз. Ямбото из системы Вашуткиных озер (бассейн р. Адзья, правого притока р. Печоры II порядка). Географические координаты истока р. Море-Ю 68°07′ 47″ с.ш., 61°13′ 27″ в.д. Река первоначально течет на юго-запад и юг, постепенно поворачивая на запад, а после впадения левого притока р. Сямаю придерживается общего северного направления стока (рис. 1). Море-Ю впадает в



Рисунок 1. Локализация бассейна реки Море-Ю. На водосборе показаны границы заказника «Море-Ю».
Figure 1. The More-Yu River basin on map with boundaries of the More-Yu Reserve.

Хайпудырскую губу Баренцева моря, образуя перед этим обширную дельту общей площадью около 180 км².

Водосборная площадь водотока включает около 100 притоков длиной менее 10 км и 3650 озер общей площадью 209 км² [1]. Из более крупных и имеющих географическое название рек в р. Море-Ю впадают Яраншор (длина 15 км), Селатывис (16), Пяйю (33), Вэсню (52), Сябую (78), Нядэйю (24), Сямаю (85), Утыяха (63), Порцатывис (39), Харючейяха (17), Яйяха (29), Хутыенкосё (12 км) и др.

Из озер на площади водосбора наиболее крупными являются Гачесьты, Яранты, Косхасырейты, Ханипчеты, Селаты, Пелядты, Малые и Большие Сиднейты, Иван-Хасырейты, Хараянтты, Сяматы, Ярэйты, Дияты, Понцаты, Порцаты (крупнейшее в бассейне Море-Ю), Хуыто, Юпурто, Сэхэто, Хутыонкото, Чираты, Яйто. Крупные озер-

но-речные системы образуют притоки Сябую (здесь располагается 471 озеро общей площадью 31.1 км²) и Сямаю (соответственно 741 озеро суммарной площадью 46.8 км²) [1].

С северо-востока и востока бассейн р. Море-Ю последовательно граничит с относящимися к водосбору р. Коротаихи бассейнами рек Пуучияха, Серембойяха, Пэяха, Нятрейяха, а также водосборными площадями озер Ямбото, Крежаты и Сэрататы бассейна р. Адзвы и рядом малых правых притоков последней.

С южной стороны к бассейну Море-Ю примыкают бассейны рек Адзвы (включая озера Ватьярты, Большие Сармикты, Большие Нгосавейты, Кебесаты, Лангутаты) и Колвы (с истоками р. Нерчейю и оз. Хасырей-Балбанты).

На западе от водосбора располагаются многочисленные безымянные реки и озера на водосборе р. Колвавис и ее левого притока Турунесътывис, далее на север – водосбор р. Колвы: озера Турунесъты, Пиянты, озерно-речная система р. Пиян, озера Сядгейты, Сэрьерты, Лыазьсыты, Малые Лыазьсыты, Большие и Малые Изъясъты, Яракото, истоки р. Лапкосё, оз. Ямбото. Кроме того, пограничными с Море-Ю являются водосборы ряда притоков р. Седъяха и бассейн р. Ханавэйяха.

В 1999 г. в бассейне среднего течения водотока учрежден государственный природный заказник регионального значения «Море-Ю», целью которого является сохранение и изучение флоры и фауны Большеземельской тундры, в частности, реликтового «лесного острова» и археологических памятников. Общая площадь заказника составляет 54 765 га, что соответствует около 12 % территории водосбора р. Море-Ю.

Сбор материалов осуществлен в соответствии с общепринятыми методами ихтиологических исследований [13]. Для отлова рыбы использованы ставные жаберные сети (стандартный ряд финских сетей длиной 30 м, высотой 1.8 м и ячейми 10, 20, 30, 40, 50 и 60 мм) и крючковые орудия лова.

Определение характера дна и глубины озер осуществлено с помощью эхолота «Wide 3D View» (Techsonic

industries INC., США). Измерения глубины участков русла рек проведены с использованием эхосаундера «Echotest LCD Digital» (Plastimo, Япония). Ориентирование на местности и фиксация географических координат точек отбора проб для проведения в дальнейшем долговременного мониторинга выполнены при помощи приемника GPS-12 («Garmin», США).

Измерения температуры, pH и электропроводности воды осуществлены при помощи портативного полевого многоканального измерителя Cond 330i/SET (WTW, Германия), величины окислительно-восстановительного потенциала – прибором ORP (HANNA instruments, Германия), мутности – с использованием портативного турбидиметра 2100P (HACH, США).

В каждом конкретном случае отмечены вид рыболовных снастей, дата, время, географические координаты, расположение орудий лова (в случае установки жаберных сетей), величина и состав уловов, а также следующие показатели рыб: длина по Смитту, промысловая длина, общая масса тела, пол и стадия зрелости. Относительная численность рыб охарактеризована при помощи показателя индексной оценки плотности рыб из расчета среднего количества отловленных за единицу времени и на единицу рыболовного усилия экземпляров (экз./ус. час).

Определение возраста рыб произведено по чешуе. Для оценки уровня видовой разнообразия использованы следующие индексы: вероятность межвидовых встреч $PIE=1-p^2(i)$, модифицированный индекс Симпсона $S=1/p^2(i)$, индекс Животовского $Sg=[\sum p(i)]^2$, информационная мера Шеннона $H=-\sum p(i)\log p(i)$, индекс Шелдона $SH=\exp(H)$ [14]. Всего в эксперименте использованы 1017 экз. рыб.

В работе обследованы четыре участка среднего и нижнего течений русла р. Море-Ю и шесть разнотипных озер. Их локализация в бассейне представлена на рис. 2, общая характеристика дана в табл. 1 и 2.

Как видно из таблиц, в работе в разные сезоны года охарактеризовано рыбное население достаточно контрастных участков русла реки и разнотипных озер, расположенных в различных районах водосбора реки. Изучены ее равнинные участки в среднем и нижнем течениях (за исключением верхнего течения, имеющего выраженный полугорный характер). Протяженность исследованного участка р. Море-Ю составила около 100 км, от реликтового «лесного острова», располагающегося на протяжении более 10 км выше по течению устья р.



Рисунок 2. Карта-схема бассейна реки Море-Ю: 1р-4р – обследованные участки русла; озера 1-5 – условные обозначения безымянных озер.
Figure 2. Sketch-map of the More-Yu River basin: 1р-4р – surveyed river parts; Lakes 1-5 – no-name lakes.

Общая характеристика обследованных участков реки Море-Ю

Таблица 1

Total characteristics of the surveyed More-Yu River parts

Table 1

№ п/п	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	Ширина реки, м	Максимальная скорость течения, м	Максимальная глубина, м	Высота над уровнем моря, м	Характер дна
1р	67°50' 01"	60° 00' 02"	70	1.0	3	15	Песчано-галечниковое, с валунами
2р	67°53' 14"	59° 41' 32"	110	0.5	4	13.1	Песчано-гравийное, местами глинистое
3р	68°17' 17"	59° 53' 06"	180	0.1	2.5	1.5	Песок
4р	68°18' 20"	59° 40' 56"	300-400	Прилив-отлив	4	1	Песчано-илистое

Таблица 2

Общая характеристика озер бассейна реки Море-Ю

Table 2

Total characteristics of the More-Yu River basin lakes

№ п/п	Географическое название или условная нумерация	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	Высота над уровнем моря, м	Площадь, га	Максимальная глубина, м
1	Бол. Сиднейты	67°42' 03"	60° 03' 49"	92.4	213	16
2	Озеро 2	67°53' 12"	59° 44' 01"	22.9	26	3.5
3	Озеро 4	67°53' 49"	59° 40' 21"	19	36	14
4	Озеро 1	67°58' 52"	59° 45' 37"	13.5	46	8.5
5	Озеро 5	68°14' 17"	60° 03' 05"	4	64	2
6	Озеро 3	68°16' 42"	59° 52' 44"	3	43	2.5

Сямяю, до места впадения водотока в Хайпудырскую губу Баренцева моря. Изучение рыбного населения русла водотока выполнено преимущественно в июле 2004 г., в процессе сплава по реке на надувных лодках от точки 1р (см. рис. 2) до дельты и устья. В сентябре 2017 г. повторно проведены сборы в районе устья р. Сямяю.

Обследованные участки реки отличаются по местоположению, ширине русла, скорости течения, характеру берегов и грунтов и электропроводности (табл. 3), и близки по pH, насыщенности воды кислородом и повышенной мутности. Лишь на точке 4р сказывается влияние приливо-отливных явлений.

География обследованных в работе озер несколько шире, чем в случае с руслом р. Море-Ю: кроме водоемов, приуроченных к водотоку и изученных в разные годы и сезоны, охарактеризовано рыбное население оз. Большие Сиднейты, расположенного на водосборе другого левого притока Море-Ю, р. Сябую. Исследованные озера различаются не только по локализации, но и по высоте над уровнем моря, площади, глубинам, степени развития водной растительности, pH и электропроводности (см. табл. 3). В то же время их объединяет высокая насыщенность кислородом, низкая мутность (даже в мелководных озерах) и то обстоятельство, что, несмотря на наличие или отсутствие особо охраняемого режима (из обследованных водоемов только озера 2 и 4 входят в территорию заказника «Море-Ю»), все они в той или иной степени используются рыболовством.

Ключевой и общей чертой всех изученных в работе участков русла и озер является чрезвычайно высокая ценность ихтиофауны р. Море-Ю: доля лососеобразных рыб (семейства лососевые, сиговые, хариусовые и корюшковые) составляет более 47 % ее впервые выявленного в данной работе состава:

Семейство	Вид
SALMONIDAE – лососевые	Горбуша <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Walbaum, 1792)
COREGONIDAE – сиговые	Обыкновенный сиг <i>Coregonus lavaretus</i> (Linnaeus, 1758)
	Чир <i>Coregonus nasus</i> (Pallas, 1776)
	Пелядь <i>Coregonus peled</i> (Gmelin, 1789)
THYMALLIDAE – хариусовые	Сибирская ряпушка <i>Coregonus sardinella</i> (Valenciennes, 1848)
	Нельма <i>Stenodus leucichthys</i> (Guldenstadt, 1772)
	Европейский хариус <i>Thymallus thymallus</i> (Linnaeus, 1758)
OSMERIDAE – корюшковые	Азиатская корюшка <i>Osmerus mordax</i> (Mitchill, 1815)
ESOCIDAE – щуковые	Обыкновенная щука <i>Esox lucius</i> (Linnaeus, 1758)
CYPRINIDAE – карповые	Обыкновенный голянь <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758)
BALITORIDAE – балиториевые	Усатый голец <i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758)
GADIFORMES – трескообразные	Навага <i>Eleginus nawaga</i> (Koelreuter, 1770)
LOTIDAE – налимовые	Налим <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758)
CASTEROSTEIDAE – колюшковые	Колюшка девятиглая <i>Pungitius pungitius</i> (Linnaeus, 1758)
PERCIDAE – окуневые	Обыкновенный ерш <i>Gimnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758)
PLEURONECTIDAE – камбаловые	Полярная камбала <i>Liopsetta glacialis</i> (Pallas, 1776)
	Звездчатая камбала <i>Platichthys stellatus</i> (Pallas, 1787)

Таблица 3
Основные параметры воды в бассейне реки Море-Ю
Table 3
Main water parameters in the More-Yu River basin

Условное обозначение участка реки или озера	Дата	Температура, °С	pH	Окислительно-восстановительный потенциал, mV	Электропроводность, mS/cm	Кислород, %	Мутность, NTU
Участки русла							
1р	2.07.2004	17.3	7.97	26	0.086	86	26.4
2р	3.07.2004	23.2	7.89	51	0.098	87.2	18.7
3р	7.07.2004	22.8	7.96	46	0.095	86.4	18.1
4р	10.07.2004	17.8	7.99	-71	0.149	85.1	20.9
Озера							
оз.2	8.07.2001	8.8	6.30	-	0.018	-	-
оз.4	9.07.2001	9.2	6.84	-	0.030	-	-
оз.1	4.07.2004	20.4	7.51	47	0.026	98.1	1.04
оз.5	6.07.2004	24.3	8.64	53	0.050	99.5	4.4
оз.3	8.07.2004	23.5	7.50	-27	0.379	73.2	12.2

Всего зарегистрировано 17 видов рыб из 12 семейств. И в самом водотоке, и в озерах на площади его водосбора обитают восемь видов: сиг, пелядь, чир, нельма, хариус, щука, налим и ерш. Только в озерах встречена ряпушка, тогда как исключительно в реке обнаружены семь видов: горбуша, корюшка, усатый голец, обыкновенный голянь, колюшка, навага, полярная и звездчатая камбалы.

Большинство видов рыб бассейна р. Море-Ю относится к арктическому пресноводному ихтиофаунистическому комплексу (семь видов) [15]: сиг, чир, пелядь, нельма, ряпушка, корюшка и налим. Вторым по представительству (четыре вида) оказался бореальный предгорный комплекс: горбуша, хариус, голянь и усатый голец. Арктический морской комплекс представлен двумя видами – полярной и звездчатой камбалами, равно как и бореальный равнинный (щука, ерш). По одному виду включают бореальный атлантический (навага) и понтокаспийский пресноводный (девятиглая колюшка) ихтиофаунистические комплексы.

Следует ожидать, что в ходе дальнейших исследований фауны рыб бассейна р. Море-Ю в ее составе могут быть зарегистрированы и другие проходные виды: атлантический лосось, арктический голец, омуль, а также речная камбала и другие виды рыбообразных и рыб.

В настоящее время установлено, что рыбное население русла р. Море-Ю включает 14 видов рыб (рис. 3). Из них практически на всех обследованных участках водотока встречаются сиг, пелядь, хариус и щука. При этом по мере продвижения от участков среднего течения к низовьям реки состав населения рыб существенно изменяется, особенно в районе устья: из состава ихтиофауны выпадают речной голянь, усатый голец, налим и ерш, в то же время появляются навага, полярная и звездчатая камбалы. Отсутствие в сборах из предустьевого участка реки корюшки, чира и нельмы можно объяснить только кратковременностью полевых работ и проведением их в летний период. Последнее обстоятельство особо актуально в

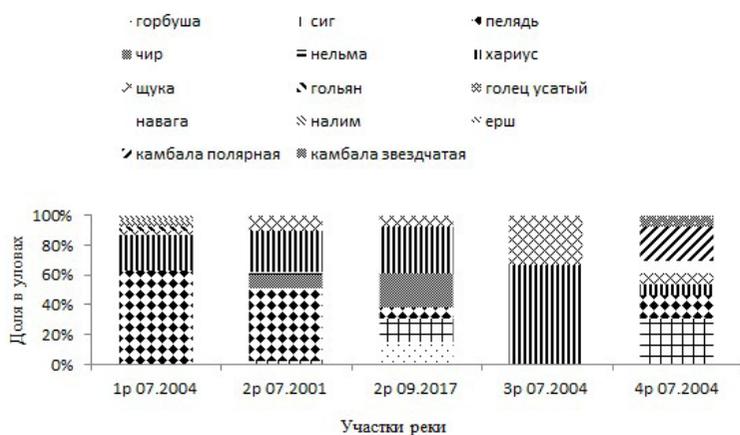


Рисунок 3. Состав рыбного населения в русле реки Море-Ю.
Figure 3. Fish population composition in the More-Yu River course.

отношении анадромных видов рыб, в частности, горбуши, атлантического лосося, сига и омуля.

На участках среднего течения реки в летнее время доминировала пелядь, а хариус был отмечен как субдоминант. В районе устья треть уловов составил сиг, при этом значительная роль принадлежала морским видам рыб. Наиболее богатым видовой состав рыбного населения оказался в районе «лесного острова» р. Море-Ю и вблизи места впадения водотока в Хайпудырскую губу (по семь видов).

Пелядь занимала доминирующую позицию в составе рыбного населения большинства озер (рис. 4), за исключением озер 5 (здесь ведущую роль играл чир) и 3 (где преобладал хариус). Среди наиболее обычных для озер видов оказались чир, хариус и щука (отмечены в пяти из шести изученных озер), а также ерш, который зарегистрирован в трех озерах. Только в одном из озер встречены ряпушка, нельма, корюшка и девятииглая колюшка. Максимальное число видов (по шесть) выявлено в оз. Большие Сиднейты, а также в водоемах, условно обозначенных, как озера 3 и 4. Таким образом, существенных различий в ихтиофауне озер среднего течения р. Море-Ю и ее предустьевое участка не обнаружено.

Относительная плотность наиболее массовых видов рыб в реке заметно превосходила таковую в озерах (рис. 5). Максимальные значения показателя в четырех из шести населенных ею озерах, равно как и на двух участках речного русла продемонстрировала пелядь. В оз. 3 наиболее многочисленным видом оказался чир, в оз. Большие Сиднейты – сиг. Также сравнительно высокие показатели численности выявлены у хариуса на местах летнего нагула в среднем течении р. Море-Ю и особенно мелководных озерах 3 и 5. Аналогичная с хариусом ситуация сложилась в отношении чира в оз. 1 и ерша в озерах 4 и Большие Сиднейты. Плотность щуки в целом соответствовала статусу хищника.

Наиболее высокий для водоемов Севера уровень разнообразия рыбного населения, рассчитанный с использованием ряда стандартных индексов биоразнообразия, выявлен на самом нижнем участке р. Море-Ю и среди водоемов для оз. 5 (рис. 6).

Минимальные значения индексов, выявленные для дельтового участка русла р. Море-Ю, обусловлены тем, что в состав контрольных уловов здесь входили только два вида рыб – хариус и щука. Сходным образом низкий уровень разнообразия рыбной части водных сообществ продемонстрирован для озер 2 (здесь обитают два вида рыб, пелядь и щука) и 5 (чир, хариус и девятииглая колюшка).

Наиболее массовые виды рыб бассейна р. Море-Ю, а именно пелядь, сиг, хариус и щука, представлены в наших сборах широким спектром возрастных групп (рис. 7). При этом их количество в озерах, как правило, превосходит таковое в магистральном русле водотока.

Возрастная структура рыбного населения бассейна р. Море-Ю в отношении сига и щуки аналогична выявлен-

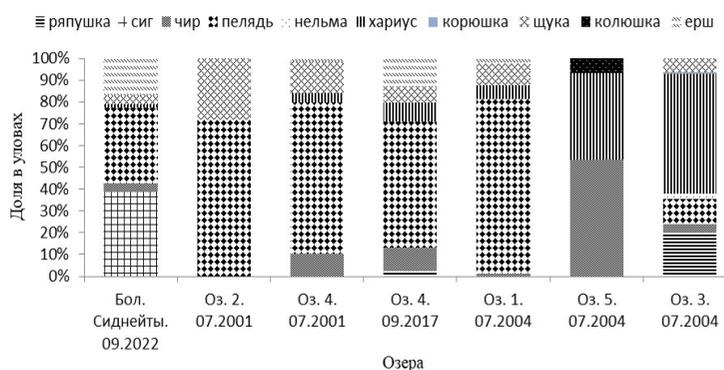


Рисунок 4. Состав рыбного населения в озерах бассейна реки Море-Ю.
Figure 4. Fish population composition in the More-Yu River basin lakes.

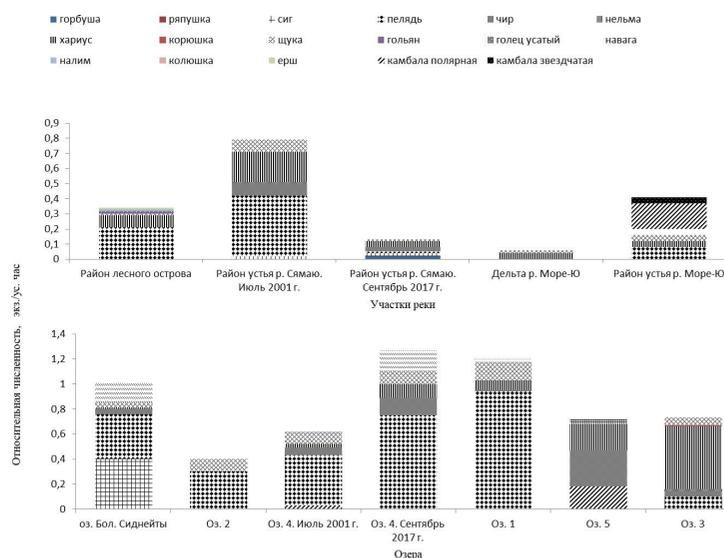


Рисунок 5. Относительная плотность рыб в русле и озерах реки Море-Ю.
Figure 5. Relative fish density in the More-Yu River course and lakes.

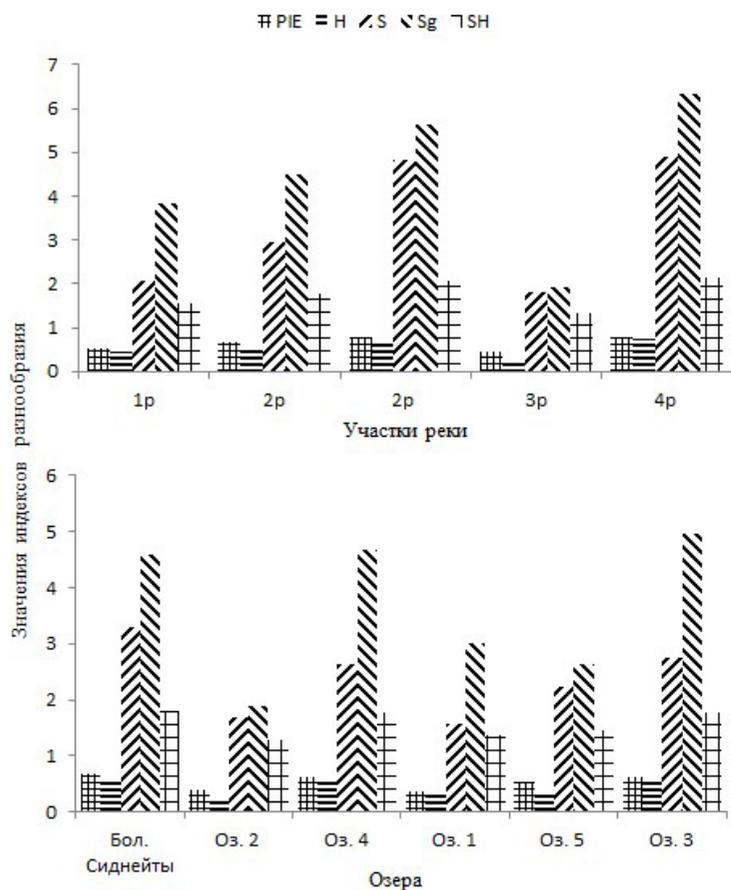


Рисунок 6. Величина индексов разнообразия рыбного населения в русле и озерах реки Море-Ю.

Figure 6. Values of the fish population diversity indexes in the More-Yu River course and lakes.

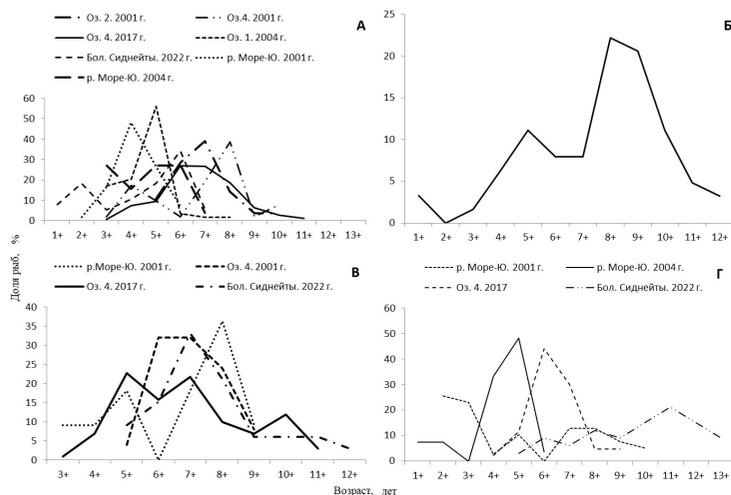


Рисунок 7. Возрастная структура уловов некоторых видов рыб русла и озер на водосборе реки Море-Ю: А – пелядь; Б – сиг; В – чир; Г – хариус.

Figure 7. Age structure of caught fish species in the More-Yu River course and lakes: А – pike; Б – whitefish; В – broad whitefish; Г – grayling.

ной во второй половине 60-х гг. прошлого столетия в трех крупных озерных системах Большеземельской тундры [5]. В то же время количество зарегистрированных возрастных групп пеляди и чира в бассейне р. Море-Ю существенно выше, чем в Вашуткиных, Харбейских и Падимейских озерах.

Представляют интерес предельные размерно-весовые параметры, выявленные у рыб различных видов. Так, максимальная длина пеляди, отмеченная в русле водотока на участке в районе «лесного острова» в 2001 г., составила 410 мм при массе 986 г. Возраст этой особи достиг 9+ лет. Аналогичные показатели сига составили 410 мм и 950 г (12+ лет), чира – 625 мм и 3500 г (8+ лет), хариуса – 500 мм и 1510 г (12+ лет), щуки – 975 мм и 7590 г (15+ лет).

На примере пеляди показаны имеющиеся существенные различия в темпе ее роста в различных озерах бассейна р. Море-Ю и ее русле (табл. 4). Даже с учетом существующих межгодовых особенностей роста рыб можно указать на его более значительную вариабельность у одновозрастной (6+ лет) пеляди на водосборе р. Море-Ю по сравнению с Вашуткиными, Харбейскими и Падимейскими озерами [5]. Эта особенность хорошо согласуется с тем обстоятельством, что нередко в озерах одновременно обитает и нормально растущая форма пеляди, и тугорослая, карликовая [16].

Судя по накопленным в настоящее время материалам, в бассейне р. Море-Ю имеется и озерная, и озерно-речная формы пеляди, причем как быстро (как в случае с обнаруженной в среднем течении водотока группировкой) и нормально растущие, так и карликовая, населяющая оз. 2 [17].

Следует особо указать, что обследованные озера, несмотря на достаточно общий и рекгносцировочный характер проведенной работы, имеют в отношении рыбного населения очевидную функциональную взаимосвязь в рамках всей экосистемы бассейна р. Море-Ю. Действительно, мелководные озера дельты служат местом нагула молоди многих видов рыб, в том числе и полупроходных. Глубокие озера, связанные с вышерасположенными участками реки, аналогичным образом являются местами нагула разновозрастных группировок чира, нерестящегося в водотоках [18, 19]. Действительно, крупные половозрелые особи чира, как правило, можно обнаружить в озерах только в летний период; осенью готовые к икрометанию производители мигрируют в реки.

В некоторых глубоководных озерах бассейна р. Море-Ю хариус представлен полным спектром возрастных групп (см. рис. 7), по-видимому, проводя здесь весь жизненный цикл, аналогично щуке и озерной форме пеляди. В то же время в оз. Большие Сиднейты обнаружены только старшевозрастные группы хариуса в возрасте 6+...13+ лет (причем особи 5+...7+ встречались единично), что свидетельствует об их использовании акватории этого водоема лишь в качестве нагульного.

Биологические показатели пеляди бассейна реки Море-Ю в возрасте 6+ лет

Таблица 4

Table 4

Biological indexes of pelered from the More-Yu River basin at the age of 6+

Озеро или участок русла, месяц/год	Число рыб, экз.	Длина (FL), мм	Масса, г	Доля половозрелых особей, %	Соотношение самцы:самки, %
Озеро 2. Июль 2001 г.	8	277.4±6.1 260-311	271.4±20.3 221-374	87.5	25:75
Озеро 4. Сентябрь 2017 г.	47	302.6±2.3 273-375	344.5±12.8 33-744	36.2	43:57
Река Море-Ю, среднее течение. Июль 2001 г.	17	291.1±9.6 226-361	315.8±36.4 134-704	100	89:11
Река Море-Ю, среднее течение. Июль 2004 г.	7	358.6±4.0 342-376	600.1±36.4 505-799	100	20:80
Озеро Бол. Сиднейты. Сентябрь 2022 г.	13	325.4±3.2 310-347	481.8±22.6 353-640	69.2	23:77

Примечание. Над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.
Note. Above the line – mean value and its error, under the line – variation limits.

Сиг, обнаруженный только в оз. Большие Сиднейты и в русле р. Море-Ю, очевидно, нерестится в этом озере; о чем может свидетельствовать наличие здесь практически всех возрастных групп от 1+ до 12+ лет и состояние в середине сентября гонад у половозрелых рыб, близких к функциональной половой зрелости. Вопрос о заходе в реку полупроходной формы сига все еще остается открытым. То же самое касается атлантического лосося, арктического гольца, омуля и, возможно, других видов рыб.

Таким образом, в результате впервые предпринятого изучения состава ихтиофауны и структуры рыбного населения бассейна р. Море-Ю составлен список населяющих ее рыб, включающий 17 видов из 12 семейств, в большинстве своем из арктического пресноводного ихтиофаунистического комплекса. Выявлена высокая хозяйственная ценность фауны, в которой преобладают лососеобразные рыбы из семейств лососевых, сиговых, хариусовых и корюшковых. Рыбное население русла р. Море-Ю включает как минимум 14 видов рыб и существенно различается на разных участках ее среднего и нижнего течений. В озерах обнаружено девять видов, из которых в составе рыбного населения большинства озер доминирует пелядь. Среди наиболее обычных для озер видов – чир, хариус и щука (отмечены в пяти из шести изученных озер). Обследованные озера и участки русла р. Море-Ю различаются по относительной плотности рыб и уровню разнообразия. Выявлена функциональная дифференциация различных озер и участков русла при прохождении рыбами различных этапов жизни.

Обращает особенное внимание выявленное в работе отсутствие в бассейне р. Море-Ю язя, плотвы и окуня, ранее отмеченных в Вашуткиных озерах, служащих источником сопредельного по отношению к бассейну р. Море-Ю водосбора р. Адзвы, притока II порядка р. Печоры [5]. Судя по соседнему географическому положению можно предположить, что это обстоятельство связано не столько с климатическими условиями, сколько с ледниковой историей [20, 21]. Действительно, плейстоценовые покровные оледенения целиком и неоднократно занимали территорию бассейна р. Море-Ю и лишь частично соседние

водные системы рек Адзвы и Колвы, разделенные между собой водораздельными барьерами. Последующие исследования позволят приблизиться к пониманию путей формирования пресноводной ихтиофауны бассейна р. Море-Ю, которые, на что указывают отсутствие карповых и окуневых рыб, с большой вероятностью были направлены с северо-запада и, частично, обитание здесь пеляди, чира и ряпушки, с северо-востока.

Источники и литература

1. Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Т. 3. Северный край / под ред. Н. М. Жила. – Ленинград : Гидрометеиздат, 1965. – 612 с.
2. Друккер, Г. Ф. Рыбный промысел Большеземельской тундры / Г. Ф. Друккер // Труды Института по изучению Севера. – 1927. – Вып. 38. – С. 5–21.
3. Световидов, А. Н. Сиг рек Кары и Сибири (*Coregonus lavaretus pidschian natio bergiellus*) / А. Н. Световидов // Труды ЗИН АН СССР. – 1936. – Т. 4, вып. 2. – С. 389–424.
4. Шеломов, В. Н. К биологии нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) реки Коротаихи / В. Н. Шеломов // Ученые записки Пермского госуниверситета. – 1937. – Т. 3, вып. 1. – С. 125–161.
5. Сидоров, Г. П. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры / Г. П. Сидоров. – Ленинград : Наука, 1974. – 164 с.
6. Биологическая характеристика водоемов в бассейне р. Коротаихи / Г. П. Сидоров, Т. А. Власова, В. К. Барановская [и др.] // Тезисы докладов III Всесоюзного съезда гидробиологического общества. Т. 2. – Рига, 1976. – С. 238–241.
7. Пономарёв, В. И. Некоторые популяционные характеристики рыб разнотипных озер северной части Большеземельской тундры / В. И. Пономарёв // Некоторые подходы к организации экологического мониторинга природных экосистем в условиях Севера. – Сыктывкар, 1996. – С. 139–151. – (Труды Коми НЦ УрО РАН; № 147).
8. Пономарёв, В. И. Население рыб горных и тундровых водоемов Европейского северо-востока и тенденции его изменений / В. И. Пономарёв // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения : тезисы докладов VII Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 30-летию Института проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН и 75-летию со дня рождения доктора биологических наук, профессора В. В. Никонова. – Апатиты : Издательство ФИЦ КНЦ РАН, 2019. – С. 149–151.
9. Шубин, Ю. П. Рыбохозяйственная характеристика некоторых озер северной части Большеземельской тундры / Ю. П. Шубин, Г. П. Сидоров // Некоторые подходы к организации экологического мониторинга в районах

- разведки, добычи и транспортировки нефти и газа. – Сыктывкар, 1996. – С. 152–160. – (Труды Коми НЦ УрО РАН; № 147).
10. Ponomarev, V. The Moreyu river shallow lakes aquatic communities (the Barents Sea basin) / V. Ponomarev, O.A. Loskutova // Shallow Lakes 2005 : Book of Abstracts. – Dalfsen, 2005. – P. 98.
 11. Walker, T. R. Young multiple indicators of human impacts on the environment in the Pechora Basin, north-eastern European Russia / T. R. Walker, P. D. Crittenden, V. Dauvalter [et al.] // Ecological indicators. – 2009. – Vol. 9, Iss. 4. – P. 765–779.
 12. Козьмин, А. К. Рыбохозяйственная оценка озер Ненецкого автономного округа / А. К. Козьмин, И. В. Булатова // Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования: материалы II Всероссийской научной конференции с международным участием. – Санкт-Петербург, 2018. – С. 204–211.
 13. Правдин, И. Ф. Руководство по изучению рыб / И. Ф. Правдин. – Москва : Пищевая промышленность, 1966. – 376 с.
 14. Терещенко, В. Г. Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообщества / В. Г. Терещенко, Л. И. Терещенко, М. М. Сметанин // Биоразнообразие. Степень таксономической изученности. – Москва: Наука, 1994. – С. 86–98.
 15. Никольский, Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб / Г. В. Никольский. – Москва : Пищевая промышленность, 1980. – 184 с.
 16. Сидоров, Г. П. Лососеобразные рыбы водоемов Европейского северо-востока / Г. П. Сидоров, Ю. С. Решетников. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 346 с.
 17. Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1789) / под ред. Ю. С. Решетникова. – Москва : Наука, 1989. – 302 с.
 18. Богданов, В. Д. Особенности воспроизводства сиговых рыб / В. Д. Богданов, Ю. С. Решетников // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. – Тюмень : Госрыбцентр, 2010. – С. 78–82.
 19. Решетников, Ю. С. Особенности воспроизводства сиговых рыб / Ю. С. Решетников, В. Д. Богданов // Вопросы ихтиологии. – 2011. – Т. 51, № 4. – С. 502–525.
 20. Mangerud, J. The chronology of a large ice-dammed lake and the Barents–Kara Ice Sheet advances, Northern Russia / J. Mangerud, V. I. Astakhov, A. Murray, J. I. Svendsen // Global and Planetary Change. – 2001. – № 31. – P. 321–336.
 21. Mangerud, J. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation / J. Mangerud, M. Jakobsson, H. Alexanderson [et al.] // Quaternary Science Reviews. – 2004. – № 23. – P. 1313–1332.
- ## References
1. Resursy poverhnostnyh vod SSSR. Gidrologicheskaya izuchennost'. T. 3. Severnyj kraj [Surface water resources of the USSR. Hydrological survey. Vol. 3. Northern region] / ed. N. M. Zhyla. – Leningrad : Gidrometeoizdat, 1965. – 612 p.
 2. Drukker, G. F. Rybnyj promysel Bol'shezemel'skoj tundry [Fishing in the Bolshezemelskaya Tundra] / G. F. Drukker // Trudy Instituta po izucheniyu Severa [Proceedings of the North Research Institute]. – 1927. – Iss. 38. – P. 5–21.
 3. Svetovidov, A. N. Sig rek Kary i Sibirchi (*Coregonus lavaretus pidschian natio bergiellus*) [The whitefish of the Kara and Sibircha Rivers (*Coregonus lavaretus pidschian natio bergiellus*)] / A. N. Svetovidov // Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR [Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences]. – 1936. – Vol. 4, Iss. 2. – P. 389–424.
 4. Shelomov, V. N. K biologii nel'my *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) reki Korotaihi [About the biology of the Korotaiha River nelma *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas)] / V.N. Shelomov // Uchenye zapiski Permskogo gosuniversiteta [Transactions of the Perm State University]. – 1937. – Vol. 3, Iss. 1. – P. 125–161.
 5. Sidorov, G. P. Rybnye resursy Bol'shezemel'skoj tundry [Fish resources of the Bolshezemelskaya Tundra] / G. P. Sidorov. – Leningrad : Nauka, 1974. – 164 p.
 6. Sidorov, G. P. Biologicheskaya karakteristika vodoemov v bassejne r. Korotaihi [The biological characteristics of water-bodies in the Korotaiha River basin] / G. P. Sidorov, T. A. Vlasova, V. K. Baranovskaya [et al.] // Abstracts of the 3rd All-Union Hydrobiological Society Congress. Vol. 2. – Riga, 1976. – P. 238–241.
 7. Ponomarev, V. I. Nekotorye populyacionnye karakteristiki ryb raznotipnyh ozer severnoj chasti Bol'shezemel'skoj tundry [Some population characteristics of fish of diverse lakes in the northern part of the Bolshezemelskaya Tundra] / V. I. Ponomarev // Some approaches to organizing the environmental monitoring of natural ecosystems in northern conditions. – Syktyvkar, 1996. – P. 139–151. – (Trudy Komi nauchnogo centra Ural'skogo otdeleniya Rossijskoj akademii nauk [Proceedings of the Komi Science Center, Ural Branch, Russian Academy of Sciences]; № 147).
 8. Ponomarev, V. I. Naselenie ryb gornyh i tundrovyh vodoemov Evropejskogo severo-vostoka i tendencii ego izmenenij [The ichthyofauna of mountain and tundra water-bodies in the North-East of Europe and its trends] / V. I. Ponomarev // Environmental Challenges of Northern Regions and Solution Approaches: Abstracts of the 7th All-Russian Scientific Conference with International Participation dedicated to the 30th anniversary of the Institute of North Industrial Ecology Problems, Federal Research Center “Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences” and to the 75th anniversary of the birth of Professor V. V. Nikonov, Doctor of Biology. – Apatity: Izdatel'stvo Federal'nogo issledovatel'skogo centra Karelskij nauchnyj centr RAN, 2019. – P. 149–151.
 9. Shubin, Yu. P. Rybohozyajstvennaya karakteristika nekotoryh ozer severnoj chasti Bol'shezemel'skoj tundry [Fishery characteristics of some lakes in the northern part of the Bolshezemelskaya Tundra] / Yu. P. Shubin,

- G. P. Sidorov // Some approaches to organizing environmental monitoring in the areas of exploration, production and transportation of oil and gas. – Syktyvkar, 1996. – P. 152–160. – (Trudy Komi nauchnogo centra Ural'skogo otdeleniya Rossijskoj akademii nauk [Proceedings of the Komi Science Center, Ural Branch, Russian Academy of Sciences]; № 147).
10. Ponomarev, V. The Moreyu river shallow lakes aquatic communities (the Barents Sea basin) / V. Ponomarev, O. A. Loskutova // Shallow Lakes 2005 : Book of Abstracts. – Dalfsen, 2005. – P. 98.
 11. Walker, T. R. Young multiple indicators of human impacts on the environment in the Pechora Basin, north-eastern European Russia / T. R. Walker, P. D. Crittenden, V. Davvalter [et al.] // Ecological indicators. – 2009. – Vol. 9, Iss. 4. – P. 765–779.
 12. Koz'min, A. K. Rybohozyajstvennaya ocenka ozer Neneckogo avtonomnogo okruga [Fishery evaluation of lakes in the Nenets Autonomous District] / A. K. Koz'min, I. V. Bulatova // Fishery water bodies of Russia: basic and applied research: Proceedings of the 2nd All-Russian Scientific Conference with International Participation. – Saint Petersburg, 2018. – P. 204–211.
 13. Pravdin, I. F. Rukovodstvo po izucheniyu ryb [Fish Study Guide] / I. F. Pravdin. – Moscow : Pishchevaya promyshlennost', 1966. – 376 p.
 14. Tereshenko, V. G. Ocenka razlichnyh indeksov dlya vyrazheniya biologicheskogo raznoobraziya soobshchestva [Estimation of various indexes for the expression of community biological diversity] / V. G. Tereshenko, L. I. Tereshenko, M. M. Smetanin // Biological Diversity: The Level of Taxonomic Knowledge. – Moscow : Nauka, 1994. – P. 86–98.
 15. Nikol'skiy, G. V. Struktura vida i zakonomernosti izmenchivosti ryb [Species structure and patterns of fish variability] / G. V. Nikol'skiy. – Moscow : Pishchevaya promyshlennost', 1980. – 184 p.
 16. Sidorov, G. P. Lososeobraznye ryby vodoemov Evropejskogo severo-vostoka [Salmonids of water bodies in the North-East of Europe] / G. P. Sidorov, Yu. S. Reshetnikov. – Moscow : Tovarishchestvo nauchnyh izdanij KMK, 2014. – 346 p.
 17. Pelyad' *Coregonus peled* (Gmelin, 1789) [Peled *Coregonus peled* (Gmelin, 1789)] / ed. by Yu. S. Reshetnikov. – Moscow : Nauka, 1989. – 302 p.
 18. Bogdanov, V. D. Osobennosti vosproizvodstva sigovyh ryb [Whitefish reproduction patterns] / V. D. Bogdanov, Yu. S. Reshetnikov // Biology, farming biotechnics and whitefish stock condition. – Tyumen' : Gosrybcentr, 2010. – P. 78–82.
 19. Reshetnikov, Yu. S. Osobennosti vosproizvodstva sigovyh ryb [Whitefish reproduction patterns] / Yu. S. Reshetnikov, V. D. Bogdanov // Voprosy ihtologii [Ichthyology Issues]. – 2011. – Vol. 51, № 4. – P. 502–525.
 20. Mangerud, J. The chronology of a large ice-dammed lake and the Barents–Kara Ice Sheet advances, Northern Russia / J. Mangerud, V. I. Astakhov, A. Murray, J. I. Svendsen // Global and Planetary Change. – 2001. – № 31. – P. 321–336.
 21. Mangerud, J. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation / J. Mangerud, M. Jakobsson, H. Alexanderson [et al.] // Quaternary Science Reviews. – 2004. – № 23. – P. 1313–1332.

Благодарность (госзадание)

Работа выполнена в рамках государственного задания «Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения» (регистрационный № 122040600025-2).

Информация об авторе:

Пономарёв Василий Иванович – кандидат биологических наук, заведующий отделом экологии животных Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 55435087600, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-0863-736X> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: ponomarev@ib.komisc.ru).

About the author:

Vasily I. Ponomarev – Candidate of Sciences (Biology), Head of the Animal Ecology Department, Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID: 55435087600, <http://orcid.org/0000-0002-0863-736X> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: ponomarev@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

Пономарёв, В. И. Структура рыбного населения бассейна реки Море-Ю (бассейн Хайпудырской губы Баренцева моря) / В. И. Пономарев // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2023. – № 6 (64). – С. 37–46.

For citation:

Ponomarev, V. I. Struktura rybnogo naselenia basseina reki More-yu (bassein Khaipudyrskoi guby Barentseva morya) [The structure of ichthyofauna in the More-Yu River basin (the Khaipudyrskaya Bay basin, the Barents Sea)] / V. I. Ponomarev // Proceedings of the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2023. – № 6 (64). – P. 37–46.

Дата поступления статьи: 09.03.2023

Прошла рецензирование: 02.04.2023

Принято решение о публикации: 07.07.2023

Received: 09.03.2023

Reviewed: 02.04.2023

Accepted: 07.07.2023

Флористическое разнообразие поймы Нижней Оби в Ямало-Ненецком автономном округе

Л. М. Морозова, М. Г. Головатин

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург
missis.molyumi2010@yandex.ru
golovatin@ipae.uran.ru

Аннотация

Впервые обобщена информация о флоре поймы Нижней Оби протяженностью около 500 км в пределах Ямало-Ненецкого автономного округа. Таксономическое разнообразие поймы рассмотрели в широтном аспекте. Общее число таксонов – 322, в том числе 301 вид, 18 подвидов и три вариации видов. Таксоны относятся к 155 родам и 56 семействам. Приведен алфавитный список таксонов, показаны изменение флористического богатства растительности поймы и снижение коэффициента Сьеренсена между флорами территорий исследований с юга на север. 21 % таксонов встречается на всей территории поймы. Рассмотрены пропорции выявленной флоры в сравнении со флорой поймы Средней и Верхней Оби. Выявлены новые места произрастания четырех таксонов, занесенных в Красную книгу Ямало-Ненецкого автономного округа (2010), четырех – из Приложения 1 Красной книги и 29 редких для территории округа таксонов, включая два, приведенных для округа впервые.

Ключевые слова:

флора, пойма Нижней Оби, систематическая структура флоры, пропорции флоры

Floristic diversity of the Lower Ob River floodplain in the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug

L. M. Morozova, M. G. Golovatin

Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Ekaterinburg
missis.molyumi2010@yandex.ru
golovatin@ipae.uran.ru

Abstract

Information on the flora of the Lower Ob River floodplain being about 500 km long within the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug (YNAO) has been summarized for the first time. The taxonomic diversity of the floodplain flora is considered in the latitudinal aspect. The total number of taxa is 322 including 301 species, 18 subspecies and three species variations. The taxa belong to 155 genera and 56 families. They are given in the alphabetical order. The floristic richness of floodplain vegetation changes and the Sørensen coefficient between floras of the study areas decreases from south to north are shown. 21 % of taxa are found throughout the whole floodplain territory. The proportions of the identified flora are considered in comparison with the floodplain flora of the Middle and Upper Ob. The authors have found new habitats of four taxa listed in the Red Data Book of the YNAO (2010), four from Appendix 1 of the Red Data Book and 29 taxa being rare for the territory of the Okrug, including two listed for the Okrug for the first time.

Keywords:

flora, floodplain of the Lower Ob River, systematic structure of flora, proportions of flora

Светлой памяти С. Н. Эктовой посвящается

При изучении растительности какой-либо территории большое внимание уделяется флористическим исследованиям, так как состав флоры отражает состояние и динамику растительного покрова [1]. Пойма Оби – уникальное по величине ландшафтное образование, отличающееся как значительными размерами – протяженностью более 3.5 тыс. км и шириной в нижней части до 60 км, так и продолжительностью затопления – в среднем 140 дней [2]. Вместе с тем, флора и растительность поймы Оби были изучены главным образом в верхнем [3] и среднем течениях [4, 5], а в нижнем – только на территории Елизаровского государственного заказника (далее – ЕГЗ) [6], расположенного в пойме Оби в Ханты-Мансийском автономном

округе (далее – ХМАО). Ниже по течению – в Ямало-Ненецком автономном округе (далее – ЯНАО), специальные флористические исследования ранее практически не проводились. Некоторая информация о таксономическом разнообразии пойменной растительности содержится в геоботанических работах XX в. [7–9]. Детально флористический состав поймы изучен только на отдельных участках Приуральского и Шурышкарского районов, где И. М. Скулкин в 1983–1986 гг. проводил геоботанические исследования на стационарных площадях [10]. В тезисной форме представлена общая характеристика флоры поймы Оби от южной границы округа до Полярного круга [11]. Краткие сведения о флоре поймы севернее Полярного круга содержатся в легенде карты «Растительность Западно-Сибирской равнины» (1976) [12]. Информация о флоре всей поймы

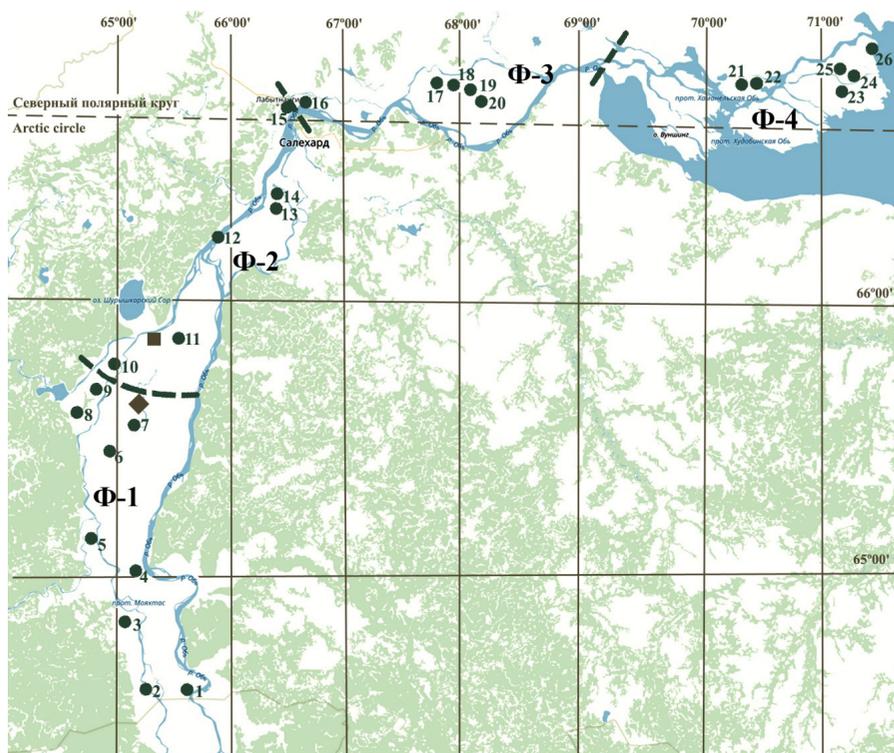


Рисунок 1. Карта-схема поймы Нижней Оби в границах Ямало-Ненецкого автономного округа.

Условные обозначения:

- 1–26 – базовые точки для исследования флоры в 2012–2017 гг.; пунктирные линии – условные границы между районами исследований и Ф-1, Ф-2, Ф-3, Ф-4;

■ – место работы И. М. Скулкина [16];

◆ – место работы Н. Н. Никоновой, Т. В. Фамелис [16, 17].

Figure 1. Sketch map of the Lower Ob floodplain within the boundaries of the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug.

Symbols:

- 1–26 – basic points to flora studies in 2012–2017; dotted lines – conditional boundaries between the study areas and Ф-1, Ф-2, Ф-3, Ф-4;

■ – work place of I. M. Skulkin [16];

◆ – work place of N. N. Nikonova, T. V. Famelis [16, 17].

Оби в границах ЯНАО отсутствует. Нами были проведены флористические исследования поймы Оби в пределах всей территории округа.

Цель публикации – обобщить собственные опубликованные и фондовые материалы гербария Института экологии растений и животных СВЕР по флоре поймы Оби в ЯНАО.

Материалы и методы

В административном отношении пойма Оби расположена в Шурышкарском, Приуральском и Ямальском районах ЯНАО. На широте г. Салехарда река пересекает Полярный круг и поворачивает на восток, ее пойма является естественной границей умеренной и субарктической климатических зон.

Основные процессы, влияющие на формирование пойменного ландшафта и распределение пойменной растительности, – это режимы поемности, аллювиальности и дренируемости [13], которые связаны с высотой рельефа. В пойме Нижней Оби выделяют низкий, средний и высокий экологические уровни рельефа [14]. Характерной особенностью являются уникальные геоморфологические образования – останцы надпойменных террас, в виде остро-

вов, находящиеся внутри поймы, но никогда не затопляемые [15]. Большая часть растительных сообществ на карте «Растительность Западно-Сибирской равнины» (1976) отнесена к динамической категории серийных сообществ, наименее устойчивых, формирующихся в условиях постоянно изменяющегося избыточного увлажнения [12].

Наше изучение флоры проводилось в 2012–2017 гг. в рамках комплексных исследований ресурсов поймы Нижней Оби в ЯНАО. Пойму территориально разделили на четыре района, границы которых приблизительно соответствовали ботанико-географическому делению внепойменной территории [12]. В пределах этих районов располагались базовые точки (лагерь) (рис. 1), из которых в радиусе до 5–10 км проводили исследования растительного покрова. Эколого-топографические профили закладывали как вдоль проток, так и между ними при условии проходимости. На профилях описывали все типы растительности, выявляли полный флористический состав, собирали гербарий. Кроме площадок для геоботанических описаний, выполненных по традиционной методике, учет таксонов

сосудистых растений и сбор гербария проводили во время рекогносцировочных маршрутов. Список таксонов сосудистых растений, выявленный в пределах каждого из четырех районов, обозначили как Ф-1, Ф-2, Ф-3 и Ф-4 (локальные флоры) (табл. 1). Площади локальных флор соответствуют площади суши выделенных районов, включая «соры» – низкие луга, затопляемые весенним разливом, но без рукавов и протоков, и составляют соответственно 4810, 1924, 2400 и 3168 км². В состав всех флор включили литературные данные и фондовые материалы СВЕР, относящиеся к соответствующим районам. В период исследований в 2012 и 2013 гг. был низкий паводок. За эти годы обследовали территории Ф-2, Ф-3 и Ф-4. На территории Ф-1 работы проводили с 2014 г., в годы с высоким паводком, что, полагаем, снизило ее таксономическое богатство. В итоге таксономическое разнообразие пойменной растительности охарактеризовали в широтном аспекте по четырем флорам, выявленным в четырех районах. За период исследований выполнено 403 геоботанических описания, собрано 560 листов гербария сосудистых растений, сделано 1370 фотографий растений (рис. 2–6), растительных сообществ и пойменных ландшафтов. Гербарные сборы определены в Институте экологии растений и животных

Таблица 1

Координаты базовых точек флористических исследований
в пойме Оби в границах Ямало-Ненецкого автономного округа

Table 1

Coordinates of basic points of floristic studies in the Ob
River floodplain within the boundaries of the Yamalo-Nenets
Autonomous Okrug

Базовые точки, № п/п	Координаты базовых точек		Ботанико-географическая зона, подзона внепойменной территории [12]	Годы исследований (число геоботанических описаний)
	с.ш.	в.д.		
Район исследований 1, Ф-1				
1	64°34'39"	65°38'06"	Бореальная зона, подзона северной тайги	2014–2017 (98)
2	64°33'42"	65°16'02"		
3	64°50'43"	65°06'07"		
4	65°03'47"	65°08'47"		
5	65°09'54"	64°46'03"		
6	65°25'58"	64°55'51"		
7	65°32'18"	65°05'56"		
8	65°34'45"	64°38'37"		
9	65°40'15"	64°49'50"		
Район исследований 2, Ф-2				
10	65°44'54"	64°54'56"	Бореальная зона, юг подзоны редколесий, переход к подзоне северной тайги	2012, 2014–2017 (116)
11	65°50'39"	65°30'31"		
12	66°10'10"	65°45'18"		
13	66°17'20"	66°28'19"		
14	66°27'42"	66°27'36"		
15	66°38'03"	66°30'43"		
Район исследований 3, Ф-3				
16	66°41'34"	66°35'10"	Бореальная зона, север подзоны редколесий, граница с тундровой зоной	2012, 2015–2017 (75)
17	66°44'51"	67°45'26"		
18	66°43'45"	67°55'58"		
19	66°41'48"	68°01'56"		
20	66°41'48"	68°06'20"		
Район исследований 4, Ф-4				
21	66°43'37"	70°20'44"	Тундровая зона, граница с подзоной редколесий бореальной зоны	2013, 2015–2017 (114)
22	66°42'28"	70°27'48"		
23	66°43'01"	71°09'20"		
24	66°44'36"	71°14'37"		
25	66°45'54"	71°05'16"		
26	66°50'29"	71°30'07"		

УрО РАН (флорист Е. А. Шурова). Научные названия видов приведены в табл. 2 в соответствии с World Flora Online (WFO) [18], лишь два таксона, информация о которых отсутствует в WFO, приведены по World Checklist of Vascular Plants (WCVP) [19]. Для оценки сходства выявленных флор использовали коэффициент Сьеренсена [17].

Результаты и их обсуждение

Впервые обобщена информация о флористическом составе растительности поймы Оби в ЯНАО. На исследованной территории выявили 322 таксона сосудистых растений, относящихся ко 155 родам и 56 семействам. Из них 301 вид, 18 подвидов и три вариации видов (см. табл. 2).

На всем протяжении поймы, т.е. во всех районах исследований, встречаются 67 таксонов (21% общего таксономического состава). Это растения сырых лугов, болот и мел-



Рисунок 2. Пальчатокоренник Фукса – *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó., занесен в Красную книгу Ямало-Ненецкого автономного округа (2010) (Ун-Пугор, Ф-1, базовая точка 5). Фото М. Г. Головатина.
Figure 2. *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó., listed in the Red Data Book of the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug (2010) (Un-Pugor, Ф-1, Basic Point 5). Photo by M. G. Golovatin.



Рисунок 3. Рослянка круглолистная – *Drosera rotundifolia* L. (Ун-Пугор, 64°49'57,9" с.ш., 65°04'27,8" в.д., базовая точка 5). Фото М.Г. Головатина.
Figure 3. *Drosera rotundifolia* L. (Un-Pugor, 64°49'57,9"N, 65°04'27,8"E, Basic Point 5). Photo by M.G. Golovatin.

ководий: некоторые виды родов *Carex* и *Eriophorum*, злаки (*Arctophila fulva*, *Calamagrostis purpurea*), разнотравье (*Comarum palustre*, *Filipendula ulmaria*, *Epilobium palustre*, *Equisetum fluviatile* и *E. arvense*, *Cicuta virosa*, *Galium uliginosum*, *Caltha palustris* и др.), виды умеренно влажных лугов (*Lactuca sibirica*, *Mentha arvensis*, *Achillea salicifolia*), виды зарослей кустарников и разреженных лесов (*Lamium*



Рисунок 4. Лютик длиннолистный – *Ranunculus lingua* L. – один из видов, для которого установлена новая северная граница распространения (окрестности оз. Сормлор, 65°33'08,5" с.ш., 65°04'27,9" в.д., базовая точка 7). Фото М. Г. Головатина.

Figure 4. *Ranunculus lingua* L. is a species with a newly identified northern distribution limit (near the Sormlor Lake, 65°33'08,5"N, 65°04'27,9"E, Basic Point 7). Photo by M. G. Golovatin.



Рисунок 5. Лянка остролопастая – *Linaria acutiloba* Fisch. ex Rchb. – один из видов, который впервые указан для территории Ямало-Ненецкого автономного округа (окрестности оз. Сормлор, 65°33'08,5" с.ш., 65°04'27,9" в.д., базовая точка 7). Фото М.Г. Головатина.

Figure 5. *Linaria acutiloba* Fisch. ex Rchb. was first mentioned for the territory of the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug (near the Sormlor Lake, 65°33'08,5"N, 65°04'27,9"E, Basic Point 7). Photo by M.G. Golovatin.

album, *Impatiens noli – tangere*, *Lysimachia europaea*); кустарники (*Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa*, *Lonicera caerulea* subsp. *pallasii*, *Ribes rubrum*, *Betula nana*) и др. Из 16 видов рода *Salix* только *S. viminalis* встретили на территории всех флор.



Рисунок 6. Вербейник монетный – *Lysimachia nummularia* L. – один из видов, который впервые указан для территории Ямало-Ненецкого автономного округа (протока Ункевлорпосл, 65°32'08" с.ш., 65°05'37" в.д., базовая точка 7). Фото С. Н. Эктовой.

Figure 6. *Lysimachia nummularia* L. was first mentioned for the territory of the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug (the Unkevlorpost Creek, 65°32'08"N, 65°05'37"E, Basic Point 7). Photo by S. N. Ektova.

Видовой состав растительности незаливаемых останцов надпойменных террас (пугоров) отличается от такового заливаемых участков поймы. На останцах сформировались природные условия, пригодные для произрастания хвойных, кустарников, многих видов трав и кустарничков, типичных для зональных лесов и болот. Это увеличивает таксономическое разнообразие поймы в целом, но особенно ярко отражается на богатстве семейства *Ericaceae*. В его составе представлены все типичные для болот и тундр виды этого семейства, а с учетом изменений систематического положения некоторых видов, отнесенных к *Ericaceae* по базе World Flora Online (WFO), оно вошло в число наиболее представленных семейств. На пугорах произрастают охраняемые и редкие в ЯНАО виды растений: *Corallorchiza trifida*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Drosera rotundifolia* и некоторые др.

Таксономическое разнообразие растительности поймы существенно снижается севернее Полярного круга. Исчезают многие бореальные виды, появляются тундровые. В расположенных здесь районах исследований (Ф-3 + Ф-4) в сумме выявили 169 таксонов против 273 в двух районах южнее Полярного круга (Ф-1 + Ф-2). Коэффициент сходства Сьеренсена (k) наиболее высок между Ф-1 и Ф-2 ($k=0.69$) и между Ф-3 и Ф-4 ($k=0.67$) (табл. 3), что отражает практически одинаковое сходство между выявленными флорами южнее и севернее Полярного круга. Сходство между флористическим составом растительности южнее (Ф-1 + Ф-2) и севернее (Ф-3 + Ф-4) Полярного круга заметно ниже: $k = 0,56$. В широтном градиенте таксономический состав выявленных флор изменяется постепенно, что проявляется в снижении коэффициента сходства между ними. Для Ф-1, самой южной, и флорой ЕГЗ, расположенного южнее – в ХМАО, $k = 0.51$.

Систематическая структура выявленной флоры поймы Оби представлена в табл. 4. Первые три семейства и их ранг типичны для северных территорий Западной Сибири, совпадают с ранжировкой семейств на Полярном Урале [16]. Список 10 ведущих семейств в целом сходен с таковым для поймы Средней Оби [4], но ранги семейств совпадают

Алфавитный список сосудистых растений поймы Нижней Оби на территории Ямало-Ненецкого автономного округа.
Распределение видов по флорам районов исследований (WFO)

Alphabetical list of vascular plants of the Lower Ob River floodplain in the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug.
Distribution of species by floras of the study areas (WFO)

Таксоны сосудистых растений	Семейства	Флоры районов исследований			
		Южнее Полярного круга		Севернее Полярного круга	
		Ф-1	Ф-2	Ф-3	Ф-4
1	2	3	4	5	6
<i>Achillea salicifolia</i> Besser ex DC.	Compositae	+	+	+	+
<i>Adoxa moschatellina</i> L.	Adoxaceae	+	+	+	+
<i>Agrostis capillaris</i> L.	Poaceae	-	+	-	-
<i>Agrostis gigantea</i> Roth	Poaceae	-	-	+	-
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	Poaceae	+	+	+	+
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	Alismataceae	+	+	-	-
<i>Alnus alnobetula</i> subsp. <i>fruticosa</i> (Rupr.) Raus	Betulaceae	+	+	+	+
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	Betulaceae	-	+	-	-
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	Poaceae	+	+	+	-
<i>Alopecurus arundinaceus</i> Poir.	Poaceae	+	+	-	-
<i>Alopecurus magellanicus</i> Lam.	Poaceae	+	-	-	-
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	Poaceae	+	+	-	-
<i>Andromeda polifolia</i> L.	Ericaceae	+	+	+	+
<i>Androsace filiformis</i> Retz.	Primulaceae	+	+	-	-
<i>Androsace septentrionalis</i> L.	Primulaceae	-	+	-	-
<i>Anemone dichotoma</i> L.	Ranunculaceae	+	+	+	-
<i>Angelica archangelica</i> subsp. <i>decurrens</i> (Ledeb.) Kuvaev	Apiaceae	+	+	+	+
<i>Angelica sylvestris</i> L.	Apiaceae	-	+	-	+
<i>Arctagrostis latifolia</i> (R.Br.) Griseb.	Poaceae	-	+	+	+
<i>Arctophila fulva</i> (Trin.) Andersson	Poaceae	+	+	+	+
<i>Arctous alpina</i> (L.) Nied.	Ericaceae	-	-	+	+
<i>Arnica angustifolia</i> subsp. <i>iljinii</i> (Maguire) I. K. Ferguson	Compositae	+	+	-	-
<i>Artemisia tilesii</i> Ledeb.	Compositae	-	+	-	+
<i>Barbarea stricta</i> Andr. ex Besser	Brassicaceae	+	-	-	+
<i>Barbarea vulgaris</i> R.Br.	Brassicaceae	-	+	-	+
<i>Bartsia alpina</i> L.	Scrophulariaceae	+	-	-	-
<i>Beckmannia eruciformis</i> (L.) Host	Poaceae	+	+	+	-
<i>Beckmannia syzigachne</i> (Steud.) Fernald	Poaceae	-	+	-	-
<i>Betula nana</i> L.	Betulaceae	+	+	+	+
<i>Betula pendula</i> Roth	Betulaceae	+	+	-	-
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	Betulaceae	+	-	+	-
<i>Betula pubescens</i> var. <i>pumila</i> (L.) Govaerts	Betulaceae	+	-	+	+
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	Botrychiaceae	+	-	-	-
<i>Brassica rapa</i> L.	Brassicaceae	-	+	-	+
<i>Butomus umbellatus</i> L.	Butomaceae	+	+	+	-
<i>Calamagrostis holmi</i> Lange	Poaceae	-	-	-	+
<i>Calamagrostis lapponica</i> (Wahlenb.) Hartm.	Poaceae	-	+	+	-
<i>Calamagrostis purpurea</i> (Trin.) Trin.	Poaceae	+	+	+	+
<i>Calamagrostis stricta</i> (Timm) Koeler	Poaceae	+	+	+	+
<i>Calla palustris</i> L.	Araceae	+	-	-	-
<i>Callitriche cophocarpa</i> Sendtn.	Callitrichaceae	-	+	-	-
<i>Callitriche hermaphroditica</i> L.	Callitrichaceae	-	+	-	-
<i>Callitriche palustris</i> L.	Callitrichaceae	-	+	-	-
<i>Caltha palustris</i> L.	Ranunculaceae	+	+	+	+
<i>Cardamine amara</i> L.	Brassicaceae	-	-	+	+
<i>Cardamine pratensis</i> subsp. <i>paludosa</i> (Knaf) Celak.	Brassicaceae	+	+	+	+
<i>Cardamine macrophylla</i> Willd.	Brassicaceae	-	-	+	+
<i>Carex acuta</i> L.	Cyperaceae	+	+	+	+

1	2	3	4	5	6
<i>Carex aquatilis</i> Wahlenb.	Cyperaceae	+	+	+	+
<i>Carex bigelowii</i> subsp. <i>arctisibirica</i> (Jurtzev) Á.Löve & D. Löve	Cyperaceae	-	-	+	+
<i>Carex brunnescens</i> (Pers.) Poir.	Cyperaceae	+	-	-	+
<i>Carex canescens</i> L.	Cyperaceae	+	+	-	-
<i>Carex capitata</i> Sol.	Cyperaceae	-	+	-	-
<i>Carex cespitosa</i> L.	Cyperaceae	+	+	-	+
<i>Carex chordorrhiza</i> L. f.	Cyperaceae	+	+	+	+
<i>Carex globularis</i> L.	Cyperaceae	+	+	+	+
<i>Carex lapponica</i> O. Lang	Cyperaceae	+	+	+	+
<i>Carex limosa</i> L.	Cyperaceae	+	-	-	-
<i>Carex magellanica</i> subsp. <i>irrigua</i> (Wahlenb.) Hiitonen	Cyperaceae	+	-	-	-
<i>Carex juncella</i> Th. Fries	Cyperaceae	+	+	+	+
<i>Carex rariflora</i> (Wahlenb.) Sm.	Cyperaceae	+	+	+	+
<i>Carex rostrata</i> Stokes	Cyperaceae	+	+	-	-
<i>Carex rotundata</i> Wahlenb.	Cyperaceae	+	+	+	+
<i>Carex saxatilis</i> L.	Cyperaceae	-	+	-	-
<i>Carex vesicaria</i> L.	Cyperaceae	+	+	-	-
<i>Cerastium davuricum</i> Fisch. ex Spreng.	Caryophyllaceae	+	+	-	-
<i>Cerastium regelii</i> Ostenf.	Caryophyllaceae	-	-	-	+
<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	Ericaceae	+	+	+	+
<i>Chenopodium album</i> L.	Amaranthaceae	-	+	-	-
<i>Chenopodium rubrum</i> L.	Amaranthaceae	+	+	-	-
<i>Chenopodium hybridum</i> L.	Amaranthaceae	-	+	-	-
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	Saxifragaceae	-	-	-	+
<i>Cicuta virosa</i> L.	Apiaceae	+	+	+	+
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.	Compositae	+	+	-	+
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	Compositae	+	+	-	-
<i>Cochlearia arctica</i> Schlttdl. ex DC.	Brassicaceae	-	-	+	-
<i>Comarum palustre</i> L.	Rosaceae	+	+	+	+
<i>Coptidium lapponicum</i> (L.) Gand. ex Rydb	Ranunculaceae	-	+	+	+
<i>Coptidium pallasii</i> (Schlttdl.) Tzvelev	Ranunculaceae	-	-	+	+
<i>Corallorhiza trifida</i> Châtel.	Orchidaceae	+	-	-	-
<i>Crepis nigrescens</i> Pohle	Compositae	-	+	-	-
<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soó.	Orchidaceae	+	-	-	-
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P.Beauv.	Poaceae	-	+	-	-
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.	Poaceae	-	+	-	-
<i>Descurainia sophioides</i> (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz	Brassicaceae	+	+	-	-
<i>Dryopteris expansa</i> (C.Presl) Fraser- Jenk. ex Jermy	Dryopteridaceae	-	+	-	-
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	Droseraceae	+	-	-	-
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. & Schult.	Cyperaceae	+	+	-	-
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. & Schult.	Cyperaceae	+	+	+	+
<i>Elymus repens</i> (L.) Gould	Poaceae	+	+	-	-
<i>Empetrum nigrum</i> L.	Ericaceae	-	+	-	-
<i>Empetrum nigrum</i> subsp. <i>subholarcticum</i> (V.N. Vassil.) Kuvaev	Ericaceae	+	+	+	+
<i>Epilobium angustifolium</i> L.	Onagraceae	+	+	+	-
<i>Epilobium latifolium</i> L.	Onagraceae	-	+	-	-
<i>Epilobium palustre</i> L.	Onagraceae	+	+	+	+
<i>Equisetum arvense</i> L.	Equisetaceae	+	+	+	+
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	Equisetaceae	+	+	+	+
<i>Equisetum hyemale</i> L.	Equisetaceae	-	+	+	+
<i>Equisetum palustre</i> L.	Equisetaceae	+	+	+	+
<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.	Equisetaceae	+	+	+	-
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	Equisetaceae	+	+	+	-
<i>Eriophorum gracile</i> Koch	Cyperaceae	-	-	+	-
<i>Eriophorum*medium</i> Andersson	Cyperaceae	+	+	+	+

1	2	3	4	5	6
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck.	Cyperaceae	-	-	+	+
<i>Eriophorum chamissonis</i> C. A. Mey.	Cyperaceae	+	+	+	+
<i>Eriophorum scheuchzeri</i> Hoppe	Cyperaceae	+	+	+	+
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	Cyperaceae	+	+	+	+
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Her.	Geraniaceae	-	+	-	-
<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.	Brassicaceae	+	+	+	+
<i>Erysimum odoratum</i> Ehrh.	Brassicaceae	+	-	-	-
<i>Festuca ovina</i> L.	Poaceae	-	-	+	+
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	Poaceae	-	+	-	-
<i>Festuca richardsonii</i> Hook.	Poaceae	-	-	-	+
<i>Festuca rubra</i> L.	Poaceae	-	+	-	-
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	Rosaceae	+	+	+	+
<i>Gnaphalium uliginosum</i> L.	Compositae	-	+	-	-
<i>Galeopsis speciosa</i> Mill.	Lamiaceae	+	+	-	-
<i>Galium album</i> Mill.	Rubiaceae	-	-	-	+
<i>Galium aparine</i> L.	Rubiaceae	-	+	-	-
<i>Galium boreale</i> L.	Rubiaceae	-	+	-	-
<i>Galium palustre</i> L.	Rubiaceae	-	+	-	-
<i>Galium trifidum</i> L.	Rubiaceae	+	+	+	-
<i>Galium uliginosum</i> L.	Rubiaceae	+	+	+	+
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	Geraniaceae	-	-	-	+
<i>Glechoma hederacea</i> L.	Lamiaceae	+	+	-	-
<i>Glyceria lithuanica</i> (Gorski) Gorski	Poaceae	+	-	-	-
<i>Heracleum sphondylium</i> subsp. <i>sibiricum</i> (L.) Simonk	Apiaceae	+	+	+	-
<i>Hesperis matronalis</i> L.	Brassicaceae	+	+	+	-
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	Compositae	-	-	+	-
<i>Hippuris vulgaris</i> L.	Plantaginaceae	+	+	+	+
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	Balsaminaceae	+	+	+	+
<i>Inula britannica</i> L.	Compositae	+	+	-	-
<i>Jacobaea paludosa</i> (L.) «G. Gaertn., B. Mey. & Scherb.»	Compositae	-	+	-	-
<i>Juncus arcticus</i> Willd.	Juncaceae	-	+	-	-
<i>Juncus bufonius</i> L.	Juncaceae	+	+	-	-
<i>Juncus compressus</i> Jacq.	Juncaceae	-	+	-	-
<i>Juncus filiformis</i> L.	Juncaceae	+	+	-	-
<i>Juncus alpinoarticulatus</i> subsp. <i>rariflorus</i> (Hartm) Breistr.	Juncaceae	-	+	-	-
<i>Juncus triglumis</i> L.	Juncaceae	-	+	-	-
<i>Kadenia dubia</i> (Schkuhr) Lavrova & V.N. Tikhom.	Apiaceae	+	+	-	+
<i>Lactuca sibirica</i> (L.) Benth. ex Maxim.	Compositae	+	+	+	+
<i>Lamium album</i> L.	Lamiaceae	+	+	+	+
<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	Pinaceae	+	+	+	-
<i>Lathyrus palustris</i> L.	Fabaceae	+	+	+	+
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	Fabaceae	+	-	-	-
<i>Ledum palustre</i> L.	Ericaceae	+	+	+	-
<i>Ledum palustre</i> subsp. <i>decumbens</i> (Aiton) Hultén	Ericaceae	-	-	+	+
<i>Lemna minor</i> L.	Lemnaceae	+	+	-	-
<i>Lemna trisulca</i> L.	Lemnaceae	+	+	-	-
<i>Ligularia sibirica sibirica</i> (L.) Cass	Compositae	-	-	+	-
<i>Limosella aquatica</i> L.	Scrophulariaceae	+	+	-	-
<i>Linaria acutiloba</i> Fisch. ex Rchb.	Plantaginaceae	+	+	-	-
<i>Linnaea borealis</i> L.	Caprifoliaceae	+	+	-	-
<i>Lonicera caerulea</i> subsp. <i>pallasii</i> (Ledeb) Browicz	Caprifoliaceae	+	+	+	+
<i>Luzula confuse</i> Lindb.	Juncaceae	-	-	-	+
<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.	Juncaceae	+	+	+	-
<i>Luzula parviflora</i> (Ehrh.) Desv.	Juncaceae	-	+	-	+
<i>Luzula spicata</i> (L.) DC.	Juncaceae	-	-	-	+

1	2	3	4	5	6
<i>Lycopodium alpinum</i> L.	Lycopodiaceae	-	+	-	-
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	Lycopodiaceae	+	+	+	-
<i>Lycopodium dubium</i> Zoëga	Lycopodiaceae	-	-	-	+
<i>Lysimachia europaea</i> (L.) U. Manns & Anderb.	Primulaceae	+	+	+	+
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	Primulaceae	+	-	-	-
<i>Lysimachia thyrsoiflora</i> L.	Primulaceae	+	+	+	+
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	Primulaceae	+	-	-	-
<i>Lythrum salicaria</i> L.	Lythraceae	+	+	+	-
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	Asparagaceae	+	+	-	-
<i>Mentha arvensis</i> L.	Lamiaceae	+	+	+	+
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	Menyanthaceae	+	+	+	-
<i>Moehringia laterifolia</i> (L.) Fenzl - (no WCVP)	Caryophyllaceae	+	+	+	+
<i>Montia fontana</i> L.	Montiaceae	+	+	-	-
<i>Myosotis asiatica</i> (Vesterg.) Schischk. & Serg.	Boraginaceae	-	+	-	-
<i>Myosotis laxa</i> subsp. <i>caespitosa</i> (Schultz) Hyl. ex Nordh.	Boraginaceae	+	+	-	-
<i>Myosotis scorpioides</i> L.	Boraginaceae	+	+	+	+
<i>Ligusticum mutellinoides</i> Vill.	Apiaceae	-	-	-	+
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	Apiaceae	-	+	-	-
<i>Omalotheca norvegica</i> (Gunnerus) Sch. Bip. & F.W. Schultz.	Compositae	+	-	-	-
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	Ericaceae	+	+	-	-
<i>Orthilia secunda</i> subsp. <i>obtusata</i> (Turcz.) Böcher	Ericaceae	-	-	+	-
<i>Parnassia palustris</i> L.	Celastraceae	+	+	-	-
<i>Pedicularis palustris</i> subsp. <i>opsiantha</i> (Ekman) Almq.	Orobanchaceae	-	+	+	+
<i>Pedicularis labradorica</i> Wirsing	Orobanchaceae	-	-	-	+
<i>Pedicularis lapponica</i> L.	Orobanchaceae	-	-	+	+
<i>Pedicularis palustris</i> L.	Orobanchaceae	+	+	+	-
<i>Pedicularis resupinata</i> L.	Orobanchaceae	+	-	-	-
<i>Pedicularis verticillata</i> L.	Orobanchaceae	-	-	-	+
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) Delarbre	Polygonaceae	+	+	-	-
<i>Persicaria bistorta</i> (L.) Samp.	Polygonaceae	-	+	-	+
<i>Persicaria lapathifolia</i> (L.) Delarbre	Polygonaceae	-	+	-	-
<i>Persicaria vivipara</i> (L.) Ronse Decr.	Polygonaceae	-	-	+	+
<i>Petasites frigidus</i> (L.) Fr.	Compositae	+	+	+	+
<i>Phalaris arundinacea</i> L.	Poaceae	+	+	-	-
<i>Phleum pratense</i> L.	Poaceae	+	-	-	-
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	Pinaceae	+	+	+	-
<i>Pinguicula vulgaris</i> L.	Lentibulariaceae	-	-	-	+
<i>Pinus sylvestris</i> L.	Pinaceae	+	-	-	-
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour	Pinaceae	+	+	-	-
<i>Plantago depressa</i> Willd.	Plantaginaceae	+	-	+	-
<i>Plantago major</i> L.	Plantaginaceae	+	-	-	-
<i>Poa alpigena</i> Lindm.	Poaceae	+	+	+	+
<i>Poa alpina</i> L.	Poaceae	-	-	-	+
<i>Poa angustifolia</i> L.	Poaceae	+	+	-	-
<i>Poa annua</i> L.	Poaceae	-	+	-	-
<i>Poa arctica</i> R.Br.	Poaceae	-	+	+	+
<i>Poa palustris</i> L.	Poaceae	+	+	-	-
<i>Poa pratensis</i> L.	Poaceae	+	+	+	+
<i>Poa tanfiljewii</i> Roshev.	Poaceae	+	-	-	-
<i>Polemonium acutiflorum</i> Willd. ex Roem. & Schult.	Polemoniaceae	-	+	+	+
<i>Polemonium caeruleum</i> L.	Polemoniaceae	+	+	-	-
<i>Polygonum arenarium</i> Waldst. & Kit.	Polygonaceae	-	+	-	-
<i>Polygonum arenastrum</i> Boreau	Polygonaceae	-	+	-	-
<i>Polygonum aviculare</i> L.	Polygonaceae	-	+	-	-
<i>Populus tremula</i> L.	Salicaceae	+	+	-	-

1	2	3	4	5	6
<i>Potamogeton alpinus</i> Balb.	Potamogetonaceae	+	+	-	-
<i>Potamogeton crispus</i> L.	Potamogetonaceae	+	-	-	-
<i>Potamogeton gramineus</i> L.	Potamogetonaceae	+	-	-	-
<i>Potamogeton natans</i> L.	Potamogetonaceae	+	-	-	-
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	Potamogetonaceae	+	-	-	-
<i>Potentilla crantzii</i> (Crantz) Beck ex Fritsch	Rosaceae	-	-	-	+
<i>Potentilla norvegica</i> L.	Rosaceae	-	+	-	-
<i>Pyrola minor</i> L.	Ericaceae	+	+	+	-
<i>Pyrola grandiflora</i> Radius	Ericaceae	-	-	-	+
<i>Prunus padus</i> L.	Rosaceae	+	+	-	-
<i>Prunus padus</i> var. <i>padus</i> (Sin. <i>Padus avium</i> var. <i>roseiflora</i> (Siuzew) Belozor. – no WCVP)	Rosaceae	+	-	-	-
<i>Ranunculus circinatus</i> Sibth.	Ranunculaceae	-	+	-	-
<i>Ranunculus trichophyllus</i> subsp. <i>eradicatus</i> (Laest.) C.D.K.Cook	Ranunculaceae	-	+	-	-
<i>Ranunculus cassubicus</i> L.	Ranunculaceae	-	-	-	+
<i>Ranunculus gmelinii</i> DC.	Ranunculaceae	+	+	+	+
<i>Ranunculus kauffmannii</i> Clerc	Ranunculaceae	+	-	-	-
<i>Ranunculus lingua</i> L.	Ranunculaceae	+	-	-	-
<i>Ranunculus monophyllus</i> Ovcz.	Ranunculaceae	-	-	-	+
<i>Ranunculus repens</i> var. <i>tenuis</i> Pohle et Tolm. (WFO)	Ranunculaceae	+	-	-	-
<i>Ranunculus borealis</i> Trautv.	Ranunculaceae	-	-	-	+
<i>Ranunculus repens</i> L.	Ranunculaceae	+	+	+	+
<i>Ranunculus reptans</i> L.	Ranunculaceae	+	+	+	+
<i>Rhinanthus alectorolophus</i> (Scop.) Pollich	Scrophulariaceae	-	+	-	-
<i>Rhinanthus minor</i> L.	Scrophulariaceae	+	+	+	-
<i>Ribes nigrum</i> L.	Grossulariaceae	+	+	+	-
<i>Ribes rubrum</i> L.	Grossulariaceae	+	+	+	+
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Besser	Brassicaceae	+	+	+	+
<i>Rorippa brachycarpa</i> (C.A. Mey) Hayek	Brassicaceae	-	+	-	-
<i>Rorippa islandica</i> subsp. <i>dogadovae</i> (Tzvelev) Jonsell	Brassicaceae	+	-	-	-
<i>Rorippa palustris</i> (L.) Besser	Brassicaceae	+	+	+	+
<i>Rorippa sylvestris</i> (L.) Besser	Brassicaceae	+	-	-	-
<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	Rosaceae	+	+	+	-
<i>Rosa majalis</i> Herrm.	Rosaceae	+	+	-	-
<i>Rubus arcticus</i> L.	Rosaceae	+	+	+	+
<i>Rubus chamaemorus</i> L.	Rosaceae	+	+	+	+
<i>Rubus idaeus</i> L.	Rosaceae	+	+	-	-
<i>Rumex aquaticus</i> L.	Polygonaceae	+	+	+	+
<i>Rumex confertus</i> Willd.	Polygonaceae	-	+	-	-
<i>Rumex crispus</i> L.	Polygonaceae	-	+	-	-
<i>Rumex maritimus</i> L.	Polygonaceae	+	+	-	-
<i>Sagittaria natans</i> Pall.	Alismataceae	+	-	-	-
<i>Salix alba</i> L.	Salicaceae	-	-	-	+
<i>Salix caprea</i> L.	Salicaceae	+	-	-	-
<i>Salix cinerea</i> L.	Salicaceae	+	+	-	-
<i>Salix gmelinii</i> Pall.	Salicaceae	+	+	+	-
<i>Salix glauca</i> L.	Salicaceae	+	-	+	+
<i>Salix hastata</i> L.	Salicaceae	+	-	+	-
<i>Salix lanata</i> L.	Salicaceae	-	-	+	+
<i>Salix lapponum</i> L.	Salicaceae	+	-	-	+
<i>Salix myrsinites</i> L.	Salicaceae	-	+	-	+
<i>Salix myrtilloides</i> L.	Salicaceae	-	-	-	+
<i>Salix pentandra</i> L.	Salicaceae	-	+	-	-
<i>Salix phylicifolia</i> L.	Salicaceae	+	-	+	+
<i>Salix pulchra</i> Cham.	Salicaceae	+	-	-	-
<i>Salix rosmarinifolia</i> L.	Salicaceae	+	+	-	-
<i>Salix triandra</i> L.	Salicaceae	+	+	+	-
<i>Salix viminalis</i> L.	Salicaceae	+	+	+	+
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	Rosaceae	-	+	-	-
<i>Saxifraga cernua</i> L.	Saxifragaceae	-	-	-	+
<i>Scheuchzeria palustris</i> L.	Scheuchzeriaceae	+	-	-	-
<i>Scolochloa festucacea</i> (Willd.) Link	Poaceae	+	+	-	-

1	2	3	4	5	6
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	Scrophulariaceae	-	-	-	+
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	Lamiaceae	+	-	-	-
<i>Senecio sarracenicus</i> L.	Compositae	-	+	+	+
<i>Sium latifolium</i> L.	Apiaceae	+	+	-	-
<i>Solidago virgaurea virgaurea</i> L.	Compositae	-	+	-	-
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	Rosaceae	+	+	-	-
<i>Sorbus aucuparia</i> subsp. <i>sibirica</i> (Hedl.) Krylov	Rosaceae	-	-	+	-
<i>Sparganium erectum</i> subsp. <i>microcarpum</i> (Neuman) Domin	Sparganiaceae	-	+	-	-
<i>Sparganium natans</i> L.	Sparganiaceae	+	+	-	-
<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleid.	Lemnaceae	+	-	-	-
<i>Stachys palustris</i> L.	Lamiaceae	+	+	-	-
<i>Stellaria graminea</i> L.	Caryophyllaceae	+	+	-	-
<i>Stellaria holostea</i> L.	Caryophyllaceae	+	+	-	-
<i>Stellaria longifolia</i> Muhl. ex Willd.	Caryophyllaceae	+	+	+	-
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	Caryophyllaceae	+	+	-	-
<i>Stellaria palustris</i> Ehrh. ex Retz.	Caryophyllaceae	+	+	+	+
<i>Stellaria longipes</i> Goldie	Caryophyllaceae	-	+	-	+
<i>Taraxacum ceratophorum</i> (Ledeb.) DC.	Compositae	+	-	-	-
<i>Tephrosia integrifolia</i> (L.) Holub	Compositae	-	+	-	-
<i>Tephrosia palustris</i> (L.) Rchb.	Compositae	+	+	+	-
<i>Thalictrum flavum</i> L.	Ranunculaceae	+	+	-	-
<i>Thalictrum simplex</i> L.	Ranunculaceae	+	+	-	-
<i>Tofieldia pusilla</i> (Michx.) Pers.	Tofieldiaceae	-	+	-	-
<i>Trichophorum cespitosum</i> (L.) Hartm.	Cyperaceae	-	-	-	+
<i>Trifolium lupinaster</i> L.	Fabaceae	+	+	-	-
<i>Tripleurospermum maritimum</i> (L.) W.D.J.Koch	Compositae	-	+	-	-
<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip.	Compositae	+	+	-	-
<i>Tripleurospermum subpolare</i> Pobed.	Compositae	+	+	+	+
<i>Trollius asiaticus</i> L.	Ranunculaceae	-	-	-	+
<i>Urtica sondenii</i> (Simmons) Avrorin ex Geltman	Urticaceae	+	+	-	-
<i>Utricularia intermedia</i> Hayne	Lentibulariaceae	+	-	-	-
<i>Utricularia minor</i> L.	Lentibulariaceae	+	-	-	-
<i>Utricularia vulgaris</i> L.	Lentibulariaceae	+	+	-	-
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	Ericaceae	+	+	-	-
<i>Vaccinium microcarpum</i> (Turcz. ex Rupr.) Schmalh.	Ericaceae	+	+	+	+
<i>Vaccinium oxycoccos</i> L.	Ericaceae	+	-	-	-
<i>Vaccinium utiginosum</i> L.	Ericaceae	+	+	+	+
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	Ericaceae	+	+	+	+
<i>Valeriana capitata</i> Pall. ex Link.	Valerianaceae	-	-	+	+
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	Melanthiaceae	+	+	+	+
<i>Veronica longifolia</i> L.	Plantaginaceae	+	+	+	+
<i>Vicia cracca</i> L.	Fabaceae	+	+	+	+
<i>Vicia hirsuta</i> (L.) Gray	Fabaceae	-	+	-	+
<i>Vicia sepium</i> L.	Fabaceae	-	+	-	-
<i>Vicia tenuifolia</i> Roth	Fabaceae	-	+	-	-
<i>Viola canina</i> L.	Violaceae	-	+	+	-
<i>Viola epipsiloides</i> Á.Löve & D.Löve	Violaceae	-	-	-	+
<i>Viola palustris</i> L.	Violaceae	-	+	-	+
Сумма видов по Ф-1 – Ф-4 Sum of species by F-1 – F-4		206	229	128	131

Примечание. Здесь и в табл. 6: + вид встречен; - вид не встречен: (WFO) (2022): *Ranunculus repens* var. *tenuis* Pohle ex Tolm. Опубликовано в Интернете: <http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-0000463206> (дата обращения: 29.05.2022 г.).

Note. Here and in Table 6: + species found; - species not found: (WFO) (2022): *Ranunculus repens* var. *tenuis* Pohle ex Tolm. Published in Internet: <http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-0000463206> (accessed: 29.05.2022).

Коэффициенты сходства флор

The Sørensen similarity coefficients between floras

Флоры	Ф-2	Ф-3	Ф-4
Ф-1	0.69	0.39	0.36
Ф-2	-	0.58	0.49
Ф-3		-	0.67

Таблица 3

Table 3

не всегда. Ранжирование 10 ведущих семейств во флоре ЕГЗ [6] существенно отличается от наших данных. Первые три семейства те же, но ранг семейства *Compositae* на территории Елизаровского заказника выше. К ведущим семействам флоры ЕГЗ относятся *Apiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Fabaceae*, отсутствующие среди ведущих семейств во флоре поймы Оби в ЯНАО. К ведущим семействам, по нашим данным, относятся семейства *Brassicaceae*, *Polygonace-*

Систематическая структура флоры поймы Оби на территории Ямало-Ненецкого автономного округа (WFO)

Systematic structure of the flora of the Ob floodplain on the territory of the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug (WFO)

№ п/п.	Ранг семейства	Латинское название семейства	Русское название семейства	Число родов	Число таксонов (% от общего числа)
1	1	<i>Poaceae</i>	Мятликовые	14	34 (11)
2	2	<i>Cyperaceae</i>	Осоковые	4	27 (8)
3	3	<i>Compositae</i>	Сложноцветные	18	22 (7)
4	4	<i>Ranunculaceae</i>	Лютиковые	6	18 (5)
5	5	<i>Salicaceae</i>	Ивовые	2	17 (5)
6	6	<i>Ericaceae</i>	Вересковые	8	16 (3)
7	7	<i>Brassicaceae</i>	Крестоцветные	8	15 (5)
8	8	<i>Rosaceae</i>	Розоцветные	9	14 (4)
9	9	<i>Polygonaceae</i>	Гречишные	3	11 (3)
10	10	<i>Juncaceae</i>	Ситниковые	2	10 (3)
Вклад в видовое богатство семейств ранга 1–10				74 (48 %)	185 (57 %)
11	11	<i>Caryophyllaceae</i>	Гвоздичные	3	9
12	12	<i>Apiaceae</i>	Зонтичные	7	8
13	13	<i>Fabaceae</i>	Бобовые	3	7
14	14	<i>Lamiaceae</i>	Губоцветные	6	6
15	14	<i>Primulaceae</i>	Первоцветные	2	6
16	14	<i>Betulaceae</i>	Березовые	2	6
17	14	<i>Rubiaceae</i>	Мареновые	1	6
18	14	<i>Equisetaceae</i>	Хвощовые	1	6
19	14	<i>Orbanchaceae</i>	Заразиховые	1	6
20	15	<i>Potamogetonaceae</i>	Рдестовые	1	5
21	15	<i>Plantaginaceae</i>	Подорожниковые	4	5
22	15	<i>Scrophulariaceae</i>	Норичниковые	4	5
23	16	<i>Pinaceae</i>	Сосновые	3	4
24	16	<i>Lentibulariaceae</i>	Пузырчатковые	2	4
25	17	<i>Lemnaceae</i>	Рясковые	2	3
26	17	<i>Lycopodiaceae</i>	Плауновые	1	3
27	17	<i>Amaranthaceae</i>	Амарантовые	2	3
28	17	<i>Callitrichaceae</i>	Красовласковые	1	3
29	17	<i>Violaceae</i>	Фиалковые	1	3
30	17	<i>Boraginaceae</i>	Бурачниковые	1	3
31	17	<i>Onagraceae</i>	Кипрейные	1	3
32	18	<i>Caprifoliaceae</i>	Жимолостные	2	2
33	18	<i>Orchidaceae</i>	Орхидные	2	2
34	18	<i>Alismataceae</i>	Алисовые	2	2
35	18	<i>Geraniaceae</i>	Гераниевые	2	2
36	18	<i>Saxifragaceae</i>	Камнеломковые	2	2
37	18	<i>Grossulariaceae</i>	Крыжовниковые	1	2
38	18	<i>Polemoniaceae</i>	Синюховые	1	2
39	18	<i>Sparangiaceae</i>	Ежеголовниковые	1	2
Одновидовые семейства (17)				17	17
40–56	19	56 семейств		155	322

Флористическое богатство и пропорции флор, выявленных на разных отрезках поймы Оби
Floristic richness and proportions of floras identified in different sections of the Ob floodplain

Показатели	Нижняя Обь		Средняя Обь	Верхняя Обь
	Елизаровский заказник [6]	Данные авторов для ЯНАО	Томская область [4]	Алтайский край [3]
Площадь территории выявления флор, км ²	766	12302	4800	4000
Число видов	276	322	324	624
Число родов	212	155	193	293
Число семейств	58	56	68	85
Видов в 10 первых семействах, шт./%	138/50	185/57	175/54	329/57
Среднее число родов в семействе	3,7	2,7	2,8	3,3
Среднее число видов в роде	1,3	2,1	1,7	2,1
Среднее число видов в семействе	4,8	5,8	4,8	7,1

Таблица 4 *ae, Juncaceae, Ericaceae*, не входящие в десятку ведущих семейств флоры ЕГЗ.

Table 4

Числовые пропорции флористического состава исследованной поймы Нижней Оби сравнили с литературными данными для флор ЕГЗ, Средней и Верхней Оби (табл. 5). В соответствии с долей видов 10 ведущих семейств в общем видовом списке, флора поймы Оби в ЯНАО относится к типичной бореальной, как и флоры Средней и Верхней Оби [20]. В целом, по таксономическому разнообразию наблюдается высокое сходство наших и приведенных литературных данных. Наиболее заметным отличием является относительно низкое число выявленных родов и семейств. Более высокие показатели для поймы Верхней Оби вполне закономерны вследствие ее зонального положения. О богатстве этой южной флоры свидетельствует и высокое среднее число видов в семействе. Число родов и семейств во флоре поймы Оби увеличивается с севера на юг.

Обращает на себя внимание большое число родов во флоре ЕГЗ, выявленное на площади значительно меньшей по сравнению с прочими сравниваемыми отрезками поймы Оби, и низкое число видов в роде.

Флористические находки

В пойме найдены новые места произрастания четырех видов сосудистых растений, занесенных в Красную книгу ЯНАО (2010) [21]: *Corallorchiza trifida* (Урочище Ун-Пугор, 64°49'54,4" с.ш., 65°03'36,2" в.д.), *Dactylorhiza fuchsii* (Ун-Пугор, Ф-1, базовая точка 5), *Bartsia alpina* и *Salix myrsinites* (устье р. Тушвожъеган, 66°10'17,1" с.ш., 65°45'24,0" в.д.); *Botrychium lunaria* и *Cerastium davuricum*, включенных в Приложение Красной книги ЯНАО. Найдены 29 редких для округа видов: *Juncus alpinoarticulatus* subsp. *rariflorus* (устье р. Тушвожъеган, 66°10'17,1" с.ш., 65°45'24,0" в.д.), *Carex magellanica* subsp. *irrigua* (урочище Ун-Пугор, 64°49'54,4" с.ш., 65°03'36,2" в.д.), *Drosera rotundifolia* (Ун-Пугор, 64°49'57,9" с.ш., 65°04'27,8" в.д.), *Prunus padus* var. *padus* (урочище Карм-Ас-Посл, 64°34'58,2" с.ш., 65°18'06,13" в.д.),

Таблица 5
Table 5

Таблица 6
Охраняемые и редкие в Ямало-Ненецком автономном округе виды растений, произрастающие в пойме Оби

Table 6
Protected and rare plant species in the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug growing in the Ob floodplain

Виды растений	Семейство	Распределение по локальным флорам			
		Ф-1	Ф-2	Ф-3	Ф-4
Занесенные в Красную книгу ЯНАО (2010)					
<i>Bartsia alpina</i> L.	Scrophulariaceae	+	-	-	-
<i>Corallorhiza trifida</i> Châtel.	Orchidaceae	+	-	-	-
<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soó.	Orchidaceae	+	-	-	-
<i>Salix myrsinites</i> L.	Salicaceae	-	+	-	+
Занесенные в Приложение 1 к Красной книге ЯНАО (2010)					
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	Botrychiaceae	+	-	-	-
<i>Cerastium davuricum</i> Fisch. ex Spreng.	Caryophyllaceae	+	+	-	-
<i>Pedicularis resupinata</i> L.	Orobanchaceae	+	-	-	-
<i>Ranunculus trichophyllus</i> subsp. <i>eradicatus</i> (Laest.) C.D.K.Cook [= <i>Batrachium eradicatum</i> Fries.]	Ranunculaceae	+	-	-	-
Редкие в ЯНАО					
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	Betulaceae	-	+	-	-
<i>Butomus umbellatus</i> L.	Butomaceae	+	+	+	-
<i>Carex magellanica</i> subsp. <i>irrigua</i> (Wahlenb.) Hiitonen	Cyperaceae	+	-	-	-
<i>Callitriche hermaphroditica</i> L.	Callitrichaceae	-	+	-	-
<i>Dryopteris expansa</i> (C.Presl) Fraser-Jenk. ex Jermy	Dryopteridaceae	-	+	-	-
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	Droseraceae	+	-	-	-
<i>Eriophorum gracile</i> Koch	Cyperaceae	-	-	+	-
<i>Galium album</i> Mill.	Rubiaceae	-	-	-	+
<i>Glyceria lithuanica</i> (Gorski) Gorski	Poaceae	+	-	-	-
<i>Juncus alpinoarticulatus</i> subsp. <i>rariflorus</i> (Hartm.) Breistr. [= <i>Juncus nodulosus</i> Wahlenb.]	Juncaceae	-	+	-	-
<i>Kadenia dubia</i> (Schkuhr) Lavrova & V.N. Tikhom.	Apiaceae	+	+	-	+
<i>Lemna minor</i> L.	Lemnaceae	+	+	-	-
<i>Lemna trisulca</i> L.	Lemnaceae	+	+	-	-
<i>Limosella aquatica</i> L.	Scrophulariaceae	+	+	-	-
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	Primulaceae	+	-	-	-
<i>Montia fontana</i> L.	Montiaceae	+	+	-	-
<i>Orthilia secunda</i> subsp. <i>obtusata</i> (Turcz.) Böcher	Ericaceae	-	-	+	-
<i>Pinguicula vulgaris</i> L.	Lentibulariaceae	-	-	-	+
<i>Poa tanfiljewii</i> Roshev.	Poaceae	+	-	-	-
<i>Prunus padus</i> var. <i>padus</i> (Sin. <i>Padus avium</i> var. <i>roseiflora</i> (Siuzew) Belozor. – по WCVP)	Rosaceae	+	-	-	-
<i>Ranunculus cassubicus</i> L.	Ranunculaceae	-	-	-	+
<i>Ranunculus lingua</i> L.	Ranunculaceae	+	-	-	-
<i>Ranunculus monophyllus</i> Ovcz.	Ranunculaceae	-	-	-	+
<i>Rorippa islandica</i> subsp. <i>Dogadovae</i> (Tzvelev) Jonsell	Brassicaceae	+	-	-	-
<i>Trichophorum cespitosum</i> (L.) Hartm.	Cyperaceae	-	-	-	+
<i>Scheuchzeria palustris</i> L.	Scheuchzeriaceae	+	-	-	-
<i>Vicia hirsuta</i> (L.) Gray	Fabaceae	-	+	-	+
Встречены впервые в ЯНАО					
<i>Linaria acutiloba</i> Fisch. ex Rchb.	Plantaginaceae	+	+	-	-
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	Primulaceae	+	-	-	-

Ranunculus lingua (в районе оз. Сармлор, 65°33'08,5" с.ш., 65°04'27,9" в.д.), *Vicia hirsuta* (дельта Оби, остров Ермак: устье протоки Быстрая Бороздка, 66°50'29,2" с.ш., 71°30'06,7" в.д.) и др. (табл. 6).

четырёх, включенных в Красную книгу ЯНАО, и четырёх – в Приложение к ней; расширили границу ареалов на север до 450 км в интразональном ландшафте для семи видов, два вида впервые указаны для территории округа.

В сравнении с литературными данными [6, 22], выявлены новые северные границы распространения в Западной Сибири *Lysimachia nummularia* и *Lysimachia vulgaris* (протока Ункевлорпосл, 65°32'08" с.ш., 65°05'37" в.д.); *Linaria acutiloba* (урочище Ун-Пугор, 64°49'54,4" с.ш., 65°03'36,2" в.д.), пузырчатки обыкновенной (*Utricularia vulgaris*), лютика длиннолистного (*Ranunculus lingua*), кадении сомнительной (*Kadenia dubia*), ольхи серой (*Alnus incana*) и др. Ранее эти виды указывались исключительно до широты Елизаровского заказника на территории Ханты-Мансийского АО – Югры, т.е. южнее на 400–450 км, а *Linaria acutiloba* и *Lysimachia nummularia* впервые указаны для территории ЯНАО.

Интересной флористической находкой считаем *Prunus padus* var. *padus* (sin. *Padus avium* var. *roseiflora*) – черемуха розовоцветковая. В пойме Оби обнаружена в 2014 г. на территории исследований одна, на других отрезках поймы не встретили. Позднее эта редкая разновидность черемухи обыкновенной в ЯНАО была найдена в пойме р. Надым [23].

Заключение

Впервые обобщена информация о флористическом составе растительности поймы Оби в Ямало-Ненецком автономном округе. В соответствии с WFO, видовое разнообразие сосудистых растений поймы представлено 322 таксонами (301 вид, 18 подвидов и три вариации видов), которые относятся к 155 родам и 56 семействам. Спектр ведущих семейств и доля их таксонов в общем списке позволяют оценить исследованную флору как бореальную. Флористическое разнообразие пойменной растительности показали в широтном аспекте, оно постепенно снижается с юга на север. Пойма Оби южнее Полярного круга флористически значительно богаче по сравнению с отрезком реки севернее него. На обследованной территории поймы выявлено такое же число таксонов, как и в пойме среднего течения Оби, но меньше, чем в пойме Верхней Оби. Результаты работы позволили обнаружить новые места произрастания 37 редких в округе таксонов сосудистых растений, в том числе –

Источники и литература

1. Демидова, А. Н. Комплексный подход к анализу флоры / А. Н. Демидова, Н. Г. Прилепский // Вестник Московского университета. Серия : Биология. – 2014. – № 2. – С. 46–52.
2. Гидролого-морфодинамическая характеристика и перестроение разветвленного русла Нижней Оби (в пределах Ямало-Ненецкого АО) / Р. С. Чалов, А. С. Завадский, А. А. Камышев [и др.] // Известия РАН. Серия географическая. – 2021. – Т. 85, № 4. – С. 539–553.
3. Шибанова, А. А. Растительный покров поймы верхней Оби: в пределах Алтайского края : автореф. дис. ... канд. биол. наук / А. А. Шибанова; Алтайский государственный университет. – Барнаул, 2009. – 19 с.
4. Таран, Г. С. Флора и растительность поймы средней Оби : в пределах Александровского района Томской области : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Г. С. Таран ; Центральный сибирский ботанический сад. – Новосибирск, 1996. – 17 с. – DOI: 10.13140/PG.2.2.16142.79682
5. Таран, Г. С. Флора Вах-Тымского отрезка поймы Оби / Г. С. Таран // Биологические ресурсы и природопользование. – 2005. – Вып. 8 – С. 3–27.
6. Флора и растительность Елизаровского государственного заказника: Нижняя Обь / Г. С. Таран, Н. В. Седельникова, О. Ю. Писаренко, В. В. Голомолзин. – Новосибирск : Наука, 2004. – 212 с.
7. Барышников, М. К. Луга низовьев р. Оби, их характеристика и перспективы использования / М. К. Барышников. – Труды НИИ сельского хоз-ва Крайнего Севера. – 1961. – Т. 10. – С. 115–158.
8. Рождественский, Ю. Ф. Растительные группировки пойменных лугов Нижнего отрезка Оби и краткая характеристика доминирующих видов растений / Ю. Ф. Рождественский // Природа поймы Нижней Оби. Наземные экосистемы. – Екатеринбург: УрО РАН, 1992. – С. 47–63.
9. Никонова, Н. Н. Экологическая дифференциация пойменной растительности на основе геоботанической карты / Н. Н. Никонова, Т. В. Фамелис // Природа поймы Нижней Оби. Наземные экосистемы. – Екатеринбург : УрО РАН, 1992. – С. 32–46.
10. Материалы гербария Музея Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER). – URL : <https://herbarium.ipae.uran.ru> (дата обращения: 11.05.2022 г.).
11. Морозова, Л. М. Флора поймы Оби в Ямало-Ненецком АО (подзоны северной тайги и редколесий бореальной зоны) / Л. М. Морозова, С. Н. Эктова // Ботаника в современном мире : труды XIV съезда Русского Ботанического об-ва и конф. «Ботаника в современном мире». Т. 1. – Махачкала: АЛЕФ, 2018. – С. 167–169.
12. Растительный покров Западно-Сибирской равнины / И. С. Ильина, Е. И. Лапшина, Н. Н. Лавренко [и др.]; отв. ред. : чл.-кор. АН СССР В. В. Воробьев, канд. геогр. наук А. В. Белов. – Новосибирск : Наука, 1985. – 250 с.
13. Гафуров, Ф. Г. Пойменные природно-территориальные комплексы нижнего течения Оби / Ф. Г. Гафуров // Природа поймы Нижней Оби. Наземные экосистемы. – Екатеринбург : УрО РАН, 1992. – С. 11–31.
14. Петров, И. Б. Обь-Иртышская пойма (типизация и качественная оценка земель) / И. Б. Петров. – Новосибирск : Наука, 1979. – 136 с.
15. Миронов, Б. А. Лесная растительность поймы Нижней Оби / Б. А. Миронов, Л. Н. Агафонов // Природа поймы Нижней Оби. Наземные экосистемы. – Екатеринбург : УрО РАН, 1992. – С. 92–116.
16. Князев, М. С. Флористический список сосудистых растений / М. С. Князев, Л. М. Морозова, Е. А. Шурова // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала / Л. М. Морозова, М. А. Магомедова, С. Н. Эктова [и др.]. – Екатеринбург : Издательство Уральского университета, 2006. – С. 42–159.
17. Миркин, Б. М. Толковый словарь современной фитоценологии / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг. – Москва, 1983. – 134 с.
18. World Flora Online (WFO). – URL: <http://www.worldfloraonline.org> (accessed: 31 May 2022).
19. World Checklist of Vascular Plants (WCVP) (2022). Всемирный контрольный список сосудистых растений, версия 2.0. При содействии Королевского ботанического сада, Кью. – URL : <http://wcvp.science.kew.org/> (дата обращения: 05.04.2022 г.).
20. Толмачев, А. И. Введение в географию растений / А. И. Толмачев. – Ленинград : Ленинградский государственный университет, 1974. – 244 с.
21. Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: животные, растения, грибы / отв. ред. С. Н. Эктова, Д. О. Замятин. – Екатеринбург : Баско, 2010. – 308 с.
22. Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1987–1997. Т. 1–14.
23. Письмаркина, Е. В. Флористические находки в Ямало-Ненецком автономном округе / Е. В. Письмаркина, О. В. Хитун, В. В. Бялт // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. – 2016. – Вып. 4 (20). – С. 14–21. – URL : <http://www.vestospu.ru> (дата обращения 20.03.2023 г.).

References

1. Demidova, A. N. Kompleksnyj pokhod k analizu flory [An integrated approach to flora analysis] / A. N. Demidova, N. G. Prilepskij // Vestnik Moskovskogo universiteta [Bulletin of the Moscow University]. Series : Biology. – 2014. – № 2. – P. 46–52.
2. Chalov, R. S. Gidrologo-morfodinamicheskaya charakteristika i pereformirovaniya razvetvlenogo rusla Nizhnej Obi (v predelax Yamalo-Neneczkogo AO) [Hydrological and morphodynamic characteristics and reformations of the branched course of the Lower Ob (within the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug)] / R. S. Chalov, A. S. Zavadskij, A. A. Kamyshev [et al.] // Izvestiya RAN. Seriya geograficheskaya [Bulletin of the Russian Academy of Sciences: Geography]. – 2021. – Vol. 85, № 4. – P. 539–553.
3. Shibanova, A.A. Rastitelnyj pokrov pojmy verxnej Obi : v predelax Altajskogo kraja [Vegetation of the floodplain of the Upper Ob : within the Altai Territory] : extended abstract of Candidate's thesis (Biology) / A. A. Shibanova. – Barnaul, 2009. – 19 p.

4. Taran, G. S. Flora i rastitelnost pojmy srednej Obi : V prede-lax Aleksandrovsogo rajona Tomskoj oblasti [Flora and vegetation of the floodplain of the Middle Ob : Within the Aleksandrovsky District of the Tomsk Region] : extended abstract of Candidate's thesis (Biology) / G. S. Taran. – Novosibirsk, 1996. – 17 p. – DOI: 10.13140/RG.2.2.16142.79682.
5. Taran, G. S. Flora Vax-Tymskogo otrezka pojmy Obi [Flora of the Vakh-Tym segment of the Ob floodplain] / G. S. Taran // *Biologicheskie resursy i prirodopolzovanie* [Biological resources and nature management]. – 2005. – Vol. 8. – P. 3–27.
6. Flora i rastitelnost Elizarovskogo gosudarstvenno-go zakaznika: Nizhnaya Ob [Flora and vegetation of the Elizarovsky State Reserve: Lower Ob] / G. S. Taran, N. V. Sedelnikova, O. Yu. Pisarenko, V. V. Golomolzin. – Novosibirsk : Nauka, 2004. – 212 p.
7. Baryshnikov, M. K. Luga nizov'ev r. Obi, ikh kharakteristika i perspektivy ispolzovaniya [Meadows of the lower reaches of the Ob River, their characteristics and prospects for use] / M. K. Baryshnikov // *Trudy NII selskogo xoz-va Krajnego severa* [Proceedings of the Research Institute of Agriculture of the Far North]. – 1961. – Vol. 10. – P. 115–158.
8. Rozhdestvenskij, Yu. F. Rastitelnye gruppировки pojmen-nykh lugov Nizhnego otrezka Obi i kratkaya harakteristika dominiruyushhix vidov rastenij [Plant groups of flood-plain meadows of the Lower Ob and brief description of the dominant plant species] / Yu. F. Rozhdestvenskij // *Priroda pojmy Nizhnej Obi. Nazemnye ekosistemy* [Nature of the Lower Ob floodplain. Terrestrial ecosystems]. – Ekaterinburg : UB RAS, 1992. – P. 47–63.
9. Nikonova, N. N. Ekologicheskaya differenciatsiya pojmen-noj rastitelnosti na osnove geobotanicheskoy karty [Eco-logical differentiation of floodplain vegetation based on the geobotanical map] / N. N. Nikonova, T. V. Famelic // *Priroda pojmy Nizhnej Obi. Nazemnye ekosistemy* [Nature of the Lower Ob floodplain. Terrestrial ecosystems]. – Ekaterinburg : UB RAS, 1992. – P. 32–46.
10. Materialy gerbariya Muzeya Instituta e'kologii rastenij i zhivotny'x UrO RAN (SVER) [Materials of the herbarium of the Museum of the Institute of Plant and Animal Ecology, UB RAS (SVER)] (Electronic resource). – Mode of access: <https://herbarium.ipae.uran.ru/> (accessed: 11.05.2022).
11. Morozova, L. M. Flora pojmy Obi v Yamalo-Neneczkom AO (podzony severnoj tajgi i redkolesij borealnoj zony) [Flora of the Ob floodplain in the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug (north taiga subzones and woodlands of the boreal zone)] / L. M. Morozova, S. N. Ektova // *Botanika v sovremennom mire : Trudy XIV syezda Russkogo Botanicheskogo ob-va i konf. "Botanika v sovremennom mire"* [Botany in the modern world: Proceedings of the XIV Congress of the Russian Botanical Society and Conf. "Botany in the Modern World"]. – Vol. 1. – Makhachkala : ALEF, 2018. – P. 167–169.
12. Rastitelnyj pokrov Zapadno-Sibirskoj ravniny [Vegetation cover of the West Siberian Plain] / I.S. Il'ina, E. I. Lapshina, N. N. Lavrenko [et al.]; ed. by AS USSR Corresponding Member V. V. Vorob'ev, Candidate of Geography A.V. Belov. – Novosibirsk : Nauka, 1985. – 250 p.
13. Gafurov, F. G. Pojmennye prirodno-territorialnye komplekсы nizhnego techeniya Obi [Floodplain natural-territorial complexes of the lower reaches of the Ob] / F. G. Gafurov // *Priroda pojmy Nizhnej Obi. Nazemnye ekosistemy* [Nature of the Lower Ob floodplain. Terrestrial ecosystems]. – Ekaterinburg : UB RAS, 1992. – P. 11–31.
14. Petrov, I. B. Ob-Irtyshskaya pojma (tipizatsiya i kachest-vennaya ocenka zemel) [Ob-Irtysh floodplain (typification and qualitative assessment of land)] / I. B. Petrov. – Novosibirsk : Nauka, 1979. – 136 p.
15. Mironov, B. A. Lesnaya rastitelnost pojmy Nizhnej Obi [Forest vegetation of the Lower Ob floodplain] / B. A. Mironov, L. N. Agafonov // *Priroda pojmy Nizhnej Obi. Nazemnye ekosistemy* [Nature of the Lower Ob floodplain. Terrestrial ecosystems]. – Ekaterinburg : UB RAS, 1992. – P. 92–116.
16. Knyazev, M.S. Floristicheskij spisok sosudistykh ras-tenij [Floristic list of vascular plants] / M. S. Knyazev, L. M. Morozova, E. A. Shurova // *Rastitelnyj pokrov i ras-titelnye resursy Polyarnogo Urala* [Vegetation cover and plant resources of the Polar Urals] / L. M. Morozova, M. A. Magomedova, S. N. Ektova [et al.]. – Ekaterinburg : Ural University Press, 2006. – P. 42–159.
17. Mirkin, B. M. Tolkovyj slovar sovremennoj fitocenologii [Explanatory dictionary of modern phytocenology] / B. M. Mirkin, G. S. Rozenberg. – Moscow, 1983. – 134 p.
18. World Flora Online (WFO). – URL : <http://www.worldfloraonline.orgn> (accessed: 31 May 2022).
19. World Checklist of Vascular Plants (WCVP) (2022). World Vascular Plant Checklist Version 2.0. With the assistance of the Royal Botanic Gardens, Kew. – URL : <http://wcvp.science.kew.org/> (accessed: 05 April 2022).
20. Tolmachev, A. I. Vvedenie v geografiyu rastenij [Introduction to plant geography] / A. I. Tolmachev. – Leningrad : Leningrad State University, 1974. – 244 p.
21. Krasnaya kniga Yamalo-Neneczkogo avtonomnogo okru-ga: zhivotnye, rasteniya, griby [Red Data Book of the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug: animals, plants, fun-gi] / ed. by S. N. Ektova, D. O. Zamyatin. – Ekaterinburg : Basko, 2010. – 308 p.
22. Flora Sibiri [Flora of Siberia]. Novosibirsk: Nauka, 1987–1997. Vol. 1–14.
23. Pis'markina, E. V. Floristicheskie nakhodki v Yamalo-Neneczkom avtonomnom okruge [Floristic findings in the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug] / E. V. Pis'markina, O. V. Khitun, V. V. Byalt // *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo un-ta* [Bulletin of the Orenburg State Pedagogical University]. – 2016. – Vol. 4 (20). – P. 14–21. – URL : <http://www.vestospu.ru> (accessed: 20 March 2023).

Благодарность (госзадание)

Работа выполнена в рамках бюджетных тем ИЭРиЖ УрО РАН (государственного задания №№ 122021000092-9 и 122021000096-7) при финансовой поддержке Администрации ЯНАО.

Информация об авторах:

Морозова Людмила Михайловна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты Института экологии растений и животных УрО РАН (ИЭРиЖ УрО РАН) (620144, Российская Федерация, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, д. 202; e-mail: missis.molyumi2010@yandex.ru).

Головатин Михаил Григорьевич – доктор биологических наук, заведующий лабораторией проблем сохранения биоразнообразия и ООПТ Института экологии растений и животных УрО РАН (ИЭРиЖ УрО РАН) (620144, Российская Федерация, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, д. 202; e-mail: golovatin@ipae.uran.ru).

About the authors:

Lyudmila M. Morozova – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Plant and Mycobiota Biodiversity Laboratory of the Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS (Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 202, 8 Marta str., Ekaterinburg, Russian Federation 620144; e-mail: missis.molyumi2010@yandex.ru).

Mikhail G. Golovatin – Doctor of Sciences (Biology), Head of the Laboratory of Biodiversity Conservation and Nature Protected Areas at the Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS (Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 202, 8 Marta str., Ekaterinburg, Russian Federation 620144; e-mail: golovatin@ipae.uran.ru).

Для цитирования:

Морозова, Л. М. Флористическое разнообразие поймы Нижней Оби в Ямало-Ненецком автономном округе / Л. М. Морозова, М. Г. Головатин // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2023. – № 6 (64). – С. 47–61.

For citation:

Morozova, L. M. Floristicheskoe raznoobrazie poimy Nizhnej Obi v Yamalo-Nenetskom avtonomnom okruge [Floristic diversity of the Lower Ob River floodplain in the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug] / L. M. Morozova, M. G. Golovatin // Proceedings of the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2023. – № 6 (64). – P. 47–61.

Дата поступления статьи: 16.06.2023

Прошла рецензирование: 23.06.2023

Принято решение о публикации: 07.07.2023

Received: 16.06.2023

Reviewed: 23.06.2023

Accepted: 07.07.2023

Очерк растительности окрестностей Окуневых озер (Приполярный Урал, национальный парк «Югыд ва»)

С. В. Дёгтева, Г. В. Железнова

Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар
degteva@ib.komisc.ru

Аннотация

Представлены новые сведения о ценоотическом разнообразии растительного мира малоизученного в ботаническом отношении участка крупной особо охраняемой природной территории – национального парка «Югыд ва». Приведена характеристика растительности подгольцового, горно-тундрового и гольцового поясов, продемонстрирована смена фитоценозов по градиенту высоты.

Ключевые слова:

растительность, Приполярный Урал, национальный парк «Югыд ва»

Введение

Одна из важнейших составляющих рационального природопользования – сохранение в неприкосновенности типичных и уникальных экосистем, мест обитания/произрастания редких видов растений, животных и грибов. Для решения этой проблемы на глобальном, региональном и локальном уровнях создают сети особо охраняемых природных территорий (далее – ООПТ). В Республике Коми планомерное формирование сети ООПТ начато в 1960-х гг. специалистами комиссии по охране природы, созданной в Коми филиале АН СССР [1]. Сегодня, благодаря целенаправленной работе нескольких поколений ученых, законодательно поддержанной органами государственной власти республики, в регионе созданы и функционируют 238 заказников и памятников природы республиканского значения. Кроме того, учреждены четыре ООПТ федерального значения – Печоро-Илычский государственный природный заповедник, национальный парк «Югыд ва», национальный парк «Койгородский», заказник «Параськины озера». Общая площадь объектов, взятых под особую охрану, составляет около 5.8 млн. га, или порядка 13.7 % от площади Республики Коми. Анализ степени изученности разнообразия растительных сообществ, отдельных таксономических групп растений и грибов, состояния и динамики популяций редких таксонов, занесенных в Красные книги Республики Коми и Российской Федерации [2, 3], на объектах природно-заповедного фонда региона показывает, что для многих ООПТ, в том числе федерального

Vegetation in the vicinity of the Okunevye Lakes (the Subpolar Urals, the Yugyd Va National Park)

S. V. Degteva, G. V. Zheleznova

Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar
degteva@ib.komisc.ru

Abstract

The article presents new information about the plant cover diversity of the study site within the large nature protected area, the Yugyd Va National Park, that is poorly studied in the botanical aspect. It characterizes the vegetation of light woodland, mountain-tundra, and bare rock belts and demonstrates the change of phytocenoses along the height gradient.

Keywords:

vegetation, the Subpolar Urals, the Yugyd Va National Park

статуса, она не может считаться достаточной. С учетом изложенного инвентаризация и мониторинг состояния растительного мира на ООПТ Республики Коми являются актуальной задачей. С начала 2000-х гг. специалисты отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН ведут их на регулярной основе. Особое внимание уделено изучению ООПТ, расположенных на возвышенностях Тиманского поднятия [4–6] и на западном макросклоне гор Урала [7–9]. Установлено, что они отличаются наиболее широким спектром местообитаний и типов растительности, максимальной концентрацией видов грибов, растений и животных, занесенных в региональную Красную книгу [2].

В статье приведены результаты исследования растительности ключевого участка, расположенного на Приполярном Урале в окрестностях Окуневых озер (65° 05' 41" с.ш., 59° 23' 33" в.д.). Территория входит в состав крупнейшей ООПТ Республики Коми – национального парка «Югыд ва» [10]. До момента организации национального парка (1995 г.) данный участок был составной частью комплексного заказника «Харота-Ягинейский», созданного постановлением Совета Министров Коми АССР от 26 сентября 1989 г. № 193 для охраны ландшафтов самой высокогорной части Приполярного Урала [11]. В 2002 г. резерват был упразднен с целью приведения в соответствие региональных и федеральных законодательных актов в области создания, управления и функционирования ООПТ.

В настоящее время с учетом высокой ценности ландшафтов территория отнесена к заповедной зоне национально-го парка.

Окуневые озера дислоцированы в межгорной долине (отметки абсолютных высот – от 480 до 510 м над ур. м), ограниченной хребтами Колоколенный, Курсомбай и Лосиный, по которой протекает р. Ягинея. Ключевой участок приурочен к западному крылу антиклинальной структуры Приполярного Урала, расположен к зоне высокогорного рельефа альпийского типа. Здесь представлены высочайшие хребты и вершины Уральских гор (хр. Курсомбай – абсолютные высоты около 1300–1400 м над ур. м, г. Колокольня – около 1700 м над ур. м), разделенные глубокими долинами-трогами. На склонах гор в этой части Приполярного Урала встречаются многочисленные кары и цирки, на днищах которых развиты озера, либо многолетние снежники и ледники. На хребтах и вершинах широко представлены очень прочные кварциты и кварцито-песчаники. К трогам и устьям каров приурочены холмисто-моренные образования, а также гряды боковых и конечных морен, сформировавшиеся при таянии ледового щита, покрывавшего территорию в период четвертичного оледенения Урала [12].

Климат суровый, с длинной холодной зимой и коротким прохладным летом, в течение которого могут наблюдаться заморозки. Норма выпадения осадков превышает норму испарения. Осадки преимущественно твердые. Их распределение по элементам рельефа и склонам различной экспозиции неодинаково. В полых формах рельефа подветренных склонов зимой накапливаются значительные запасы снега, которые не полностью стают даже летом [12, 13].

Значительный спектр экологических условий обуславливает сложную структуру растительного покрова. На модельном участке отчетливо выражена вертикальная поясность растительности, представлены подгольцовый, горно-тундровый и гольцовый пояса¹.

Материалы и методы

Для изучения ценотического и видового разнообразия растительного покрова ключевого участка проведены маршрутные исследования. Заложены три экологических профиля. Два из них отражают изменение растительности от троговой долины, в которой расположены Окуневые озера, до гольцового пояса западного склона хр. Колоколенный; еще один пересекал холмисто-моренный ландшафт троговой долины и заканчивался в пойме р. Ягинея. Выполнено 39 геоботанических описаний, документированных сборами сосудистых растений, мхов и лишайников, которые хранятся в УНУ «Научный гербарий Института биологии Коми НЦ УрО РАН» (СЫКО).

При выполнении геоботанических описаний использованы методики, являющиеся общепринятыми в геоботанике и лесной типологии [16–20]. Фитоценозы горных редколесий описывали на пробных площадях размером

20 x 20 м, зарослей кустарников, лугов, болот и горных тундр – 10 x 10 м, растительные сообщества, приуроченные к пойменным местообитаниям – в естественных границах. При описании сообществ горных редколесий в основных ярусах древостоя отмечали видовой состав и участие пород в долях единицы, сомкнутость крон, максимальные и средние значения высоты и окружности стволов. Учитывали наличие и интенсивность возобновления всех видов, образующих полог древостоя. Выполняли глазомерную оценку интенсивности возобновления по следующей шкале: единичное (1) – менее 100 шт./га, слабое (2) – 100–1000, малоактивное (3) – 1000–2000, активное (4) – 2000–3000, очень активное (5) – свыше 3000 шт./га. В редколесьях и зарослях кустарников фиксировали видовой состав, сомкнутость крон (в десятых долях единицы), максимальную и господствующую высоту полога, степень участия различных видов в сложении подлеска. Отмечали наличие растений, относящихся к жизненной форме лиан.

Во всех обследованных фитоценозах выявлены видовой состав и обилие сосудистых растений, а также основных видов мохообразных и лишайников, слагающих напочвенный покров. Помимо вертикальной и горизонтальной структуры, флористического состава, фенологической фазы растений учитывали некоторые количественные показатели (общее проективное покрытие (далее – ОПП), обилие). Для оценки обилия сосудистых растений, мхов и лишайников применяли шкалу господства (таблица), предложенную В. С. Ипатовым [20], которая предполагает оценку степени господства (удельного/относительного проективного покрытия – доли, которую составляет проективное покрытие вида от общего проективного покрытия яруса, в котором он встречается) каждого вида непосредственно на всей пробной площади.

Результаты и их обсуждение

Согласно ботанико-географическому районированию, обследованная территория входит в состав Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской провинции Евразийской таежной области [21]. Отличительной особенностью растительного покрова данной подпровинции является господство темнохвойных лесов с доминированием в составе древостоев видов сибирской полидоминантной тайги: ели сибирской – *Picea obovata*², пихты сибирской – *Abies sibirica*, сосны сибирской (кедра) – *Pinus sibirica*. В нижних ярусах и подлеске лесных сообществ сибирские виды также играют значительную роль. В горных лесах часто наблюдается повышение эдификаторной роли травянистых растений, прежде всего папоротников [23].

В ландшафтах троговой долины, имеющей минимальные отметки абсолютных высот, преобладают березовые и лиственничные редколесья, приуроченные к моренным грядам, и болота, сформировавшиеся в котловинах вокруг озер в процессе их постепенного зарастания. На моренных грядах встречаются небольшие по площади участки луго-

¹ Классификация высотных поясов растительности принята согласно [14, 15].

² Латинские названия сосудистых растений приведены по сводке С. К. Черепанова [22].

Шкала оценки участия вида в растительном покрове

Evaluation scale of species participation in the vegetation cover

Показатель	Оценка обилия							
	ед	р	р-н	н	н-с	с	с-г	г
Господство								
Среднее относительное (удельное) покрытие, %	1	2	5	19	33	50	66	83
Амплитуда относительного (удельного) покрытия, %	до 1	2-3	4-11	12-25	26-41	42-57	58-74	75 и более
Ранг	1	2	3	4	5	6	7	8

Примечание. Оценки господства: ед – единственный, р – редкий, н – наполнитель, с – согосподствующий, г – господствующий. Когда относительное покрытие вида близко к границе классов и отнесение его к определенному классу затруднено, применяются промежуточные оценки: с-г – согосподствующий-господствующий, н-с – наполнитель-согосподствующий, р-н – редкий-наполнитель и т.д.

Note. Domination values: ед – single, р – rare, н – filler, с – co-dominant, г – dominant. In case when the relative cover of a species is on the border between classes and its attribution to a particular class is impossible, the following in-between values are used as: с-г – co-dominant-dominant, н-с – co-dominant-filler, р-н – filler-rare, etc.

вых фитоценозов, чередующихся с сообществами редколесий.

Болота преимущественно переходного типа. В их центральных частях микрорельеф ровный. Кустарниковый ярус выражен слабо (сомкнутость крон до 0.1), сформирован березой карликовой – *Betula nana* и/или кустами ивы филиколистной – *Salix phylicifolia*, и. лопарской – *S. lapponum*. Травяно-кустарниковый ярус средней густоты (ОПП 40–85 %), с небольшой видовой насыщенностью (4–9 таксонов на 100 м²). Высота растений варьирует от 15 до 45 см. Облик сообществ определяют травянистые растения. Явно доминирует осока бутылчатая – *C. rostrata*. Высоким постоянством и заметным удельным обилием (20–33 %) характеризуется также осока редкоцветковая – *Carex rariflora*. В некоторых случаях 5–10 % может достигать удельное обилие пухоноса дернистого – *Vaeothrion cespitosum*, сабельника болотного – *Comarum palustre*, пушицы рыжеватой – *Eriophorum russeolum*. Из кустарничков отмечены подбел – *Andromeda polifolia*, голубика – *Vaccinium uliginosum*. Моховой покров почти сплошной (ОПП до 95 %). В нем преобладает *Sphagnum lindbergii*³. На участках болотных массивов, где увлажнение имеет проточный характер, в напочвенном покрове появляются *Aulacomium palustre*, *Paludella squarrosa*, *Sphagnum majus*, *Straminergon stramineum*, *Warnstorfia exannulata*. Здесь более разнообразен и видовой состав сосудистых растений, встречаются вейник пурпурный – *Calamagrostis purpurea*, кипрей болотный – *Epilobium palustre*, герань белоцветковая – *Geranium albiflorum*, белозор болотный – *Parnassia palustris* и кровохлебка лекарственная – *Sanguisorba officinalis*. Сомкнутость кустарникового яруса возрастает до 0.4–0.6. В нем по-прежнему господствует *Betula nana*.

По окрайкам болот расположены участки с выраженным микрорельефом. Почти сплошной (ОПП до 95 %) лишайниково-моховой покров кочек, достигающих в высоту 30–40 см при диаметре до 1 м, формирует *Sphagnum fuscum*, к которому примешиваются зеленые мхи: *Aulacomium*

³ Латинские названия мхов даны согласно списку бриофитов Европы, Макаронезии и Кипра [24].

Таблица
Table

palustre, *Polytrichum commune*, *P. strictum*, *Pleurozium schreberi*, виды рода *Dicranum* и кустистые лишайники: *Cladonia rangiferina*, *C. cornuta*. В травяно-кустарниковом ярусе (ОПП 60–80 %) лидирующие позиции по-прежнему занимают травы. Доминантом обычно выступает морозка – *Rubus chamaemorus*, реже встречаются сообщества с господством осоки шаровидной – *Carex globularis*. Возрастает разнообразие кустарничков, из которых наибольшего обилия достигают *Vaccinium uliginosum*, водяника гермафродитная – *Empetrum hermaphroditum*. Присутствуют немногочисленные экземпляры *Andromeda polifolia*, клюквы мелкоплодной – *Oxycoccus microcarpus*, черники – *Vaccinium myrtillus*. Мочажины занимают до трети от площади территории. В них господствует *Sphagnum lindbergii*, над

ковром которого обычны осоки (*Carex rostrata*, *C. rariflora*) и пушица влагилищная – *Eriophorum vaginatum*.

На моренных грядах развиты редколесья с преобладанием *Larix sibirica*, березы пушистой – *Betula pubescens* или редкостойные насаждения смешанного состава (березово-лиственничные или лиственнично-березовые) зеленомошного и травяного типов леса.

Лиственничные редколесья относятся к зеленомошному типу насаждений и представлены сообществами ассоциации лиственничное редколесье ерничково-голубично-зеленомошное. Сомкнутость крон деревьев чаще всего составляет 0.1–0.3, в отдельных случаях этот показатель может достигать 0.5. В насаждениях обычно выражены два яруса. Основной, первый ярус формируют деревья *Larix sibirica*, высота стволов которых варьирует от 6 до 10 м при значениях диаметра 16–24 см. Во втором ярусе (высота 3–5 м) также наиболее обычна лиственница. В качестве постоянной примеси к ней встречается *Betula pubescens*. Под пологом редколесий отмечен единственный или крайне немногочисленный подрост лиственницы и березы, в отдельных случаях – *Picea obovata* высотой до 2 м. Кустарниковый ярус хорошо выражен, сомкнутость крон составляет 0.4–0.6 (0.8), высота – 0.4–1.0 м. Доминирует *Betula nana*. Постоянный, но малообильный компонент подлеска – можжевельник сибирский – *Juniperus sibirica*. Травяно-кустарниковый ярус средней густоты (величина ОПП варьирует от 30 до 60 (75) %), с невысокой видовой насыщенностью (9–12 видов на 400 м²). Его облик определяют кустарнички. Наибольшим постоянством и обилием отличается *Vaccinium uliginosum*, в некоторых случаях заметного обилия достигает *Empetrum hermaphroditum*. Высоким постоянством, но при низком обилии характеризуются *Vaccinium myrtillus*, брусника – *V. vitis-idaea*. В группе травянистых растений наиболее высокие показатели постоянства и обилия отличают авенеллу извилистую – *Avenella flexuosa*. В отдельных случаях данный вид выступает в качестве содоминанта. Постоянны, но малообильны горец большой – *Bistorta major*, *Carex globularis*, золотая розга – *Solidago virgaurea*. Лишайни-

ково-моховой покров хорошо развит, его ОПП – 80–95 %. Наибольшего обилия и постоянства достигает *Pleurozium schreberi*. Довольно обильны также *Dicranum scoparium* и *Polytrichum strictum*. Среди постоянных, но менее обильных видов можно упомянуть лишайники из рода *Cladonia* (*C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. gracilis*, *C. uncialis*).

На моренных грядах, разделяющих озера, и надпойменных террасах р. Ягинеи обычны редколесья смешанного состава луговико-кустарничково-зеленомошные. Древостои характеризуются общей сомкнутостью крон от 0.4 до 0.6. В I ярусе, сомкнутость которого варьирует от 0.1 до 0.4, преобладает *Larix sibirica*, в отдельных случаях отмечена примесь *Betula pubescens* (до 2 единиц по составу). Высота деревьев лиственницы составляет 8–10 м при диаметре стволов 18–26 см, березы – 6–8 м и 14–18 см соответственно. Во II ярусе, сомкнутость которого – от 0.2 до 0.6, превалирует береза (до 7 единиц по составу). Высота деревьев – 4–6 м при диаметре стволов 6–18 см. На долю лиственницы (высота стволов 4–6 м при диаметре 8–14 см) приходится 3 единицы по составу. Кустарниковый ярус выражен всегда, но сомкнутость невелика (до 0.2), а состав варьирует. Зарегистрированы *Betula nana*, *Juniperus sibirica*, рябина сибирская – *Sorbus sibirica*. Высота полога кустарников достигает 1–1.5 м. Травяно-кустарничковый ярус хорошо выражен (ОПП 60–90 %), высота основной массы растений – 15–45 см. Видовая насыщенность низкая – 6–9 видов на 400 м². Наибольшую ценотическую роль играют кустарнички, прежде всего *Vaccinium uliginosum* и *V. myrtillus*. Постоянный, но менее обильный компонент травяно-кустарничкового покрова – *Empetrum hermaphroditum*. Из трав наиболее обильна *Avenella flexuosa*, которая в отдельных случаях может выступать в качестве содоминанта. Лишайниково-моховой покров имеет мозаичное сложение (ОПП 20–60 %), при разрастании травянистых растений несет следы угнетения. Его наиболее постоянные и компоненты – *Pleurozium schreberi* и *Dicranum scoparium*. Среди латок мхов встречаются отдельные экземпляры кустистых лишайников: *C. arbuscula*, *C. bellidiflora*, *C. gracilis*, *C. rangiferina*, *C. uncialis*, *Cetraria islandica*.

На склоне и вершине надпойменной террасы р. Ягинеи сформировался березняк травяного типа насаждений. Общая сомкнутость крон достигает 0.7. В древостое выражены два яруса с близким составом (лиственница – 6–7 единиц, береза – 3–4 единицы). Сомкнутость крон деревьев I яруса – 0.4–0.6, высота – 8–12 м. Высота деревьев, формирующих II ярус, составляет 4–6 м, сомкнутость крон – 0.3. Возобновление основных лесообразующих пород слабое. Подлесок разреженный, сформирован кустами *Juniperus sibirica* и *Sorbus sibirica* высотой до 3.0 м. Травяно-кустарничковый ярус густой (ОПП 80–90 %), высотой до 80 см. Его формируют 19 видов трав и кустарничков. Содоминируют *Avenella flexuosa* и *Bistorta major*, по 5–10 % составляет удельное обилие княженики – *Rubus arcticus*, *Solidago virgaurea*, *Vaccinium myrtillus*. Мощно развитый травостой угнетает моховой покров; его ОПП не превышает 10 %. Мхи приурочены к колодам, пристволовым повышениям. Наиболее обильны *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune* и *Dicranum scoparium*.

В мезопонижениях на надпойменной террасе р. Ягинеи по границе с редколесьями встречаются участки луговин. На них отмечены единичные экземпляры кустарников (*Betula nana*, *Juniperus sibirica*) высотой до 1.0 м. Травостой густой (ОПП 90–95 %), невысокий (15–50 см). Наличие отчетливо выраженных содоминантов: *Avenella flexuosa* и *Bistorta major*, определяет его невысокую видовую насыщенность; зарегистрировано 15 видов. Моховой покров мозаичный, его ОПП не превышает 30–40 %. Доминирует *Polytrichum commune*, заметного обилия достигает также *Dicranum scoparium*.

Луга с согосподством *Bistorta major* и *Avenella flexuosa* встречаются и в пойме р. Ягинеи. Они отличаются от охарактеризованных выше сообществ травянистых растений большей видовой насыщенностью (28 таксонов на 400 м²). В травостое появляются виды, типичные для пойменных лугов: манжетка – *Alchemilla sp.*, *Calamagrostis purpurea*, *Geranium albiflorum*, мытник компактный – *Pedicularis compacta*, мялик узколистный – *Poa angustifolia*, тимopheвка альпийская – *Phleum alpinum*, щавель кислый – *Rumex acetosa*, *Sanguisorba officinalis*. Моховой покров практически отсутствует.

На наиболее увлажненных участках поймы долины р. Ягинеи развиты высокотравные луга. Основу травостоев (ОПП 95–98 %, высота растений (40) 80–130 см) в них составляет *Calamagrostis purpurea*. Заметного обилия достигают *Alchemilla sp.*, лишохвост луговой – *Alopecurus pratensis*, *Bistorta major*, иван-чай узколистный – *Chamaenerion angustifolium*, бор развесистый – *Milium effusum*, *Rumex acetosa*, *Solidago virgaurea*, звездчатка Бунге – *Stellaria bungeana*, фиалка двухцветковая – *Viola biflora*. Моховой покров отсутствует.

На перегибе склона хр. Колоколенный к троговой долине, в пойме ручья развиты ивняки и пойменные луга. В достаточной мере хорошо дренированном экотопе, приуроченном к нижней части склона западной экспозиции, сформирован ивняк аконитово-вейниковый. Кустарниковый ярус негустой (сомкнутость крон до 0.3), образован *Salix phylicifolia*. Высота полога достигает 2.0 м. Травяной покров густой (ОПП до 98 %), состоит из трех ярусов высотой 5–20, 60–80 и 150–170 см. Наиболее обильные виды – *Calamagrostis purpurea* и аконит северный – *Aconitum septentrionale*, входят в состав I яруса. В нем отмечены также *Alopecurus pratensis*, купырь лесной – *Anthriscus sylvestris*, дягель лекарственный – *Angelica archangelica*, дудник лесной – *Angelica sylvestris*, *Chamaenerion angustifolium*, живокость высокая – *Delphinium elatum*, *Milium effusum*. Во II ярусе наиболее обильна *Stellaria bungeana*, в III – *Viola biflora*. Всего в травостое зарегистрировано 22 вида. Моховой покров фрагментарный (ОПП до 10 %), образован видами родов *Bryum*, *Plagiomnium* и *Rhizomnium*.

По границе с ивняком аконитово-вейниковым располагается вейниковый луг. В густом (ОПП до 95 %) травостое абсолютно доминирует *Calamagrostis purpurea*, образующий I ярус высотой 100–130 см. Из других растений данного яруса заметного обилия достигает лишь *Milium effusum*. Остальные виды высокотравья: *Aconitum septentrionale*, *Chamaenerion angustifolium*, встречаются единично. Во II

ярус (высота 40–70 см) наиболее обильны *Bistorta major*, *Rumex acetosa*, *Solidago virgaurea*, встречаются немногочисленные экземпляры щитовника шартрского – *Dryopteris carthusiana*, *Geranium albiflorum*, *Stellaria bungeana*, чемерицы Лобеля – *Veratrum lobelianum*. III ярус травостоя разреженный, в нем зафиксированы единичные особи седмичника европейского – *Trientalis europaea*, *Viola biflora*. Под пологом трав отмечен *Polytrichum commune* (ОПП до 1 %).

На участке долины ручья, граничащем с болотом, развит ивняк травяно-гипновый. Кустарниковый ярус достигает высоты 1.5 м при сомкнутости крон 0.7–0.9. Преобладает ива шерстистая – *Salix lanata*, отмечены и. сизо-голубая – *S. glauca*, *S. lapponum*, *S. phyllicifolia*. Общее проективное покрытие травостоя достигает 70 %. Наиболее обильные виды: осока дернистая – *Carex cespitosa*, *Calamagrostis purpurea*, лабазник вязолистный – *Filipendula ulmaria*, *Geranium albiflorum*, входят в состав I яруса, высота которого составляет 70–100 см. Во II ярусе (25–40 см) наибольшего обилия достигают *Alchemilla sp.* и хвощ лесной – *Equisetum sylvaticum*. В его составе отмечены такие влаголюбивые растения, как калужница болотная – *Caltha palustris*, гравилат речной – *Geum rivale*, незабудка болотная – *Myosotis palustris*, купальница европейская – *Trollius europaeus*. III ярус (высота до 15 см) представлен отдельными экземплярами кипрея Хорнеманна – *Epilobium hormetmannii*, фиалки болотной – *Viola palustris*. Моховой покров хорошо развит, почти сплошной (ОПП до 90 %). Его состав свидетельствует об избыточном увлажнении почв проточного характера. Господствует *Plagiomnium ellipticum*, отмечены *P. medium*, *Paludella squarrosa*, *Rhizomnium pseudopunctatum*, *Sphagnum warnstorffii*, *Straminergon stramineum*. Стволики кустов ивы в нижней части густо покрыты *Brachythecium rivulare*, *Sciuro-hypnum oediodium*, *Drepanocladus aduns*.

Западный склон хр. Колоколенный расчленен многочисленными долинами ручьев. Наличие густой гидрографической сети обуславливает большую пестроту экологических условий. В мезопонижениях, приуроченных к долинам водотоков, почвы более богатые и влажные, чем на возвышенных участках водоразделов. Неоднородность экологических условий обуславливает мозаичность растительного покрова. Одновременно с увеличением отметок абсолютных высот проявляется вертикальная поясность. Все это сказывается на структуре растительности, которая отличается значительной сложностью и разнообразием.

На высотах от 510 до 600 м над ур. м облик ландшафтов западного склона хр. Колоколенный в окрестностях Окуневых озер определяют березовые, лиственнично-березовые и лиственничные редколесья. Березовые и лиственнично-березовые редколесья относятся к трем типам леса: зеленомошному, травяному и травяно-сфагновому, лиственничные – к двум: зеленомошному и травяному. Фитоценозы зеленомошного типа леса приурочены к террасам ручьев и водораздельным пространствам между ними, травяного – к долинам ручьев и ложбинам стока. Березовые редколесья травяно-сфагновые имеют ограниченное

распространение, отмечены в нижней части склона на перегибе к троговой межгорной долине.

В древостоях березовых редколесий обычно выражены два яруса. В их составе преобладает *Betula pubescens*, имеется небольшая (до 1–2 единиц по составу) примесь *Larix sibirica*, реже *Picea obovata*. Таксационные показатели насаждений меняются с высотой. Высота стволов березы снижается с 6–10 до 3–4 м, значения диаметра – с 14–18 до 4–10 см. Общая сомкнутость крон при этом составляет от 0.4 до 0.7.

Березовые редколесья зеленомошные представлены сообществами луговиково-чернично-зеленомошной ассоциации. Под пологом древостоя встречается достаточно многочисленный подрост березы высотой до 2.5 м, изредка отмечены единичные деревца ели. Подлесок отсутствует либо образован единичными экземплярами *Juniperus sibirica* и *Sorbus sibirica* высотой до 1.0 м. Травяно-кустарниковый ярус довольно густой. Величина ОПП зависит от обилия *Avenella flexuosa* и *Vaccinium myrtillus*. В сообществах, где *Avenella flexuosa* играет роль доминанта, величина показателя может достигать 80–90 %, в фитоценозах, где доминирует *Vaccinium myrtillus*, она не превышает 40–60 %. Высота основной массы растений составляет 20–45 см. Видовая насыщенность относительно невелика – 7–18 видов на 400 м². Помимо наиболее постоянных и обильных (удельное покрытие до 66 % и более) таксонов – *Avenella flexuosa* и *Vaccinium myrtillus*, постоянными компонентами травяно-кустарникового яруса являются кустарнички (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*) и некоторые травы (*Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea*). Степень развития лишайниково-мохового покрова напрямую зависит от обилия травянистых растений, прежде всего авенеллы извилистой. В сообществах с содоминированием или доминированием этого вида мхи не образуют сплошного ковра (ОПП 30–40 %), приурочены в основном к колодам, комлям, валунам. В фитоценозах, где господствует черника, ОПП лишайниково-мохового покрова может достигать 80 %. Наиболее постоянные и обильные виды – *Pleurozium schreberi* и *Dicranum scoparium*, в отдельных случаях заметного обилия достигают *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens*. Высокой константностью характеризуются также *Barbilophozia lycopodioides*, *Dicranum fuscescens*, но значения показателя удельного обилия данных видов не превышают 5 %. Менее постоянные и обильные виды напочвенного покрова: *Dicranum bonjeanii*, *D. fragilifolium*, *Polytrichum piliferum*, *Ptilium crista-castrensis*. Среди мхов встречаются отдельные экземпляры кустистых лишайников: *Cladonia arbuscula*, *C. bellidiflora*, *C. deformis*, *C. gracilis*, *C. rangiferina*, *C. uncialis*.

В березовых редколесьях травяного типа выявлены вейниковая, горцовая и разнотравно-гераниевая ассоциации. Подрост березы крайне немногочисленный. Подлесок, если имеется, разреженный, сформирован единичными кустами *Juniperus sibirica*, шиповника иглистого – *Rosa acicularis* и *Sorbus sibirica*. Высота кустарников обычно не превышает 1.0 м. Травяно-кустарниковый ярус хоро-

шо развит (ОПП до 80–90 %), отличается значительной видовой насыщенностью (21–33 таксона на 400 м²). Несмотря на значительное разнообразие, в сообществах достаточно отчетливо выражены доминанты. Это растения, типичные для фитоценозов лугов, зарослей кустарников, лиственных лесов и редколесий: *Bistorta major*, *Calamagrostis purpurea*, *Geranium albiflorum*. Высоким постоянством и заметным обилием (относительное покрытие до 5 %) характеризуются *Avenella flexuosa*, *Rubus arcticus*, *Solidago virgaurea*, в отдельных случаях значительного обилия могут достигать ветреник пермский – *Anemonestrum biarmense*, ястребинка латуковидная – *Hieracium prenanthoides*, *Milium effusum*, *Vaccinium myrtillus*, *Viola biflora*. Моховой покров развит слабо (ОПП не превышает 40 %). Наиболее константные и обильные его компоненты: *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens*.

На высоте порядка 540 м над ур. м в ложбине стока описано лиственнично-березовое редколесье разнотравно-папоротниковое. В древостое с общей сомкнутостью крон 0.4–0.6 выражены два яруса. Первый из них образован деревьями *Betula pubescens* высотой 8–10 м с диаметром стволов 14–18 см (7 единиц по составу) и *Larix sibirica* высотой 10–12 м при диаметре от 18–22 до 36–44 см (3 единицы по составу). Второй ярус высотой 3–5 м разреженный, образован березой и рябиной сибирской. Отмечен единичный подрост березы. Подлесок отсутствует. Травостой густой (ОПП 90–95 %). В его первом ярусе (высота 80–130 см) преобладают папоротники: щитовник подобный – *Dryopteris expansa* (удельное покрытие до 30 %) и кочедыжник городчатый – *Athyrium distentifolium* (до 20 %), встречаются *Calamagrostis purpurea* (до 5 %), единичные экземпляры *Aconitum septentrionale*, *Chamaenerion angustifolium*, *Milium effusum*. Во втором ярусе (40–60 см) наиболее обильны *Bistorta major* (удельное покрытие до 30 %), в третьем (15–25 см) – голокучник трехраздельный – *Gymnocarpium dryopteris* (до 15 %). Моховой покров выражен слабо (ОПП до 10 %). Мхи приурочены к колодам, основаниям стволов, валунам. Наиболее обильны *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*.

Березняк травяно-сфагнового типа сформировался в нижней части склона хр. Колоколенный, в экотопе с увлажнением застойного характера. Специфика местообитания обуславливает появление в травяно-кустарничковом покрове влаголюбивых растений, среди которых: скерда болотная – *Crepis paludosa*, *Equisetum sylvaticum*, ситник нитевидный – *Juncus filiformis*, *Rubus chamaemorus*, фиалка болотная – *Viola palustris*. Густой (ОПП 70–90 %) травостой включает 31 вид. Высота основной массы растений – 40–70 см. Наиболее обильны *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Calamagrostis purpurea*, *Chamaenerion angustifolium*. По 3–5 % составляет удельное обилие *Alchemilla sp.*, *Avenella flexuosa*, *Bistorta major*, *Sanguisorba officinalis*, *Solidago virgaurea*, *Vaccinium myrtillus*. Остальные виды не принимают сколь либо значительного участия в формировании травостоя. Моховой покров неоднородный по густоте и сложению. Показатель ОПП достигает 40 %. На почве доминирует *Sphagnum gir-*

gensohnii, на валунах, пристволовых повышениях преобладают зеленые мхи: *Dicranum scoparium*, *D. fuscescens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*.

В лиственничных редколесьях сомкнутость крон с высотой снижается с 0.3–0.6 до 0.2–0.4, максимальные значения высоты стволов *Larix sibirica* – с 8–12 до 5–6 м, а максимальные величины диаметра стволов – с 24–26 до 14–18 см. В насаждениях обычно выражены два яруса, во втором из них обычна примесь *Betula pubescens* (в отдельных случаях до 3 единиц по составу). Основные лесообразующие породы возобновляются, но слабо. Подлесок разреженный, образован немногочисленными кустами *Sorbus sibirica* и *Betula nana*. В насаждениях зеленомошного типа, представленных сообществами ассоциации, лиственничное редколесье чернично-зеленомошное, травяно-кустарничковый покров средней густоты (ОПП 60–80 %); его высота варьирует от 10–15 до 30–40 см. Видовая насыщенность составляет 7–11 видов. Господствует *Vaccinium myrtillus*. Из других видов заметных показателей удельного обилия (до 20–30 %) могут достигать *Avenella flexuosa*, *Empetrum hermaphroditum*. Постоянны, но малообильны ястребинка альпийская – *Hieracium alpinum*, *Solidago virgaurea*, *Tridentalis europaea*. Моховой покров хорошо развит (ОПП до 80–85 %). Наиболее обильны *Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi*; встречаются также *Dicranum fuscescens*, *D. spadicum*, *Polytrichum juniperinum*.

В лиственничных редколесьях травяного типа насаждений ценотическая роль кустарничков выражена в меньшей степени. Травяно-кустарничковый ярус более густой (ОПП 80–90 %) и высокий (до 40–80 см). Его видовая насыщенность до трех раз выше, чем в лиственничных редколесьях зеленомошного типа насаждений. Наиболее обильны *Bistorta major* (удельное покрытие до 30 %), *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis purpurea*, *Solidago virgaurea* (по 15–20 %). До 3–5 % составляет относительное обилие *Hieracium prenanthoides*, *Geranium albiflorum*, *Vaccinium myrtillus*, *Viola biflora*. Моховой покров выражен слабо (ОПП до 15 %). Господствует *Dicranum scoparium*, довольно обильны виды рода *Barbilophozia*.

Сообщества редколесий подгольцового пояса чередуются с небольшими по площади участками, занятыми луговыми фитоценозами. Они не отличаются большим разнообразием видового состава. В травостоях, как правило, имеются отчетливо выраженные доминанты. К ложбинам стока приурочены сообщества с доминированием *Bistorta major*. Травостои густые (ОПП до 95–98 %), высота основной массы растений составляет 45–70 см. В описанном нами сообществе зарегистрировано 19 видов трав и один вид кустарничков (*Vaccinium myrtillus*). Помимо *Bistorta major* заметного удельного обилия (до 10–15 %) достигают *Avenella flexuosa*, *Sanguisorba officinalis*, *Solidago virgaurea*, несколько меньшего (до 5 %) – пахучеколосник альпийский – *Anthoxanthum alpinum*, *Calamagrostis purpurea*, лаготис малый – *Lagotis minor*. Моховой покров выражен слабо (ОПП до 15 %). В нем явно господствует *Polytrichum commune*.

На плоских участках нагорных террас развиты мелкотравные луга, облик которых определяет *Avenella flexuo-*

sa. Травяной покров довольно густой (ОПП до 85 %), высота основной массы растений составляет от 20 до 45 см. В травяном ярусе обследованного нами фитоценоза рассматриваемой ассоциации отмечено 15 видов растений, в том числе один вид кустарничков. Большинство из них, за исключением доминанта, представлено небольшими ценопопуляциями. Удельное обилие по 3–5–15 % характерно лишь для *Anemonastrum biarmiense*, *Anthoxanthum alpinum*, *Bistorta major*, *Solidago virgaurea*. В моховом покрове, ОПП которого достигает 40 %, сохраняется доминирование *Polytrichum commune*. При этом усиливаются ценоотические позиции *Pleurozium schreberi*. В небольшом обилии отмечены *Dicranum fuscescens*, *D. scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum piliferum*.

В долине ручья, стекающего по склону хр. Колоколенный, описан вейниковый луг. Травостой очень густой (ОПП до 95 %), высокий (растения верхнего яруса достигают 110–130 см). Отмечено 19 видов трав и один вид кустарничков (*Vaccinium myrtillus*). Абсолютно доминирует *Calamagrostis purpurea*. По 7–10 % составляет удельное покрытие *Athyrium distentifolium*, *Bistorta major*, по 1–3 % – *Avenella flexuosa*, *Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea*, *Veratrum lobelianum*. Моховой покров отсутствует.

На надпойменной террасе ручья в окружении березовых и лиственничных редколесий сформировался высокоотравный разнотравно-злаковый луг с преобладанием *Milium effusum*. Данное сообщество более разнообразно по видовому составу (в травостое зарегистрировано 25 таксонов). Общее проективное покрытие составляет порядка 95 %. Верхний ярус травостоя (высота 80–100 см) формирует *Milium effusum* с примесью *Calamagrostis purpurea* (удельное обилие до 10 %) и *Chamaenerion angustifolium* (5 %). Отмечены также немногочисленные экземпляры *Aconitum septentrionale*, *Angelica sylvestris*. Во втором ярусе (40–50 см) наиболее значительным относительным обилием (5–10 %) характеризуются *Avenella flexuosa*, *Bistorta major*, *Geranium albiflorum*, *Solidago virgaurea*. Третий ярус (высота до 25 см) образуют немногочисленные растения *Stellaria bungeana*, *Viola biflora*. Моховой покров не выражен.

На луговинах отмечены единичные деревья и подрост березы, лиственницы, кусты ивы филиколистной.

Граница подгольцового и горно-тундрового поясов на западном склоне хр. Колоколенный проходит на высоте порядка 600 м над ур. м. В нижней части горно-тундрового пояса отмечен единичный подрост березы, лиственницы, высота которого не превышает 1–2 м, а также кустарники: *Betula nana* и *Juniperus sibirica*. Нами описаны сообщества лишайниковых и луговинных тундр. Последние сформировались в результате зоогенной сукцессии (выпас оленей). Лишайниковые тундры представлены чернично-зеленомошно-цетрариевой, воронично-чернично-кладониевой, луговинные – кустарничково-луговиково-кладониевой и кустарничково-луговиково-зеленомошно-долгомощной.

В чернично-зеленомошно-цетрариевых тундрах травяно-кустарничковый ярус средней густоты (ОПП 40–

60 %), высота формирующих его растений составляет от 10 до 25 см. Наибольшую ценоотическую роль играют кустарнички. Явно доминирует *Vaccinium myrtillus*, заметного обилия (удельное покрытие до 20 %) достигает *Empetrum hermaphroditum*. Отмечены также *Betula nana*, филлодоце голубая – *Phyllodoce coerulea*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, но их ценопопуляции представлены небольшим числом экземпляров, как и у трав. Из травянистых растений зарегистрированы *Anemonastrum biarmiense*, *Bistorta major*, дифазий альпийский – *Diphasiastrum alpinum*, ситник трехраздельный – *Juncus trifidus*, *Hieracium alpinum*, белоус торчащий – *Nardus stricta*, *Solidago virgaurea*, *Veratrum lobelianum*. До 10 % поверхности почвы покрыто камнями. Общее проектное покрытие мохово-лишайникового покрова до 80 %. В нем преобладает *Cetraria islandica*. До 30 % составляет удельное покрытие *Dicranum scoparium*, несколько менее обильны печеночники из рода *Barbilophozia*. Довольно разнообразны представители рода *Cladonia* (отмечены *C. arbuscula*, *C. bellidiflora*, *C. crispata*, *C. deformis*, *C. есмочуна*, *C. stricta*, *C. uncialis*), но их удельное покрытие составляет по 1–3 %.

Травяно-кустарничковый покров в фитоценозе воронично-чернично-кладониевой ассоциации близок по составу и степени доминирования видов к охарактеризованному сообществу чернично-зеленомошно-цетрариевой ассоциации. При этом в мохово-лишайниковом покрове (ОПП до 80 %) происходит смена доминанта. Максимального обилия достигает *Cladonia arbuscula*. По 5 % составляет удельное покрытие *Cetraria ericetorum*, *Cladonia rangiferina*, *C. stellaris*, *Dicranum scoparium*.

Сообщество воронично-толокнянково-кладониевой тундры располагалось по границе с каменными россыпями. До 20–25 % поверхности почвы покрыто камнями. Значения показателя ОПП травяно-кустарничкового яруса составляет 40–50 %, высота основной массы растений – 5–15 см. Наиболее обильные виды: *Empetrum hermaphroditum* (удельное покрытие свыше 50 %), толокнянка альпийская – *Arctous alpina* (до 30 %), *Vaccinium uliginosum* (до 15 %), *V. vitis-idaea* (3–5 %). Встречаются единичные экземпляры *Avenella flexuosa*, зубровки арктической – *Hierochloë arctica*, овсяницы овечьей – *Festuca ovina*, *Rubus arcticus*, *Vaccinium myrtillus*. ОПП мохово-лишайникового покрова составляет до 70 %. Доминирует *Cladonia arbuscula*, ее удельное покрытие достигает двух третей от общего проективного покрытия лишайников и мхов. До 10 % составляют значения относительного обилия *Cladonia rangiferina* и *Flavocetraria cuculata*, *F. nivalis*, по 1–5 % – *Cetraria ericetorum*, *C. islandica*, *Cladonia stellaris*, *C. uncialis*, *Thamnolia vermicularis*.

В результате выпаса оленей в сообществах воронично-чернично-кладониевой ассоциации начинается процесс олуговения. Обилие кустарничков снижается, увеличивается разнообразие и обилие травянистых растений. Из кустарничков по-прежнему наиболее значимы *Vaccinium myrtillus* и *Empetrum hermaphroditum*, причем второй вид становится более обильным, чем первый. Из трав наибольшую ценоотическую значимость демонстрирует *Avenella*

flexuosa (удельное покрытие до 30–50 %). В хорошо развитом мохово-лишайниковом покрове (ОПП до 90 %) наиболее обильна *Cladonia arbuscula*.

К типу луговинных тундр относится также кустарничково-луговинково-зеленомошно-долгомошное сообщество, располагающееся по границе с каменными россыпями. Травяно-кустарничковый покров густой (ОПП от 70 до 90 %), высота растений 10–30 см. Господствует *Avenella flexuosa*; по 15–20 % составляет удельное обилие *Juncus trifidus* и *Vaccinium myrtillus*. Из остальных зарегистрированных видов сколь либо заметного обилия достигают *Diphasiastrum alpinum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*. Моховой покров имеет пятнистое сложение, значение ОПП не превышает 40 %. Его облик определяют зеленые мхи. Наиболее обильны *Polytrichum commune* (удельное покрытие до 50 %) и *Dicranum scoparium* (до 30 %). Лишайники немногочисленны и малообильны.

Нижняя граница гольцового пояса проходит на отметках высот 750–850 м над ур. м. Сплошной растительный покров в этом высотном поясе отсутствует. Среди обширных каменных россыпей встречаются небольшие фрагменты сообществ горных тундр.

Заключение

Растительный покров в окрестностях Окуневых озер имеет сложную структуру, обусловленную значительным спектром экотопических условий. На обследованном участке, где расположены одни из наиболее высоких хребтов Уральских гор – Колоколенный, Лосиный и Курсомбай, отчетливо прослеживается вертикальная поясность растительности, представлены подгольцовый, горно-тундровый и гольцовый пояса. Наиболее разнообразна растительность подгольцового пояса, занимающего отметки абсолютных высот от 450 до 600 м над ур. м. Она представлена сочетанием лиственничных и березовых редколесий, горных лугов, зарослей кустарников, болот и тундровых сообществ. В пойме р. Ягинеи, долинах впадающих в нее ручьев развиты ивняки и пойменные луга с преобладанием высокотравья (*Aconitum septentrionale*, *Alopecurus pratensis*, *Angelica archangelica*, *A. sylvestris*, *Anthriscus sylvestris*, *Calamagrostis purpurea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Delphinium elatum*, *Milium effusum* и др.), для которых характерна наибольшая видовая насыщенность. В ландшафтах троговой долины на моренных грядах преобладают редколесья из *Larix sibirica* и *Betula pubescens* зеленомошного и травяного типов леса, чередующиеся с небольшими участками сообществ травянистых многолетников. В котловинах вокруг озер сформировались болота, преимущественно переходного типа.

На западном склоне хр. Колоколенный на отметках высот до 600 м над ур. м наиболее распространены березовые, лиственнично-березовые и лиственничные редколесья. К террасам многочисленных ручьев и водораздельным пространствам между ними приурочены насаждения зеленомошного типа леса, к долинам ручьев и ложбинам стока – травяного. В нижней части склона хребта на перегибе к троговой межгорной долине встречаются неболь-

шие участки березовых редколесий травяно-сфагно-вых. В редколесьях зеленомошного типа независимо от вида-эдикатора древостоя в травяно-кустарничковом ярусе наиболее обильны *Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa*, *Empetrum hermaphroditum*. В березовых редколесьях травяного типа наибольшая ценотическая значимость отмечена для *Calamagrostis purpurea*, *Geranium albiflorum*, *Bistorta major*; высокое постоянство и заметное обилие зафиксировано для *Avenella flexuosa*, *Rubus arcticus*, *Solidago virgaurea*. Под пологом лиственничных редколесий травяных преобладают *Avenella flexuosa*, *Bistorta major*, *Calamagrostis purpurea*, *Solidago virgaurea*; несколько менее обильны *Hieracium prenanthoides*, *Geranium albiflorum*, *Vaccinium myrtillus*, *Viola biflora*. Редколесья перемежаются с сообществами травянистых многолетников. На плоских участках нагорных террас развиты мелкотравные луга, на которых доминируют или содоминируют *Avenella flexuosa* и *Bistorta major*. К долинам ручьев приурочены высокотравные луга, облик которых чаще всего определяют *Calamagrostis purpurea*.

В верхней части подгольцового пояса появляются участки, занимаемые сообществами горных тундр. На отметках высот более 600 м над ур. м они становятся преобладающими. Обычны лишайниковые тундры, в травяно-кустарничковом ярусе которых наиболее постоянны и обильны кустарнички (*Arctous alpina*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, реже *V. myrtillus*), а в мохово-лишайниковом покрове – лишайники из родов *Cladonia*, *Flavocetraria* и *Cetraria*. Под воздействием выпаса оленей в фитоценозах тундр снижается обилие кустарничков, увеличивается разнообразие и обилие травянистых растений; лидирующие позиции переходят к *Avenella flexuosa*. В мохово-лишайниковом ярусе увеличивается доля мхов.

Гольцовый пояс простирается вверх по склонам гор с отметок абсолютных высот 750–850 м над ур. м. В его границах преобладают каменные россыпи, в которые вкраплены фрагменты горно-тундровых фитоценозов.

Состояние экосистем в окрестностях Окуневых озер можно оценить как близкое к естественному.

Литература

1. Особо охраняемые природные территории Республики Коми: итоги анализа пробелов и перспективы развития / С. В. Дёгтева, Е. Ю. Изъюров, Т. Н. Пыстина [и др.]: отв. ред. В. И. Пономарев. – Сыктывкар: Коми республиканская типография, 2011. – 256 с.
2. Красная книга Республики Коми / под общ. ред. С. В. Дёгтевой. – Сыктывкар: Коми республиканская типография, 2019. – 768 с.
3. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / отв. ред. Л. В. Бардунов, В. С. Новиков. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.
4. Охраняемые природные комплексы Тимана (Часть I) / отв. ред. С. В. Дёгтева [и др.]. – Сыктывкар, 2006. – 272 с. (Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми; Вып. 4, ч. I).

5. Охраняемые природные комплексы Тимана (Часть II). Комплексный ландшафтный заказник «Белая Кедва» / отв. ред. С. В. Дёгтева [и др.] – Сыктывкар, 2007. – 208 с. (Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми; Вып. 4, ч. II).
6. Охраняемые природные комплексы Тимана (Часть III). Комплексный заказник «Пижемский» / отв. ред. С. В. Дёгтева [и др.] – Сыктывкар, 2011. – 176 с. (Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми; Вып. 4, ч. III).
7. Мартыненко, В. А. Конспект флоры национального парка «Югыд ва» / В. А. Мартыненко, С. В. Дёгтева. – Екатеринбург : Издательство УрО РАН, 2003. – 107 с.
8. Дёгтева, С. В. Лесная растительность бассейна р. Илыч в границах Печоро-Илычского заповедника / С. В. Дёгтева, Ю. А. Дубровский. – Санкт-Петербург : Наука, 2014. – 291 с.
9. Флоры, лишено- и микобиоты особо охраняемых ландшафтов бассейнов рек Косью и Большая Сыня (Приполярный Урал, национальный парк «Югыд ва») / С. В. Дёгтева, Р. Бришкайте, Н. Н. Гончарова, Ю. А. Дубровский, А. А. Дымов [и др.]; отв. ред. С.В. Дёгтева. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2016. – 483 с.
10. Кадастр особо охраняемых природных территорий Республики Коми / под ред. С. В. Дёгтевой, В. И. Пономарёва. – Сыктывкар : Коми республиканская типография, 2014. – 428 с.
11. Кадастр охраняемых природных территорий Республики Коми. – Ч. I / отв. ред. А. И. Таскаев, Н. И. Тимонон. – Сыктывкар, 1993. – 190 с.
12. Долгушин, Л. Д. Некоторые особенности рельефа, климата и современной денудации в Приполярном Урале / Л. Д. Долгушин. – Москва : Издательство АН СССР, 1951. – 208 с.
13. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии / отв. ред. А. И. Таскаев. – Москва: Дрофа; Дизайн и картография, 1997. – 116 с.
14. Горчаковский, П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала / П. Л. Горчаковский // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. – 1966. – Вып. 48. – 270 с.
15. Горчаковский, П. Л. Растительный мир высокогорного Урала / П. Л. Горчаковский. – Москва : Наука, 1975. – 283 с.
16. Сукачев, В. Н. Методические указания к изучению типов леса / В. Н. Сукачев, С. В. Зонн, Г. П. Мотовилов. – Москва : Наука, 1957. – 115 с.
17. Полевая геоботаника / под общ. ред. Е. М. Лавренко и А. А. Карчагина. – Москва; Ленинград : Наука, 1964. – Т. III. – 530 с.
18. Анучин, Н. П. Лесная таксация / Н. П. Анучин. – Москва : Лесная промышленность, 1982. – 552 с.
19. Нешатаев, Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов / Ю. Н. Нешатаев. – Ленинград : Издательство Ленинградского университета, 1987. – 192 с.
20. Ипатов, В. С. Описание фитоценоза. Методические рекомендации / В. С. Ипатов, Д. М. Мирин. – Санкт-Петербург : Издательство Санкт-Петербургского университета, 2008. – 71 с.
21. Исаченко, Т. И. Ботанико-географическое районирование / Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко // Растительность европейской части СССР. – Ленинград : Наука, 1980. – С. 10–20.
22. Черепанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств / С. К. Черепанов. – Санкт-Петербург : Мир и семья, 1995. – 990 с.
23. Карпенко, А. С. Камско-Печорско-Западноуральские темнохвойные леса / А. С. Карпенко // Растительность европейской части СССР. – Ленинград : Наука, 1980. – С. 96–98.
24. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus / N.G. Hodgetts, L. Söderström, T. L. Blockeel [et al.] // Journal of Bryology. 2020. – Vol. 42, № 1. – P. 1–116. – DOI: 10.1080/03736687.2019.1694329. URL : <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/03736687.2019.1694329>.

References

1. Osobo ohranyaemye prirodnye territorii Respubliki Komi: itogi analiza probelov i perspektivy razvitiya [Nature Protected Areas of the Komi Republic: results of GAP-analysis and perspectives of development] / S. V. Degteva, E. Yu. Izyurov, T. N. Pystina [et al.]; Resp. ed. V. I. Ponomarev. – Syktyvka r. Komi Respublikanskaya tipografiya, 2011. – 256 p.
2. Krasnaya kniga Respubliki Komi [Red Data Book of the Komi Republic] / Endorsed by S.V. Degteva. – Syktyvkar : Komi respublikanskaya tipografiya, 2019. – 768 p.
3. Krasnaya kniga Rossijskoj Federacii (rasteniya i griby) [Red Data Book of the Russian Federation (plants and fungi)] / Resp. eds. L. V. Bardunov, V. S. Novikov. – Moscow : Tovarishhestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2008. – 855 p.
4. Ohranyaemye prirodnye komplekсы Timana [Nature Protected Complexes of the Timan Ridge] (Part I) / Resp. eds. S. V. Degteva et al. – Syktyvkar, 2006. – 272 p. (Biologicheskoe raznoobrazie osobo ohranyaemykh prirodnykh territorij Respubliki Komi [Biodiversity of Nature Protected Areas of the Komi Republic]; Issue 4, Part I).
5. Ohranyaemye prirodnye komplekсы Timana [Nature Protected Complexes of the Timan Ridge] (Part II). Kompleksnyj landshaftnyj zakaznik “Belaya Kedva” [Belaya Kedva Complex Landscape Reserve] / Resp. eds. S. V. Degteva et al. – Syktyvkar, 2007. – 208 p. (Biologicheskoe raznoobrazie osobo ohranyaemykh prirodnykh territorij Respubliki Komi [Biodiversity of Nature Protected Areas of the Komi Republic]; Issue 4, Part II).
6. Ohranyaemye prirodnye komplekсы Timana [Nature Protected Complexes of the Timan Ridge] (Part III). Kompleksnyj zakaznik “Pizhemsij” [Pizhemskiy Complex Reserve] / Resp. eds. S. V. Degteva et al. – Syktyvkar, 2011. – 176 p. (Biologicheskoe raznoobrazie osobo ohranyaemykh prirodnykh territorij Respubliki Komi [Biodiversity of Nature Protected Areas of the Komi Republic]; Issue 4, Part III).

7. Martynenko, V. A. Konspekt flory nacionalnogo parka "Yugyd va" [Check-list of flora of the Yugyd Va National Park] / V. A. Martynenko, S. V. Degteva. – Ekaterinburg : Publishing House of the Ural Branch of RAS, 2003. – 107 p.
8. Degteva, S. V. Lesnaya rastitelnost bassejna r. Ilych v granicax Pechoro-Ilychskogo zapovednika [Forest vegetation of the Ilych River basin within the Pechora-Ilych Reserve borders] / S. V. Degteva, Yu. A. Dubrovskiy. – Saint Petersburg : Nauka, 2014. – 291 p.
9. Flory, lixeno- i mikrobioty osobo ohranyaemyh landshaftov bassejnov rek Kosyu i Bolshaya Synya (Pripolyarnyj Ural, nacionalnyj park "Yugyd va") [Floras, biotas of lichens and fungi of protected landscapes in the Kosyu and Bolshaya Synya Rivers Basins (Subpolar Urals, Yugyd Va National Park)] / S. V. Degteva, R. Brishkajte, N. N. Goncharova, Yu. A. Dubrovskiy, A. A. Dymov [et al.]; Resp. ed. S. V. Degteva. – Moscow : Tovarihhestvo nauchnykh izdanij KMK, 2016. – 483 p.
10. Kadastr osobo ohranyaemyh prirodnyh territorij Respubliki Komi [Cadastre of Nature Protected Areas of the Komi Republic] / Eds. S. V. Degteva, V. I. Ponomarev. – Syktyvkar : Komi respublikanskaya tipografiya, 2014. – 428 p.
11. Kadastr ohranyaemyh prirodnyh territorij Respubliki Komi [Cadastre of Nature Protected Areas of the Komi Republic] / Resp. eds. A. I. Taskaev, N. I. Timonin. – Part I. – Syktyvkar, 1993. – 190 p.
12. Dolgushin, L. D. Nekotorye osobennosti rel'efa, klimata i sovremennoj denudacii v Pripolyarnom Urale [Some features of relief, climate and modern denudation in the Subpolar Urals] / L. D. Dolgushin. – Moscow : Publishing House of the USSR Academy of Sciences, 1951. – 208 p.
13. Atlas Respubliki Komi po klimatu i gidrologii [Atlas on Climate and Hydrology of the Komi Republic]. – Moscow : Drofa; Dizajn i kartografiya, 1997. – 116 p.
14. Gorchakovskiy, P. L. Flora i rastitelnost vysokogorij Urala [Flora and vegetation of the Urals highlands] / P. L. Gorchakovskiy // Tr. In-ta biologii UF AN SSSR [Proceedings of the Institute of Biology of the Ural Branch of the USSR Academy of Sciences]. – 1966. – Issue 48. – 270 p.
15. Gorchakovskiy, P. L. Rastitelnyj mir vysokogornogo Urala [Plant World of the Urals highlands] / P. L. Gorchakovskiy. – Moscow : Nauka, 1975. – 283 p.
16. Sukachev, V. N. Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa [Methodical guidelines for the study of forest types] / V. N. Sukachev, S. V. Zonn, G. P. Motovilov. – Moscow : Nauka, 1957. – 115 p.
17. Polevaya geobotanika [Field geobotany] / Endorsed by E. M. Lavrenko and A. A. Korchagin. – Moscow, Leningrad : Nauka, 1964. – Vol. III. – 530 p.
18. Anuchin, N. P. Lesnaya taksaciya [Forest taxation] / N. P. Anuchin. – Moscow : Lesnaya promyshlennost, 1982. – 552 p.
19. Neshataev, Yu. N. Metody analiza geobotanicheskikh materialov [Methods of vegetation analysis] / Yu. N. Neshataev. – Leningrad : Publishing House of the Leningrad State University, 1987. – 192 p.
20. Ipatov, V. S. Opisanie fitocenoza. Metodicheskie rekomendacii [Description of phytocenosis. Methodological recommendations] / V. S. Ipatov, D. M. Mirin. – Saint Petersburg : Publishing house of the Saint Petersburg State University, 2008. – 71 p.
21. Isachenko, T. I. Botaniko-geograficheskoe rajonirovanie [Botanical and geographical zoning] / T. I. Isachenko, E. M. Lavrenko // Rastitelnost evropejskoj chasti SSSR [Vegetation of the European Part of USSR]. – Leningrad : Nauka, 1980. – P. 10–20.
22. Cherepanov, S. K. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredelnyh gosudarstv [Vascular Plants of the Former USSR] / S. K. Cherepanov. – Saint Petersburg : Mir i semya, 1995. – 990 p.
23. Karpenko, A. S. Kamsko-Pechorsko-Zapadnouralskie temnokhvojnye lesa [Dark coniferous forests of the Kama-Pechora-Western Urals Province] / A. S. Karpenko // Rastitelnost evropejskoj chasti SSSR [Vegetation of the European Part of the USSR]. – Leningrad : Nauka, 1980. – P. 96–98.
24. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus / N. G. Hodgetts, L. Söderström, T. L. Blockeel [et al.] // Journal of Bryology. 2020. – Vol. 42, № 1. – P. 1–116. – DOI : 10.1080/03736687.2019.1694329. URL: <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/03736687.2019.1694329>.

Благодарности (госзадание)

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН (тема: «Оценка эколого-ценотического, видового и популяционного разнообразия растительного мира ключевых особо охраняемых природных территорий Республики Коми», № государственной регистрации 122040600026-9).

Авторы благодарят старшего научного сотрудника отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН, кандидата биологических наук Т. Н. Пыстину за совместные экспедиционные исследования и консультации при определении лишайников.

Информация об авторах:

Дёгтева Светлана Владимировна – член-корреспондент РАН, доктор биологических наук, главный научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН; Scopus Author ID: 8520420200, <https://orcid.org/0000-0003-3641-6123> (167982, Российская Федерация, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: degteva@ib.komisc.ru).

Железнова Галина Виссарионовна – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН; Scopus Author ID: 8660450200, <https://orcid.org/0000-0002-8208-0838> (167982, Российская Федерация, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: zheleznova@ib.komisc.ru).

About the authors:

Svetlana V. Degteva – Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Doctor of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID: 8520420200, <https://orcid.org/0000-0003-3641-6123> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: degteva@ib.komisc.ru).

Galina V. Zheleznova – Doctor of Sciences (Biology), Leader Researcher at the Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID: 8660450200, <https://orcid.org/0000-0002-8208-0838> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: zheleznova@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

Дёгтева, С. В. Очерк растительности окрестностей Окуневых озёр (Приполярный Урал, национальный парк «Югыд ва») / С. В. Дёгтева, Г. В. Железнова // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2023. – № 6 (64). – С. 62–72.

For citation:

Degteva, S. V. Oчерk rastitelnosti okresnostei Okunevykh ozer (Pripolyarnyi Ural, natsionalnyi park “Yugyd va”) [Vegetation in the vicinity of the Okunevye Lakes (the Subpolar Urals, the Yugyd Va National Park)] / S. V. Degteva, G. V. Zheleznova // Proceedings of the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series “Experimental Biology and Ecology”. – 2023. – № 6 (64). – P. 62–72.

Дата поступления статьи: 20.07.2023

Прошла рецензирование: 18.07.2023

Принято решение о публикации: 20.07.2023

Received: 20.07.2023

Reviewed: 18.07.2023

Accepted: 20.07.2023

Экспериментальная оценка морфогенетических эффектов несбалансированной материнской диеты у потомства мышей линий BALB/c, CBA и BC/IPAE

А. Г. Васильев, И. А. Васильева, В. И. Стариченко

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург
vag@ipae.uran.ru

Аннотация

Методами геометрической морфометрии оценены различия в изменчивости размеров и формы нижней челюсти в экспериментальных группах потомков линейных мышей BALB/c, CBA и BC/IPAE при стандартном (контроль) и двух нарушенных рационах питания матери: «диета-1» – питание зернами овса во время беременности и вскармливания потомства; «диета-2» – перевод матери с овсяной монодиеты на стандартное питание после рождения детенышей. В изменчивость размеров (CS) наибольший значимый вклад внес фактор «диета» (D), а не «линия» (L), а также взаимодействие факторов «L x D». Влияние фактора «пол» (S) не проявилось. Вариация формы нижней челюсти в меньшей степени обусловлена фактором D, а наибольший вклад внес фактор L. Режимы материнской диеты неоднозначно влияют на рост и развитие: «диета-1» вызвала угнетение роста и дестабилизацию морфогенеза мандибулы, а при «диете-2» размеры, форма и стабильность морфогенеза у всех линий сблизилась с контрольными группами. Результаты могут быть использованы для решения ряда проблем популяционной экологии, а также учтены в области медицинской перинатальной нутрициологии.

Ключевые слова:

лабораторные линейные мыши, рацион питания, изменчивость, морфогенез, форма мандибулы, геометрическая морфометрия

Введение

В последние годы для решения многих экологических проблем в мировой практике все шире применяются методы функциональной и признаковой экологии (trait-ecology и trait-based ecology) [1–5], нацеленные на выявление биотических кризисных явлений разного масштаба [6–8]. Эти подходы в значительной мере опираются на зависимость процессов индивидуального развития организмов от экологических условий, изменение которых влияет на протекание морфогенеза [9–12]. Наиболее существенные воздействия на морфогенез животных оказывают погод-

Experimental evaluation of morphogenetic effects of unbalanced maternal diet on the offspring of BALB/c, CBA and BC/IPAE lines of mice

A. G. Vasil'ev, I. A. Vasil'eva, V. I. Starichenko

Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg
vag@ipae.uran.ru

Abstract

The geometric morphometrics methods were used to evaluate differences in the variability of the size and shape of the mandible in experimental groups of descendants of BALB/c, CBA and BC/IPAE linear mice with standard (control) and two disturbed diets of the mother: diet-1 – nutrition with oat grains during pregnancy and feeding of offspring; diet-2 – change of the mother's diet from oatmeal monodiet to the standard nutrition after the birth of young mice. The most significant contribution to changeability of centroid sizes (CS) was made by the factor "diet" (D), not "line" (L), as well as by the interaction of factors "L x D". The influence of the factor "sex" (S) did not manifest itself. The variation in the shape of the mandible was caused mainly not by factor D but by factor L. The maternal diet regimes had an ambiguous effect on the growth and development: diet-1 caused growth inhibition and destabilization of mandible morphogenesis, whereas diet-2 made sizes, shape and stability of morphogenesis in all lines similar to the control groups. The results can be used to solve a number of problems on population ecology, as well as taken into account in the field of medical perinatal nutritional science.

Keywords:

laboratory linear mice, nutrition, variability, morphogenesis, mandible shape, geometric morphometrics

которые изменяют кормовую базу, и их роли в динамике численности популяций мелких млекопитающих посвящено довольно много работ [17–19], однако влияние нарушений питания на процессы роста и развития в природных популяциях изучено крайне слабо [9]. При этом изменение диеты на разных этапах развития животных как во время вынашивания, так и при вскармливании потомства, может влиять на морфогенез скелета и функциональные возможности особей [9, 10, 15], что может отразиться на численности и состоянии природных популяций [14, 19, 20].

Для более глубокого понимания воздействия трофического фактора на рост и морфогенез скелета или его частей необходима экспериментальная проверка влияния материнского рациона питания в пре- и постнатальный периоды онтогенеза с учетом оценки соотношения генотипических и средовых факторов. В качестве адекватной модели для осуществления подобной оценки может служить ранее полученный авторами экспериментальный материал [21], хранящийся в Музее Института экологии растений и животных УрО РАН в виде краниологических коллекций мышей линий BALB/c, CBA и BC/IPAE. Ранее часть этого материала была использована в анализе устойчивости проявления дискретных морфологических вариаций – фенотипических пороговых неметрических признаков черепа [22, 23] и некоторых размерно-весовых характеристик скелета к средовым воздействиям в пренатальном развитии, а также для моделирования динамики остеотропных токсических веществ [21, 24]. При этом были изучены изменения нижней челюсти с применением традиционной морфометрии [22]. В этой связи представляет несомненный интерес изучить изменчивость размеров и формы нижней челюсти методами геометрической морфометрии [25–27], которые позволяют их изучать отдельно, а также интерпретировать выявляемые различия как морфогенетические [28–30]. Поэтому мы применили данный комплекс методов для разделения влияния факторов «линия» и «диета» на изменчивость размеров и формы нижней челюсти в группах линейных мышей, используя экспериментальный коллекционный материал в качестве эколого-генетической модели влияния диеты матери на развитие и ремоделирование мандибул в природных популяциях грызунов. Важно было соотнести устойчивость размеров и формы нижней челюсти у представителей разных линий.

Цель работы – оценка соотношения влияния факторов «линия» и «материнская диета» на размеры и форму нижней челюсти мышей линий BALB/c, CBA и BC/IPAE на основе методов геометрической морфометрии. Параллельно на том же материале выявлена степень стабильности развития мандибулы в контрольных и экспериментальных группах.

Материалы и методы

Коллекционные краниологические материалы для исследований предоставлены Музеем Института экологии растений и животных УрО РАН. Исследуемый материал сформирован особями трех линий: BALB/c (из питомника «Столбовая»), CBA (из питомника «Рапполово») и BC/IPAE.

Линия BC/IPAE создана В. И. Стариченко и Н. М. Любашевским [21] в виварии Института экологии растений и животных УрО РАН на основе потомства гибридов F₂, полученных от скрещивания первых двух линий (♀ BALB/c × ♂ CBA), и поддерживалась на основе близкородственного скрещивания 6 лет. На момент проведения экспериментов линия BC/IPAE почти достигла состояния генетической однородности, удовлетворяющего требованиям, предъявляемым к «инбредным» линиям [21]. По указанным выше причинам особи линии BC/IPAE могли быть несколько менее однородными в генетическом отношении, чем представители первых двух линий. Попытки по изменению материнской диеты мышей проведены в 1989 г. В линиях выделили контрольную группу самок, в течение всего эксперимента содержащихся на стандартном рационе питания. Экспериментальные группы были разделены на две части. Одна из них – «диета-1» – получала только овес в виде сухих зерен в течение всего опыта, т.е. во время всей беременности, вскармливания потомства и до достижения им 45-дневного возраста. Вторую группу – «диета-2» – содержали на той же экспериментальной диете, но только во время беременности до момента родов, после чего животных перевели на стандартный рацион питания. Во избежание дефицита кальция и витаминов в рацион питания всех животных включали минеральную подкормку кусковым мелом (*ad libitum*) и свежую зелень. Воду животные получали без ограничений. Через месяц после родов самки были отсажены от детенышей, которые продолжали питаться в соответствии с рационом питания группы. Эвтаназию осуществляли в 45-дневном возрасте потомства путем цервикальной дислокации [31, 32].

Всего изучено 363 экз. мандибул, из которых: в линии BALB/c – 76 (контроль – 25: самцы – 10, самки – 15; «диета-1» – 32: самцы – 14, самки – 18; «диета-2» – 19: самцы – 12, самки – 7); в линии CBA – 115 (контроль – 63: самцы – 30, самки – 33; «диета-1» – 34: самцы – 15, самки – 19; «диета-2» – 18: самцы – 9, самки – 9); в линии BC/IPAE – 172 (контроль – 79: самцы – 40, самки – 39; «диета-1» – 58: самцы – 35, самки – 23; «диета-2» – 35: самцы – 20, самки – 15).

Для сравнения формы и размеров нижней челюсти применили методы геометрической морфометрии с использованием фотографий правых ветвей нижней челюсти линейных мышей с лингвальной стороны, полученных с помощью планшетного сканера Epson при постоянном оптическом разрешении 1200 dpi. На изображениях с помощью компьютерных программ Ф.Дж. Рольфа tpsUtil [33] и tpsDig2 [34] поместили конфигурации из 20 основных гомологичных и двух дополнительных масштабирующих меток-ландмарков (*landmarks*), позволяющих характеризовать изменчивость формы нижней челюсти (рис. 1), а также ее центроидного размера, выраженного в мм.

Процедуру Прокрустовой суперимпозиции выполнили методом генерализованного Прокрустова анализа – GPA [25] с применением метода наименьших квадратов и вычислением прокрустовых координат. Центроидный размер (*centroid size* – CS), косвенно отражающий общий размер, вычисляли как квадратный корень из суммы квадратов расстояний от центра конфигурации до каждой из ланд-

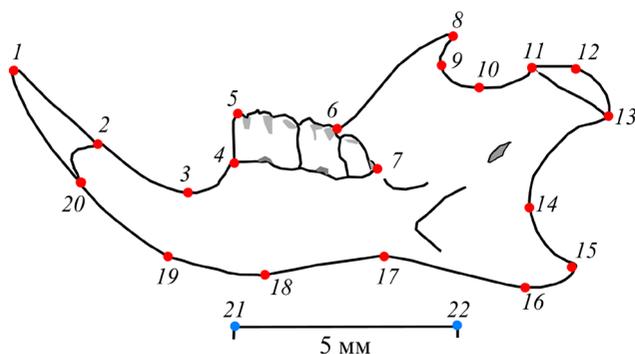


Рисунок 1. Схема размещения меток-ландмарок (1-22) на лингвальной стороне правой нижней челюсти линейных мышей (на примере BALB/c): 1 – вершина резаца нижней челюсти; 2 – точка дорзального края альвеолы резаца; 3 – точка наибольшего нижнего прогиба дорзального края мандибулы в области диастемы; 4 – точка переднего края альвеолы зуба m1; 5 – передний дорзальный край коронки щечного зуба m1; 6 – точка пересечения дорзального края венечного отростка нижней челюсти с проекцией зубного ряда; 7 – точка заднего края альвеолы зуба m3; 8 – вершина венечного отростка; 9 – точка наибольшего переднего латерального прогиба венечно-сочленовой впадины; 10 – точка наибольшего вентрального прогиба венечно-сочленовой впадины; 11 – передний край мыщелка сочленовного отростка; 12 – точка перегиба верхнего края мыщелка сочленовного отростка; 13 – задний край мыщелка сочленовного отростка; 14 – точка наибольшего латерального прогиба сочленовно-угловой впадины; 15 – вершина углового отростка; 16 – точка наибольшего вентрального края углового отростка; 17 – точка наибольшего дорзального прогиба симфизально-угловой впадины; 18 – точка наибольшего прогиба вентрального края тела мандибулы позади симфизального бугорка; 19 – передний край симфизального бугорка; 20 – точка вентрального края альвеолы резаца; 21, 22 – дополнительные метки, локализованные на линейке для масштабирования размеров мандибулы, мм.

Figure 1. Layout of landmarks (1-22) on the lingual side of the right mandible of mice (using the example of BALB/c): 1 – the tip of the incisor of the mandible; 2 – the point of the dorsal edge of the alveoli of the incisor; 3 – the point of the greatest lower deflection of the dorsal edge of the mandible in the diastema; 4 – the point of the anterior edge the alveoli of the tooth m1; 5 – the anterior dorsal edge of the crown of the buccal tooth m1; 6 – the intersection point of the dorsal edge of the coronal process of the mandible with the projection of the dentition; 7 – the point of the posterior edge of the alveoli of the tooth m3; 8 – the apex of the coronal process; 9 – the point of the greatest anterior lateral deflection of the coronal-articular cavity; 10 – the point of the greatest ventral deflection of the coronal-articular cavity; 11 – the anterior edge of the condyle of the articular process; 12 – the inflection point of the upper edge of the condyle of the articular process; 13 – the posterior edge of the condyle of the articular process; 14 – the point of the greatest lateral deflection of the articular-angular depression; 15 – the apex of the angular process; 16 – the point of the greatest deflection of the ventral edge of the angular process; 17 – the point of the greatest dorsal deflection of the symphysial-angular depression; 18 – the point of the greatest deflection of the ventral edge of the mandible body behind the symphysial tubercle; 19 – the anterior edge of the symphysial tubercle; 20 – the point of the ventral edge of the incisor alveolus; 21-22 – additional landmarks localized on the ruler to scale the size of the mandible in mm.

марок [25]. В соответствии с существующими рекомендациями [26] оценку возможных аллометрических эффектов конфигурации мандибул выполнили на основе анализа регрессионных зависимостей между центроидными размерами (CS) и значениями первой главной компоненты (PC1), полученными по прокрустовым координатам для каждой выборки. Межгрупповые различия формы нижней челюсти оценены с помощью канонического анализа прокрустовых координат. При множественных сравнениях выборок оценка парных различий выполнена на основе Q-критерия при апостериорном парном тесте Тьюки. Для оценки вклада факторов «линия», «пол», «диета» и их взаимодействий

в межгрупповую изменчивость центроидного размера (CS), а также объединенных канонических переменных, провели соответствующие варианты трехфакторных дисперсионных анализов (Three-Way ANOVA и MANOVA). Иерархию межгрупповых различий в итоге канонического анализа оценили методом кластерного анализа (UPGMA) по матрице обобщенных расстояний Махаланобиса (D), а также вычислением величин бутстреп-поддержек (%) в узлах ветвления кластера.

Известно, что при влиянии стресса объем внутригруппового морфопространства возрастает [10, 30, 35], отражая увеличение веера морфогенетических траекторий. В подобных ситуациях изменчивость и внутригрупповое морфоразнообразие, как правило, усиливаются, поскольку преобладающая часть особей становится не способной нормально регулировать развитие. Поэтому оценку нестабильности развития осуществили по величинам внутригрупповых объемов морфопространства (VM) на основе случайно выровненных по минимальному числу наблюдений ($n=18$) выборок [12]. Вычисление VM выполнено по значениям первых трех канонических переменных (CV1–CV3). Объем внутригруппового морфопространства, заключенного внутри выпуклой оболочки – 3D convex hull [12], построенной по множеству краевых (наружных) ординат объектов, вычислили на базе программного модуля CV (convex hull volume) в среде программирования MatLab. Величины стандартных ошибок ($\pm SE$) для VM получили на основе повторяющейся процедуры бутстреп [36] со случайным замещением (bootstrap with replacement). Статистические расчеты, включая применение методов геометрической морфометрии, выполнили на основе пакетов прикладных программ TPS [33, 34], MorphoJ 1.7a [27], PAST 4.12 [37] и Statistica 10.0 [38].

Результаты и их обсуждение

Сравнение центроидных размеров (CS)

В первую очередь провели изучение центроидных размеров нижней челюсти (рис. 2). При сравнении контрольных особей разных линий наиболее крупные средние размеры мандибул имеют представители линии BALB/c, наименьшие – линии СВА, а особи линии ВС/IPAE занимают промежуточное положение, приближаясь к BALB/c (см. рис. 2).

Из рис. 2 следует, что половые различия во всех группах сравнения не выражены. Также хорошо видно, что во всех линиях центроидный размер мандибул резко уменьшается по сравнению с контрольными группами в случаях применения пищевого рациона «диеты-1», однако при его отмене после родов размеры потомков полностью или в значительной мере достигают размеров представителей контрольных групп. Межгрупповое сравнение CS, выполненное на основе трехфакторного дисперсионного анализа (табл. 1), показало, что наибольший значимый вклад в изменчивость размеров нижней челюсти вносит фактор «диета» (50.41 % от общей дисперсии). Межлинейные различия вносят меньший вклад (13.32 %), но при этом хорошо выражены и статистически значимы (см. табл. 1). Размер эффекта (η^2) в данном случае по фактору «диета» соот-

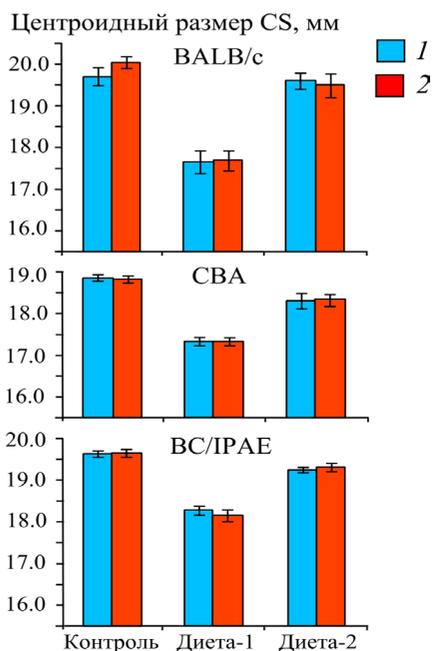


Рисунок 2. Сравнение средних центроидных размеров (CS) с учетом величин стандартных ошибок (\pm SE) между контрольными (контроль) и экспериментальными («диета-1», «диета-2») выборками самцов (1) и самок (2) трех линий мышей.

Figure 2. Comparison of average centroid sizes (CS) in view of the values of standard errors (\pm SE) between control (Control) and experimental (diet-1, diet-2) samples of males (1) and females (2) of three lines of mice.

Трехфакторный дисперсионный анализ центроидных размеров (CS) нижней челюсти самцов и самок мышей при разных вариантах материнской диеты с учетом влияния факторов «линия», «пол» и «диета» и всех их взаимодействий

Three-way analysis of variance of centroid sizes (CS) of the mandible of male and female mice on different maternal diet considering factors "line", "sex" and "diet" and all their interactions

Источник изменчивости (фактор)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	F	Уровень значимости (p)	Доля дисперсии (%)	Размер эффекта η^2
Линия (L)	48.80	2	24.40	68.9	<0.0001	13.32	0.2854
Пол (S)	0.04	1	0.04	0.1	0.7233	0.01	0.0004
Диета (D)	184.62	2	92.31	260.6	<0.0001	50.41	0.6017
L x S	0.13	2	0.07	0.2	0.8277	0.04	0.0011
L x D	8.70	4	2.17	6.1	0.0001	2.37	0.0664
S x D	0.37	2	0.19	0.5	0.5934	0.10	0.0030
L x S x D	0.62	4	0.16	0.4	0.7797	0.17	0.0051
Остаточная	122.19	345	0.35			33.36	
Общая	366.26	362				100.00	

ветствует принятому по шкале Коэна (Cohen's effect size) [39], характеризующей диапазон размеров эффекта, высокому уровню ($0.6017 > 0.50$), тогда как для фактора «линия» он лишь несколько выше среднего уровня ($0.2854 > 0.15$). Межгрупповые половые различия по величине CS не проявились ($p=0.7233$), и их вкладом можно в данном случае пренебречь.

Примечательно, что из всех вариантов возможных взаимодействий факторов значимый вклад в изменчивость CS внесло только взаимодействие «линия x диета» (L x D), на долю которого пришлось 2.37 % дисперсии. Последнее

указывает на то, что изменение материнской диеты как фактора среднего трофического воздействия по-разному влияет на представителей генетически разных линий. Например, мыши BALB/c реагируют сильно – при «диете-1» существенно снижают размеры, а при «диете-2» практически возвращаются к состоянию контроля, а BC/IPAE – реагируют на первый рацион питания в наименьшей степени, но при втором – возвращаются к контролю не в полной мере. У представителей линии CBA после воздействия пищевого рациона «диеты-2» также происходит неполное восстановление размеров относительно группы контрольных животных. Поэтому нет сомнения в том, что в данном случае проявилось взаимодействие «генотип x среда».

Изменчивость формы нижней челюсти

Представляло интерес оценить, как проявляются межгрупповые различия в изменчивости формы нижней челюсти. С этой целью провели канонический анализ прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы (табл. 2).

По итогам канонического анализа оказалось, что первые четыре канонические переменные характеризуют 95.1 % общей межгрупповой дисперсии, т.е. достаточно полно отражают межгрупповые различия формы мандибул. Результаты канонического анализа также представлены на рис. 3 и 4 в виде ординат выборок, расположенных в плоскости канонических осей CV1 и CV2, а также CV1 и CV3. Каждый эллипсоид рассеивания ординат выборок характеризует 95 % их дисперсии.

На первую каноническую переменную CV1 пришлось около 55 % межгрупповой дисперсии, причем, на рис. 3 видно, что вдоль этой оси отчетливо проявились основные межлинейные (генотипические) различия: слева расположены эллипсоиды изменчивости линии BALB/c, справа – линии CBA, а промежуточное положение между ними занимает линия BC/IPAE.

По контурным изображениям, приведенным вдоль данной канонической переменной, можно заключить, что конфигурация мандибулы у мышей линии BALB/c характеризуется уменьшением сочленовно-угловой и симфизально-угловой впадин, а также относительным укорочением углового отростка. Для мышей CBA типична противоположная тенденция, причем у этой линии венечный и сочленовный отростки несколько смещены назад. Видно также, что все эллипсоиды линии BC/IPAE смещены вдоль второй канонической оси – CV2 в область ее положительных значений. На данную ось приходится 23.67 % дисперсии.

Контурные изображения мандибул, вписанные в сплайны деформационных решеток, позволяют интерпретировать морфологические изменения и вдоль CV2. Они заключаются главным образом в относительном расширении у мышей линии BC/IPAE массетерного отдела, смещении ве-

Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы мандибул контрольных и экспериментальных групп мышей

The canonical analysis results of Procrustean coordinates characterizing the shape variability of mandibles for control and experimental groups of mice

Таблица 2

Table 2

Линия мышей, диета, число, экз.	Канонические переменные			
	CV1	CV2	CV3	CV4
	Центриды выборок			
BALB/c, контроль, n=25	-5.867±0.224	-3.894±0.238	3.307±0.170	1.840±0.273
BALB/c, «диета-1», n=32	-4.316±0.203	-4.095±0.194	-2.435±0.233	-0.757±0.262
BALB/c, «диета-2», n=19	-5.399±0.235	-0.723±0.212	0.547±0.217	-2.329±0.222
CBA, контроль, n=63	4.507±0.138	-1.079±0.120	1.473±0.119	-0.566±0.120
CBA, «диета-1», n=34	5.472±0.152	-2.288±0.212	-2.392±0.208	0.118±0.155
CBA, «диета-2», n=18	5.427±0.254	-0.702±0.257	1.911±0.262	0.975±0.200
BC/IPAE, контроль, n=79	-1.251±0.096	2.452±0.089	0.779±0.086	-0.373±0.092
BC/IPAE, «диета-1», n=58	-1.008±0.132	1.583±0.142	-2.028±0.148	1.152±0.125
BC/IPAE, «диета-2», n=35	-0.659±0.159	3.286±0.146	-0.142±0.139	-0.021±0.144
Результаты оценок:	Итоги канонического анализа			
Собственные числа	14.2704	6.1375	3.2704	0.9783
Λ-критерий Уилкса	0.0004	0.0056	0.0397	0.1695
Доля дисперсии, %	55.04	23.67	12.67	3.77
Критерий χ^2	2672.3	1752.3	1089.0	599.0
Степени свободы, d.f.	320	273	228	185
Уровень значимости, p	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001

особей линии CBA). Можно полагать, что и вдоль CV2 также проявляются межлинейные различия, которые, вероятнее всего, отражают особенности линии BC/IPAE (имеющей остаточную генетическую гетерогенность). Из табл. 2 следует, что на ось CV3 пришлось 12.61 % межгрупповой дисперсии. На рис. 4 представлено межгрупповое сравнение выборок вдоль первой и третьей канонических осей. Интересно заметить, что вдоль третьей канонической переменной во всех трех линиях проявилось параллельное смещение эллипсоидов экспериментальных групп «диеты-1» вниз в область отрицательных значений CV3. Можно полагать, что изменчивость вдоль этой оси характеризует общий для всех линий однонаправленный эффект изменения формы мандибул, связанный с влиянием пищевого рациона «диеты-1». Приведенные вдоль данной оси контурные изображения нижних челюстей (outlines) позволяют заключить, что при воздействии рациона «диеты-1» мандибула у мышей всех трех линий приобретает относительно меньший массетерный отдел, у нее укорачивается угловой отросток и относительно увеличивается размер зубного ряда. Последний эффект обусловлен главным образом угнетением ростовых процессов тела мандибулы у особей групп «диеты-1» при сохранении нормальной скорости развития зубного ряда.

Интересно отметить, что форма мандибулы у особей групп «диеты-2» в целом мало отличается от таковой в контрольных группах, т.е. перевод на полноценное кормление матери после родов позволяет детенышам в значительной степени реализовать не только нормальные размеры, но и пропорции мандибул. Исключением являются особи группы «диета-2» линии BALB/c, у которых отмечается своеобразное переключение развития на другой путь морфогенеза, отличный от такового у особей ее контрольной группы, чего не наблюдается у мышей линий CBA и BC/IPAE. В результате мандибула особей группы «диета-2» у BALB/c отличается от контрольной наиболее суженным с боков и относительно удлиненным угловым отростком. Такая конфигурация облегчает попереочное перетирание корма.

Межгрупповая изменчивость вдоль всех канонических переменных статистически значима ($p < 0.0001$). Однако для более полного понимания и интерпретации вклада указанных выше факторов («линия», «пол», «диета») в межгрупповую изменчивость вдоль всех канонических осей был проведен их обобщенный трехфакторный многомерный

дисперсионный анализ (табл. 3).

Вклад всех факторов в изменчивость оказался статистически значим. Наибольшая доля межгрупповой дис-

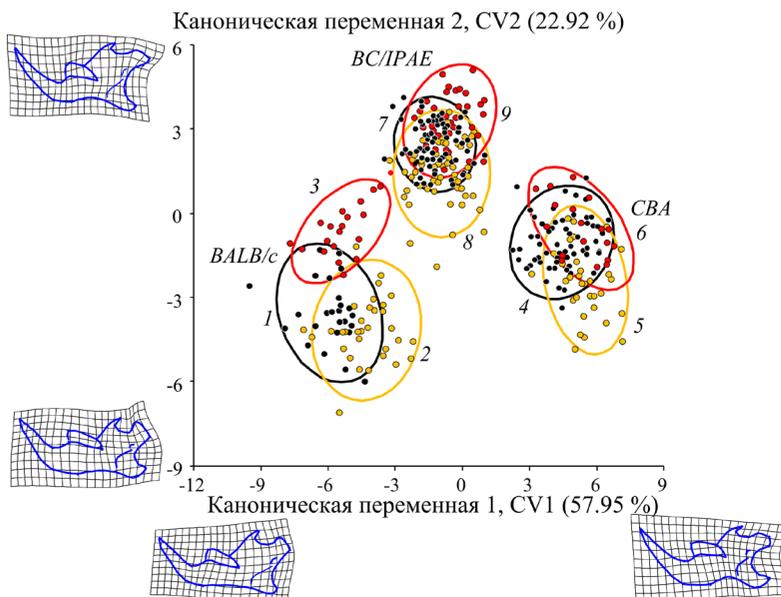


Рисунок 3. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти контрольных (1, 4, 7) и экспериментальных: «диета-1» (2, 5, 8) и «диета-2» (3, 6, 9) групп линейных мышей BALB/c (1-3), CBA (4-6) и BC/IPAE (7-9) вдоль CV1 и CV2. Контурные изображения (outlines) мандибул, вписанные в деформационные решетки вдоль канонических осей, соответствуют их минимальным и максимальным значениям. Эллипсоиды рассеивания ординат объединяют 95 % дисперсии выборок.

нечного отростка в переднем направлении (это во многом характерно и для линии BALB/c), а также относительно удлинении углового отростка (данное свойство имеется у

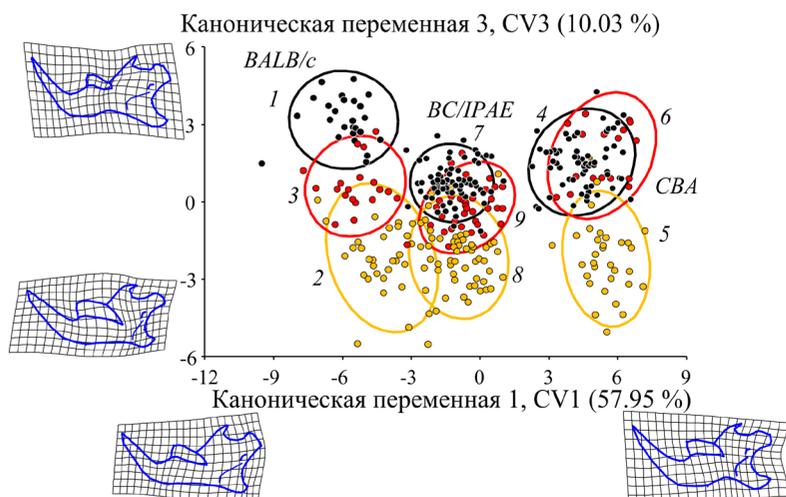


Рисунок 4. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти контрольных (1, 4, 7) и экспериментальных: «диета-1» (2, 5, 8) и «диета-2» (3, 6, 9) групп линейных мышей BALB/c (1-3), CBA (4-6) и BC/1PAE (7-9) вдоль CV1 и CV3. Контурные изображения (outlines) мандибул, вписанные в деформационные решетки вдоль канонических осей, соответствуют их минимальным и максимальным значениям.

Figure 4. The canonical analysis results of Procrustean coordinates characterizing the shape variability of mandible for control (1, 4, 7) and experimental: diet-1 (2, 5, 8) and diet-2 (3, 6, 9) groups of linear mice BALB/c (1-3), CBA (4-6) and BC/1PAE (7-9) along CV1 and CV3. The outlines of mandibles inscribed into the deformation lattices along the canonical axes correspond to the minimum and maximum values.

Результаты трехфакторного многомерного дисперсионного анализа (MANOVA) канонических переменных (CV1-CV8), характеризующих межгрупповые различия по форме мандибул самцов и самок мышей при разных вариантах влияния материнской диеты с учетом факторов «линия», «пол» и «диета» и всех их взаимодействий

Таблица 3

The results of three-way multidimensional analysis of variance of canonical variables (CV1-CV8) characterizing the intergroup differences in shape of mandibles of male and female mice against the different influence of maternal diet in view of the factors "line", "sex" and "diet" and all their interactions

Table 3

Источник изменчивости (фактор)	Λ-тест Уилкса	F	Степени свободы эффекта	Степени свободы остатка	Уровень значимости (p)	Доля дисперсии (%)	Размер эффекта η ²
Линия (L)	0.0120	344.18	16	676	<0.0001	50.68	0.8907
Пол (S)	0.8304	8.63	8	338	<0.0001	0.47	0.1696
Диета (D)	0.1280	75.85	16	676	<0.0001	11.93	0.6422
L x S	0.9281	1.61	16	676	0.0617	0.19	0.0366
L x D	0.1585	25.27	32	1248	<0.0001	6.75	0.3932
S x D	0.9591	0.89	16	676	0.5424	0.11	0.0206
L x S x D	0.9067	1.05	8	338	0.2864	0.26	0.0262

персии проявилась по фактору «линия» – 50.68 %, половые различия были невелики (0.47 % дисперсии), но значимы, а доля дисперсии, обусловленная фактором «диета», заняла второе место – 11.93 %. Существенный значимый вклад в межгрупповые различия внесло также взаимодействие факторов «линия x диета» (L x D), на долю дисперсии которого пришлось 6.75 %. Остальные взаимодействия факторов оказались статистически незначимыми. Размеры эффектов в проявлении изменчивости формы, обусловленной факторами «линия» и «диета», велики и соотносятся с высокими значениями (η²=0.50), принятыми Коэном [39], что указывает на существенный характер их вкладов. Примечательно, что фактор взаимодействия «линия x диета» также характеризуется высоким размером эффекта, кото-

рый превышает принятый средний уровень значений, т.е. различия по форме мандибулы в данном направлении изменчивости также являются существенными. Сравнивая соотношение долей дисперсий, обусловленных влиянием факторов «линия» и «диета», можно заключить, что их вклады в изменчивость центроидных размеров и формы мандибул проявляются в противоположных соотношениях. Если по значениям CS (см. табл. 1) фактор «линия» вносит 13.32 %, а «диета» – 50.41 % дисперсии, то при анализе формы по итогам трехфакторного дисперсионного анализа канонических переменных (см. табл. 3) фактор «линия» объясняет 50.68 %, а «диета» – 11.93 % межгрупповой дисперсии.

Таким образом, можно заключить, что изменение материнской диеты влияет как на ростовые процессы экспериментальных мышей, так и «переключает» их морфогенез, изменяя форму мандибулы. В этой связи возникает вопрос: не являются ли наблюдаемые эффекты простым следствием аллометрии – зависимости изменений формы от размеров

объектов, а не переключением процесса морфогенеза? Для ответа на этот вопрос в соответствии с существующими рекомендациями [28, 29] мы провели оценку регрессионных зависимостей значений первой главной компоненты (PC1), характеризующей наибольшую изменчивость формы мандибулы, от величин соответствующих центроидных размеров особей в каждой выборке. Анализ показал, что во всех девяти выборках регрессионная зависимость изменчивости формы от размеров оказалась статистически незначимой (значения уровней значимости (p) варьировали от 0.144 до 0.743). Средний коэффициент ранговой корреляции Спирмена при этом составил $r_s = 0.004$. Таким образом, несмотря на

существенные различия центроидных размеров между сравниваемыми контрольными и экспериментальными группами линейных мышей (см. табл. 1, рис. 2), ни в одном случае аллометрические зависимости статистически не подтвердились. Поэтому причина выявленных морфологических различий заключается не в зависящих от размеров аллометрических изменениях, а в неоднородных (неаффинных) изменениях формы мандибул при переключении ее морфогенеза на другие его траектории. Определенный характер направлений выявленных морфологических изменений позволяет сделать вывод об их общей модификационной природе.

Представляло интерес оценить также иерархию межгрупповых различий между линиями и эксперимен-

тальными группами мышей по итогам канонического анализа изменчивости формы нижней челюсти. Для этой цели провели кластерный анализ (UPGMA) матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса (D), используя метрику дистанций Гувера (Gower) (ее выбор был обусловлен наибольшим значением коэффициента кофенетической корреляции CCC=0.95). Результаты кластерного анализа приведены на рис. 5.

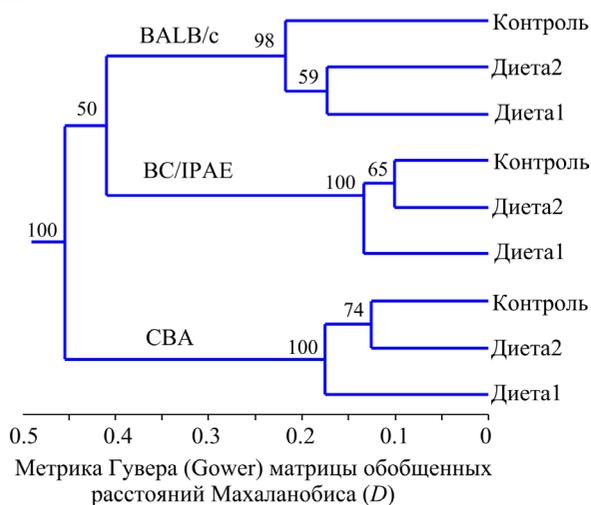


Рисунок 5. Результаты кластерного анализа (UPGMA) матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса (D) с учетом выбранной метрики Гувера между выборками контрольных и экспериментальных групп мышей. В узлах ветвей кластеров указаны величины поддержек их устойчивости на основе бутстреп оценок, %.

Figure 5. The results of cluster analysis (UPGMA) of the matrix of generalized Mahalanobis distances (D) in view of the Gower metric agreed between samples of control and experimental groups of mice. The nodes of the clusters' branches indicate the values of their support based on bootstrap estimates, %.

Из рис. 5 видно, что все линии формируют собственные отдельные кластеры выборок, причем линия BC/IPAE образует общий макро-кластер с линией BALB/c. Напомним, что линия BC/IPAE имела гибридное происхождение от самки BALB/c и самца CBA, поэтому, возможно, здесь не случайно проявилось влияние эпигенетических особенностей материнской линии BALB/c на морфогенез мышей BC/IPAE, что несколько сблизило фенотипические черты обеих линий. Кластер мышей линии CBA, соответственно, оказался наиболее дифференцирован от них. Сходная структура субкластеров экспериментальных групп проявилась у представителей линий CBA и BC/IPAE, у которых контрольные группы формируют общие субкластеры с ветвями группы «диета-2». Однако у мышей BALB/c контрольные животные уклоняются от субкластера, включающего обе экспериментальные группы «диета-1» и «диета-2». В целом итоги кластерного анализа показали, что и в иерархии фенотипических различий на первое место вышли межлинейные (генотипические) различия формы мандибулы, а на второе – обусловленные изменением материнской диеты (средовые) различия.

Оценка стабильности развития экспериментальных групп мышей

Важным аспектом данного исследования была оценка морфогенетической реакции мышей на стресс мате-

ринского организма и организма детенышей, вызванный сохранением «диеты-1» и ее сменой после родов. Хорошо известно, что для оценки уровня стабильности развития часто используется оценка флуктуирующей асимметрии морфологических признаков [40]. Однако ранее нами было предложено использовать для этой цели оценку внутригрупповых объемов морфопространства при сопоставлении случайно выровненных по числу наблюдений выборок [12]. Увеличение объема внутригруппового морфопространства VM косвенно отражает у группы особей возрастание нестабильности реализации траекторий морфогенеза. В благоприятных условиях развития, как показали наши исследования, показатель объема морфопространства VM уменьшается [12]. Данный феномен – возрастания спектра модификаций в неблагоприятных условиях развития животных и растений как фенотипическая реакция на «провокационный фон», был обнаружен и описан Н.В. Глотовым [35]. Мы ранее предложили называть этот феномен «принципом Глотова» [12] и использовать для решения задач популяционной и эволюционной экологии, связанных с оценкой стабильности развития. Для оценки уровня стабильности протекания морфогенеза в сравниваемых контрольных экспериментальных группах мышей всех трех линий вычислили объемы внутригрупповых морфопространств VM (табл. 4).

При сравнении контрольных групп наибольший объем внутригруппового морфопространства (VM) и его долю от общего объема имели мыши линии BALB/c, наименьший – линии BC/IPAE, а промежуточный по величине – линии CBA. Следовательно, нестабильность развития наиболее проявилась у мышей линии BALB/c. В экспериментальных группах «диета-1» у всех линий величина VM значимо больше, чем у соответствующих контрольных групп, однако максимальный показатель проявился в этом случае у BALB/c. Величина объема морфопространства у групп «диета-2» во всех линиях занимает промежуточное положение между таковой у групп контроль и «диета-1». У мышей BALB/c группа «диета-2» значимо отличается от контрольной группы ($Q = 5.24$; $p = 0.011$), в двух других линиях эти различия статистически незначимы (у CBA: $Q = 3.38$; $p = 0.304$, а у BC/IPAE: $Q = 3.57$; $p = 0.235$).

Таблица 4
Сравнение объемов внутригруппового морфопространства (VM) с учетом стандартных ошибок ($\pm SE$) по первым трем каноническим переменным (CV1–CV3) у контрольных и экспериментальных групп мышей

Table 4
Comparison of volumes of intra-group morphospace (VM) in view of standard errors ($\pm SE$) along the first three canonical variables (CV1–CV3) in control and experimental groups of mice

Сравниваемые группы мышей, показатели	Линии мышей		
	BALB/c	CBA	BC/IPAE
Контроль	11.38 \pm 0.33	7.75 \pm 0.16	6.57 \pm 0.16
«Диета-1»	24.45 \pm 0.93	14.78 \pm 0.38	8.66 \pm 0.30
«Диета-2»	9.27 \pm 0.32	9.11 \pm 0.22	8.01 \pm 0.24
Объем морфопространства линии	123.91 \pm 3.21	61.84 \pm 1.35	41.56 \pm 0.72
Доля от общего объема морфопространства, %	26.09	13.02	8.75

При этом и у мышей BC между группами «диета-1» и «диета-2» различия по средним значениям *VM* также незначимы ($Q = 1.61$; $p = 0.967$), указывая на близкий уровень стресса развития у линии в этих экспериментальных группах. Результаты перевода на режим «диета-2» указывают на то, что трофическое воздействие в пренатальный период в значительной степени компенсируется у мышей CBA и BC/IPAE за счет ресурсов материнского организма и детеныши по размерам и во многом по форме приближаются к параметрам контрольных. При этом организм самок линии BALB/c способен полностью компенсировать замедление ростовых процессов у детенышей, но трофическое воздействие на мать в пренатальный период успевает переключить морфогенез мандибул у детенышей этой линии на альтернативный путь в отличие от потомства других линий. В последнем случае проявляется генетическая специфика морфогенетической реакции у линии BALB/c на пренатальное воздействие измененной материнской диеты. Важность генетической основы, формирующей фенотипический ответ на изменение диеты у лабораторных мышей, была отмечена и в недавнем исследовании П. Яма с соавт. [41]. Обзор мировых исследований фенотипических характеристик наиболее известных линий инбредных мышей, к которым относятся и две изученные нами линии, однако, показал, что морфологические изменения, вызванные нарушением материнской диеты, изучались крайне редко [42], поэтому полученные нами данные существенно дополняют эти сведения.

Наибольшее воздействие в нашем случае наблюдалось при влиянии режима «диета-1». В этой связи следует учитывать, что при переходе к самостоятельному питанию, когда в 3-недельном возрасте матери перестают кормить детенышей молоком, мандибула мышей становится наиболее фенотипически пластичной [15], поскольку подвергается ремоделированию при взаимодействии элементов костно-мышечного аппарата в процессе обработки корма. Возрастание дисперсии формы мандибул отмечено и в экспериментах с уменьшением калорийности материнской диеты у крыс линии Wistar [10].

Исследования А. В. Бадяева с соавт. [43], проведенные на нескольких видах землероек рода *Sorex* при резкой смене состава и снижении обилия их кормовой базы после лесных пожаров, выявили в локальных популяциях стресс-индуцированные эпигенетические изменения, которые сопровождалась модификациями и возрастанием флуктуирующей асимметрии конфигурации мандибул. По аналогии с этим возрастание морфоразнообразия у потомства линейных мышей в экспериментальных группах «диеты-1» также могло проявиться после испытанного стрессового воздействия за счет длительно измененной материнской и собственной монодиеты. При повторном проведении подобных исследований вполне возможна проверка данного предположения методами молекулярной эпигенетики.

Таким образом, изменение диеты самок, включая вариант перевода на стандартный рацион питания после родов, у представителей всех линий мышей вызвало стресс развития, проявляющийся в увеличении объема внутригруп-

пового морфопространства – спектра морфогенетических траекторий. Поэтому режим воздействия «диеты-1» привел к наибольшей дестабилизации морфогенеза мандибул, от максимального уровня морфогенетической реакции у мышей BALB/c до минимального уровня у представителей BC/IPAE. Промежуточная реакция на стресс развития при изменении материнской диеты выражена у мышей линии CBA. Устойчивость морфогенеза мышей линии BC/IPAE, скорее всего, обусловлена ее остаточной генетической гетерогенностью из-за сравнительно недавнего гибридного происхождения. Последнее согласуется с полученными ранее результатами анализа взаимодействия перинатального питания с генетическим разнообразием лабораторных групп мышей, проявляющимся во взрослых фенотипах животных [44]. Это обстоятельство могло способствовать большей регуляторной устойчивости развития мышей данной линии. Меньшая «реактивность» на изменение диеты у особей этой линии проявилась и по центроидному размеру мандибул. Соответственно, высокая морфогенетическая реактивность линий BALB/c и CBA на действие трофического фактора как по центроидному размеру, так и по форме мандибул может быть обусловлена низкими регулятивными порогами ростовых процессов и морфогенеза из-за ограниченной генетической гетерогенности при инбридинге.

При вынужденной монофагии матери до и после родов имеет место угнетение ростовых процессов у потомков, приводящее к уменьшению их размеров [24]. В то же время при этом вероятно нарушение типичного протекания морфогенеза особей, вызывающее специфическое изменение конфигурации их мандибул и влияющее на морфофункциональные особенности потомков при кормодобывании и первичной переработке кормов. Ранее были отмечены аналогичные эффекты изменения формы мандибул и их функциональных возможностей при экспериментальном питании грызунов кормом разной консистенции [16]. Природные популяции мышей и других грызунов, как правило, более генетически гетерогенны [45], поэтому по аналогии с линией BC/IPAE следует ожидать у них относительно устойчивого сохранения формы мандибул за счет большей регулятивной способности морфогенеза при высокой численности популяции даже при резком нарушении материнской диеты.

Заключение

В итоге проведенного анализа последствий изменения материнской диеты у линейных мышей выявлены существенные межгрупповые различия по изменчивости центроидных размеров и формы нижней челюсти, которые имеют разную генотипическую и средовую обусловленность. Показано, что изменчивость размеров мандибул (их ростовых процессов) обусловлена в основном средовым трофическим фактором «диета», а на межлинейные генотипические различия приходитсякратно меньшая доля межгрупповой дисперсии. По форме нижней челюсти проявилась противоположная ситуация. В данном случае фактор «линия», напротив, вносит наибольший вклад

в межгрупповую изменчивость конфигураций мандибул, а фактор «диета» проявляется в меньшей степени. Следовательно, изменчивость формы нижней челюсти в значительной степени обусловлена генотипическими факторами, а средовые причины, даже такие как монофагия, оказывают на морфогенез потомков значительно меньшее влияние. Поэтому при сравнении природных популяций выявленные различия по форме в большей степени следует интерпретировать как обусловленные генетическими и/или эпигенетическими причинами, а не средовыми, в том числе, трофическими факторами. Сходство направлений модификаций формы мандибул в режиме длительной овсяной монофагии, проявившееся у мышей разных линий, явно не случайно. Мы полагаем, что оно связано с исторически давно сложившимся пулом потенциально доступных «аварийных» модификаций развития, позволяющих виду *Mus musculus* L. компромиссно изменять скорость и направление пре- и постнатального морфогенеза в природных популяциях при соответствующих констелляциях факторов среды, реализуя определенные фенотипы.

В природных популяциях при вынужденной бескормичности и низкой численности за счет усиления близкородственного скрещивания следует ожидать резких изменений конфигурации мандибул и их функциональных возможностей. Полученные результаты позволяют оценить, какие фенотипические признаки мандибул грызунов будут в наибольшей степени подвержены влиянию нарушения кормовой базы.

Таким образом, моделирование изменения природных кормовых условий в экспериментах на линейных мышах позволяет использовать полученные результаты для прогнозирования морфогенетических реакций природных популяций грызунов и изменения их морфофункциональных особенностей при флуктуации погодно-климатических условий, изменяющих кормовую базу животных и влияющих на их жизнеспособность и динамику численности в естественной среде. Эффекты резкого повышения нестабильности развития и ингибирование ростовых процессов при определенных вариантах нарушения материнской диеты важно также учитывать в практике медицинской перинатальной нутрициологии.

Литература

- McGill, B. J. Rebuilding community ecology from functional traits / B. J. McGill, B. J. Enquist, E. Weiher, M. Westoby // *Trends Ecology and Evolution*. – 2006. – Vol. 21. – P. 178–185.
- Ackerly, D. D. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among community components / D. D. Ackerly, W. K. Cornwell // *Ecology Letters*. – 2007. – Vol. 10, № 2. – P. 135–145.
- Violle, C. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology / C. Violle, B. J. Enquist, B. J. McGill, L. Jiang [et al.] // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2012. – Vol. 27, № 4. – P. 244–252.
- Mouillot, D. A functional approach reveals community responses to disturbance / D. Mouillot, N. A. J. Graham, S. Villéger [et al.] // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2013. – Vol. 28, № 3. – P. 167–177.
- Blonder, B. Hypervolume concepts in niche- and trait-based ecology / B. Blonder // *Ecography*. – 2018. – Vol. 41. – P. 1441–1455.
- Salamin, N. Assessing rapid evolution in a changing environment / N. Salamin, R. O. Wüest, S. Lavergne, W. Thuiller [et al.] // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2010. – Vol. 25, № 12. – P. 692–698.
- Ceballos, G. Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction / G. Ceballos, P. R. Ehrlich, A. D. Barnosky, A. Garsía [et al.] // *Science Advance*. – 2015. – Vol. 1, № 5. – e1400253. – DOI : 10.1126/sciadv.1400253.
- Schleuning, M. Trait-based assessments of climate-change impacts on interacting species / M. Schleuning, E. L. Neuschulz, J. Albrecht, I. M. A. Bender [et al.] // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2020. – Vol. 35, № 4. – P. 319–328.
- Gonzalez, P. N. Developmental plasticity in covariance structure of the skull : effects of prenatal stress / P. N. Gonzalez, B. Hallgrímsson, E. E. Oyhenart // *Journal of Anatomy*. – 2011a. – Vol. 218. – P. 243–257.
- Gonzalez, P. N. Effects of environmental perturbations during postnatal development on the phenotypic integration of the skull / P. N. Gonzalez, E. E. Oyhenart, B. Hallgrímsson // *Journal of Experimental Zoology Part B Molecular and Developmental Evolution*. – 2011b. – Vol. 316. – P. 547–561.
- Badyaev, A. V. Epigenetic resolution of the 'curse of complexity' in adaptive evolution of complex traits / A. V. Badyaev // *Journal of Physiology*. – 2014. – Vol. 592, № 11. – P. 2251–2260.
- Васильев, А. Г. Концепция морфониши и эволюционная экология / А. Г. Васильев. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2021. – 315 с.
- Parmesan, C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change / C. Parmesan // *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. – 2006. – Vol. 37. – P. 637–669.
- Васильев, А. Г. Соотношение биотопической и межгидовой изменчивости у рыжей полевки в трансформированных ветровом и пожаром лесных биотопах Среднего Урала / А. Г. Васильев, Л. Е. Лукьянова, Ю. В. Городилова // *Экология*. – 2022. – № 6. – С. 445–457.
- Renaud, S. Epigenetic effects on the mouse mandible: common features and discrepancies in remodeling due to muscular dystrophy and response to food consistency / S. Renaud, J.-C. Auffray, S. de La Porte // *BMC Evolutionary Biology*. – 2010. – Vol. 20, № 18. – P. 2–13. – DOI: 10.1186/1471-2148-10-28.
- Anderson, P. S. L. Adaptive plasticity in the mouse mandible / P. S. L. Anderson, S. Renaud, E. J. Rayfield // *BMC Evolutionary Biology*. – 2014. – Vol. 14, № 85. – P. 2–9. – DOI : 10.1186/1471-2148-14-85.

17. Hansson, L. An interpretation of rodent dynamics as due to trophic interactions / L. Hansson // *Oikos*. – 1987. – Vol. 50. – P. 308–318.
18. Hansson, L. Dynamics and trophic interactions of small rodents: landscape or regional effects on spatial variation? / L. Hansson // *Oecologia*. – 2002. – Vol. 130. – P. 259–266.
19. Badyaev, A. V. Extreme environmental change and evolution: stress-induced morphological variation is strongly concordant with patterns of evolutionary divergence in shrew mandibles / A. V. Badyaev, K. R. Foresman // *Proceedings of the Royal Society, London B*. – 2000. – Vol. 267. – P. 371–377.
20. Young, R. L. Developmental plasticity links local adaptation and evolutionary diversification in foraging morphology / R. L. Young, A. V. Badyaev // *Journal of Experimental Zoology. Part B. Molecular and Developmental Evolution*. – 2010. – Vol. 314. – P. 434–444.
21. Стариченко, В. И. Индивидуальная изменчивость метаболизма остеотропных токсических веществ / В. И. Стариченко, Н. М. Любашевский, Б. В. Попов. – Екатеринбург : Наука, 1993. – 168 с.
22. Васильева, И. А. Сравнение устойчивости морфометрических и неметрических характеристик скелета линейных мышей к средовым воздействиям в пренатальном развитии / И. А. Васильева, А. Г. Васильев, Н. М. Любашевский, В. И. Стариченко // *Генетика*. – 1988. – Т. 24, № 7. – С. 1209–1214.
23. Васильев, А. Г. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов : основы популяционной мерономии / А. Г. Васильев, И. А. Васильева. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 511 с.
24. Стариченко, В. И. Метаболизм остеотропных токсических веществ: наследственная детерминация / В. И. Стариченко // *Экологическая генетика*. – 2010. – Т. 8, № 3. – С. 27–37.
25. Rohlf, F. J. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks / F. J. Rohlf, D. Slice // *Systematic Biology*. – 1990. – Vol. 39, № 1. – P. 40–59.
26. Geometric morphometrics for biologists : A primer / M. L. Zelditch, D. L. Swiderski, H. D. Sheets, W. L. Fink. – New York : Elsevier Acad. Press, 2004. – 437 p.
27. Klingenberg, C. P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics / C. P. Klingenberg // *Molecular Ecology Resources*. – 2011. – Vol. 11. – P. 353–357.
28. Zelditch, M. L. Developmental regulation of skull morphology II: ontogenetic dynamics of covariance / M. L. Zelditch, J. Mezey, H. D. Sheets, B. L. Lundrigan, T. Garland // *Evolution and Development*. – 2006. – Vol. 8, № 1. – P. 46–60.
29. Sheets, H. D. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data / H. D. Sheets, M. L. Zelditch // *Hystrix, the Italian Journal of Mammal*. – 2013. – Vol. 24, № 1. – P. 67–73.
30. Васильев, А. Г. Геометрическая морфометрия: от теории к практике / А. Г. Васильев, И. А. Васильева, А. О. Шкурин. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2018. – 471 с.
31. Caring for animals aiming for better science. Directive 2010/63/EU on protection of animals used for scientific purposes : animal welfare bodies and national committees. – Luxemburg : Luxemburg Publication Office of the European Union, 2018. – P. 1–29. – <https://op.europa.eu/en/publication-detail/-/publication/fca9ae7f-2554-11e9-8d04-01aa75ed71a1>.
32. AVMA Guidelines for the Euthanasia of Animals: 2020 Edition / S. Leary, W. Underwood, R. Anthony, S. Cartner [et al.]. – Schaumburg, IL : American Veterinary Medical Association, 2020. – P. 3–121. – <https://www.avma.org/sites/default/files/2020-02/Guidelines-on-Euthanasia-2020.pdf>.
33. Rohlf, F. J. TpsUtil, file utility program, version 1.74 / F. J. Rohlf // Department of Ecology & Evolution. – 2017a. – (program).
34. Rohlf, F. J. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.30 / F. J. Rohlf // Depart. of Ecol. and Evolution, State University of New York at Stony Brook. – 2017b. – (program).
35. Готов, Н. В. Генетическая гетерогенность природных популяций по количественным признакам : автореф. дис. ... докт. биол. наук / Н. В. Готов. – Ленинград : ЛГУ, 1983. – 33 с.
36. Efron, B. Bootstrap methods for standard errors. Confidence intervals and other measures of statistical accuracy / B. Efron, R. Tibshirani // *Statistical Science*. – 1986. – Vol. 1. – P. 54–77.
37. Hammer, Q. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis / Q. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // *Paleontologia Electronica*. – 2001. – Vol. 4, № 1. – P. 1–9 (program).
38. Statistica. StatSoft, Inc. (data analysis software system), version 10. – 2011. – (program).
39. Cohen, J. A power primer / J. Cohen // *Psychol. Bulletin*. – 1992. – Vol. 112, № 1. – P. 155–159.
40. Zakharov, V. M. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations / V. M. Zakharov // *Acta Zoologica Fennica*. – 1992. – Vol. 191. – P. 7–30.
41. Yam, P. Genetic background shapes phenotypic response to diet for adiposity in the Collaborative Cross / P. Yam, J. Albright, M. VerHague, E. R. Gertz [et al.] // *Frontiers in Genetics*. – 2021. – Vol. 11. – 615012. – DOI: 10.3389/fgene.2020.615012.
42. Tam, W. Y. Phenotypic characteristics of commonly used inbred mouse strains / W. Y. Tam, K. K. Cheung // *Journal of Molecular Medicine*. – 2020. – Vol. 98. – P. 1215–1234.
43. Badyaev, A. V. Evolution of morphological integration: developmental accommodation of stress-induced variation / A. V. Badyaev, K. R. Foresman, R. L. Young // *The American Naturalist*. – 2005. – Vol. 166, № 3. – P. 382–395.
44. Schoenrock, S. A. Perinatal nutrition interacts with genetic background to alter behavior in a parent-of-ori-

gin-dependent manner in adult Collaborative Cross mice / S. A. Schoenrock, D. Oreper, J. Farrington, R. C. McMullan [et al.] // *Genes, Brain and Behavior*. – 2018. – Vol. 17, № 1. – e12438. – DOI: 10.1111/gbb.12438.

45. Churchill, G. A. The diversity outbred mouse population / G. A. Churchill, D. M. Gatti, S. C. Munger, K. L. Svenson // *Mammalian Genome*. – 2012. – Vol. 23. – P. 713–718.

References

1. McGill, B. J. Rebuilding community ecology from functional traits / B. J. McGill, B. J. Enquist, E. Weiher, M. Westoby // *Trends Ecology and Evolution*. – 2006. – Vol. 21. – P. 178–185.
2. Ackerly, D. D. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among community components / D. D. Ackerly, W. K. Cornwell // *Ecology Letters*. – 2007. – Vol. 10, № 2. – P. 135–145.
3. Violle, C. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology / C. Violle, B. J. Enquist, B. J. McGill, L. Jiang [et al.] // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2012. – Vol. 27, № 4. – P. 244–252.
4. Mouillot, D. A functional approach reveals community responses to disturbance / D. Mouillot, N. A. J. Graham, S. Villéger [et al.] // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2013. – Vol. 28, № 3. – P. 167–177.
5. Blonder, B. Hypervolume concepts in niche- and trait-based ecology / B. Blonder // *Ecography*. – 2018. – Vol. 41. – P. 1441–1455.
6. Salamin, N. Assessing rapid evolution in a changing environment / N. Salamin, R. O. Wüest, S. Lavergne, W. Thuiller [et al.] // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2010. – Vol. 25, № 12. – P. 692–698.
7. Ceballos, G. Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction / G. Ceballos, P. R. Ehrlich, A. D. Barnosky, A. Garsía [et al.] // *Science Advance*. – 2015. – Vol. 1, № 5. – e1400253. – DOI: 10.1126/sciadv.1400253.
8. Schleuning, M. Trait-based assessments of climate-change impacts on interacting species / M. Schleuning, E. L. Neuschulz, J. Albrecht, I. M. A. Bender [et al.] // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2020. – Vol. 35, № 4. – P. 319–328.
9. Gonzalez, P. N. Developmental plasticity in covariance structure of the skull : effects of prenatal stress / P. N. Gonzalez, B. Hallgrímsson, E. E. Oyhenart // *Journal of Anatomy*. – 2011a. – Vol. 218. – P. 243–257.
10. Gonzalez, P. N. Effects of environmental perturbations during postnatal development on the phenotypic integration of the skull / P. N. Gonzalez, E. E. Oyhenart, B. Hallgrímsson // *Journal of Experimental Zoology Part B Molecular and Developmental Evolution*. – 2011b. – Vol. 316. – P. 547–561.
11. Badyaev, A. V. Epigenetic resolution of the 'curse of complexity' in adaptive evolution of complex traits / A. V. Badyaev // *Journal of Physiology*. – 2014. – Vol. 592, № 11. – P. 2251–2260.
12. Vasil'ev, A. G. Kontseptsiya morphonishi i evolyutsionnaya ekologiya [Conception of morphoniche and evolutionary ecology] / A. G. Vasil'ev. – Moscow : KMK Scientific Press, 2021. – 315 p.
13. Parmesan, C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change / C. Parmesan // *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. – 2006. – Vol. 37. – P. 637–669.
14. Vasil'ev, A. G. Sootnoshenie biotopicheskoi i mezhdgodovoi izmenchivosti ryzhei polevki v narushennykh vetrovalom i pozharom lesnykh biotopakh Srednego Urala [The ratio of biotopic and interannual variability of bank voles in windfall- and fire-transformed forest biotopes of the Middle Urals] / A. G. Vasil'ev, L. E. Lukyanova, Yu. V. Gorodilova // *Russian Journal of Ecology*. – 2022. – Vol. 53, № 6. – P. 509–520.
15. Renaud, S. Epigenetic effects on the mouse mandible: common features and discrepancies in remodeling due to muscular dystrophy and response to food consistency / S. Renaud, J.-C. Auffray, S. de La Porte // *BMC Evolutionary Biology*. – 2010. – Vol. 20, № 18. – P. 2–13. – DOI: 10.1186/1471-2148-10-28.
16. Anderson, P. S. L. Adaptive plasticity in the mouse mandible / P. S. L. Anderson, S. Renaud, E. J. Rayfield // *BMC Evolutionary Biology*. – 2014. – Vol. 14, № 85. – P. 2–9. – DOI: 10.1186/1471-2148-14-85.
17. Hansson, L. An interpretation of rodent dynamics as due to trophic interactions / L. Hansson // *Oikos*. – 1987. – Vol. 50. – P. 308–318.
18. Hansson, L. Dynamics and trophic interactions of small rodents: landscape or regional effects on spatial variation? / L. Hansson // *Oecologia*. – 2002. – Vol. 130. – P. 259–266.
19. Badyaev, A. V. Extreme environmental change and evolution: stress-induced morphological variation is strongly concordant with patterns of evolutionary divergence in shrew mandibles / A. V. Badyaev, K. R. Foresman // *Proceedings of the Royal Society, London B*. – 2000. – Vol. 267. – P. 371–377.
20. Young, R. L. Developmental plasticity links local adaptation and evolutionary diversification in foraging morphology / R. L. Young, A. V. Badyaev // *Journal of Experimental Zoology. Part B. Molecular and Developmental Evolution*. – 2010. – Vol. 314. – P. 434–444.
21. Starichenko, V. I. Individualnaya izmenchivost' metabolizma osteotropnykh toxicheskikh veschestv [Individual variability of metabolism of osteotropic toxic substances] / V. I. Starichenko, N. M. Lyubashevskii, B. V. Popov. – Ekaterinburg : Nauka, 1993. – 168 p.
22. Vasil'eva, I. A. Sravnenie ustoichivosti morfometricheskikh i nemetricheskikh harakteristik skeleta lineinykh myshei k sredovym vozdeistviyam v prenatalnom razvitií [Comparison of the stability of morphometric and non-metric characteristics of the skeleton of linear mice to environmental influences in prenatal development] / I. A. Vasil'eva, A. G. Vasil'ev, N. M. Lyubashevskii, V. I. Starichenko // *Genetika [Genetics]*. – 1988. – Vol. 24, № 7. – P. 1209–1214.

23. Vasil'ev, A. G. Gomologicheskaya izmenchivost' morfolo-gicheskikh struktur i epigeneticheskaya divergentsiya taxonov: osnovy populatsionnoi meronomii [Homological variability of morphological structures and epigenetic divergence of taxa: fundamentals of population meronomy] / A. G. Vasil'ev, I. A. Vasil'eva. – Moscow : KMK Scientific Press, 2009. – 511 p.
24. Starichenko, V. I. Metabolizm osteotropnykh toksicheskikh veshchestv : nasledstvennaya determinatsiya [Metabolism of osteotropic toxic substances : hereditary determination] / V. I. Starichenko // *Ekologicheskaya genetika* [Ecological Genetics]. – 2010. – Vol. 8, № 3. – P. 27–37.
25. Rohlf, F. J. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks / F. J. Rohlf, D. Slice // *Systematic Biology*. – 1990. – Vol. 39, № 1. – P. 40–59.
26. Geometric morphometrics for biologists: A primer / M. L. Zelditch, D. L. Swiderski, H. D. Sheets, W. L. Fink. – New York: Elsevier Acad. Press, 2004. – 437 p.
27. Klingenberg, C. P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics / C. P. Klingenberg // *Molecular Ecology Resources*. – 2011. – Vol. 11. – P. 353–357.
28. Zelditch, M. L. Developmental regulation of skull morphology II: ontogenetic dynamics of covariance / M. L. Zelditch, J. Mezey, H. D. Sheets, B. L. Lundrigan, T. Garland // *Evolution and Development*. – 2006. – Vol. 8, № 1. – P. 46–60.
29. Sheets, H. D. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data / H. D. Sheets, M. L. Zelditch // *Hystrix, the Italian Journal of Mammal*. – 2013. – Vol. 24, № 1. – P. 67–73.
30. Vasil'ev, A. G. Geometricheskaya morfometriya: ot teorii k praktike [Geometric morphometrics: from theory to practice] / A. G. Vasil'ev, I. A. Vasil'eva, A. O. Shkurihin. – Moscow : KMK Scientific Press, 2018. – 471 p.
31. Caring for animals aiming for better science. Directive 2010/63/EU on protection of animals used for scientific purposes : animal welfare bodies and national committees. – Luxemburg : Luxemburg Publication Office of the European Union, 2018. – P. 1–29. – <https://op.europa.eu/en/publication-detail/-/publication/fca9ae7f-2554-11e9-8d04-01aa75ed71a1>.
32. AVMA Guidelines for the Euthanasia of Animals : 2020 Edition / S. Leary, W. Underwood, R. Anthony, S. Cartner [et al.]. – Schaumburg, IL: American Veterinary Medical Association, 2020. – P. 3–121. – <https://www.avma.org/sites/default/files/2020-02/Guidelines-on-Euthanasia-2020.pdf>.
33. Rohlf, F. J. TpsUtil, file utility program, version 1.74 / F. J. Rohlf // Department of Ecology & Evolution. – 2017a. – (program).
34. Rohlf, F. J. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.30 / F. J. Rohlf // Depart. of Ecol. and Evolution, State University of New York at Stony Brook. – 2017b. – (program).
35. Glotov, N. V. Geneticheskaya geterogennost prirodnykh populyatsii po kolichestvennym priznakam [Genetical heterogeneity of natural population by quantitative traits]: extended abstract of Doctor's thesis / N. V. Glotov. – Leningrad, 1983. – 33 p.
36. Efron, B. Bootstrap methods for standard errors. Confidence intervals and other measures of statistical accuracy / B. Efron, R. Tibshirani // *Statistical Science*. – 1986. – Vol. 1. – P. 54–77.
37. Hammer, Q. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis / Q. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // *Paleontologia Electronica*. – 2001. – Vol. 4, № 1. – P. 1–9 (program).
38. Statistica. StatSoft, Inc. (data analysis software system), version 10. – 2011. – (program).
39. Cohen, J. A power primer / J. Cohen // *Psychol. Bulletin*. – 1992. – Vol. 112, № 1. – P. 155–159.
40. Zakharov, V. M. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations / V. M. Zakharov // *Acta Zoologica Fennica*. – 1992. – Vol. 191. – P. 7–30.
41. Yam, P. Genetic background shapes phenotypic response to diet for adiposity in the Collaborative Cross / P. Yam, J. Albright, M. VerHague, E. R. Gertz [et al.] // *Frontiers in Genetics*. – 2021. – Vol. 11. – 615012. – DOI: 10.3389/fgene.2020.615012.
42. Tam, W. Y. Phenotypic characteristics of commonly used inbred mouse strains / W. Y. Tam, K. K. Cheung // *Journal of Molecular Medicine*. – 2020. – Vol. 98. – P. 1215–1234.
43. Badyaev, A. V. Evolution of morphological integration: developmental accommodation of stress-induced variation / A. V. Badyaev, K. R. Foresman, R. L. Young // *The American Naturalist*. – 2005. – Vol. 166, № 3. – P. 382–395.
44. Schoenrock, S. A. Perinatal nutrition interacts with genetic background to alter behavior in a parent-of-origin-dependent manner in adult Collaborative Cross mice / S. A. Schoenrock, D. Oreper, J. Farrington, R. C. McMullan [et al.] // *Genes, Brain and Behavior*. – 2018. – Vol. 17, № 1. – e12438. – DOI: 10.1111/gbb.12438.
45. Churchill, G. A. The diversity outbred mouse population / G. A. Churchill, D. M. Gatti, S. C. Munger, K. L. Svenson // *Mammalian Genome*. – 2012. – Vol. 23. – P. 713–718.

Благодарности (госзадание)

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000091-2 и № 122021000077-6).

Авторы выражают благодарность Музею Института экологии растений и животных УрО РАН за предоставленный коллекционный материал, а также д.б.н. Н.М. Любашевскому за помощь в организации экспериментальных работ и Е. А. Шалагиной за подготовку костного материала к исследованию.

Информация об авторах:

Васильев Алексей Геннадьевич – профессор, доктор биологических наук, заведующий лабораторией эволюционной экологии Института экологии растений и животных УрО РАН; Researcher ID: A-4458-2017; Scopus Author ID 7402046776; ORCID 0000-0002-5062-7288 (620144, Российская Федерация, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, д. 202; e-mail: vag@ipae.uran.ru).

Васильева Ирина Антоновна – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории эволюционной экологии Института экологии растений и животных УрО РАН; Researcher ID: B-1158-2017; Scopus Author ID 8972470000; ORCID 0000-0002-4903-3212 (620144, Российская Федерация, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, д. 202; e-mail: via@ipae.uran.ru).

Стариченко Вера Ивановна – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории популяционной радиобиологии Института экологии растений и животных УрО РАН; Researcher ID: J-9956-2018; Scopus Author ID 7004158380; ORCID 0000-0001-9744-916X (620144, Российская Федерация, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, д. 202; e-mail: starichenko@ipae.uran.ru).

About the authors:

Aleksei G. Vasil'ev – Professor, Doctor of Sciences (Biology), Head of the Evolutionary Ecology Laboratory at the Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS; Researcher ID: A-4458-2017; Scopus Author ID 7402046776; ORCID 0000-0002-5062-7288 (Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 202, 8 Marta str., Ekaterinburg, Russian Federation 620144; e-mail: vag@ipae.uran.ru).

Irina A. Vasil'eva – Doctor of Sciences (Biology), Leading Researcher at the Evolutionary Ecology Laboratory, Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS; Researcher ID: B-1158-2017; Scopus Author ID 8972470000; ORCID 0000-0002-4903-3212 (Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 202, 8 Marta str., Ekaterinburg, Russian Federation 620144; e-mail: via@ipae.uran.ru).

Vera I. Starichenko – Doctor of Sciences (Biology), Leading Researcher at the Population Radiobiology Laboratory, Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS; Researcher ID: J-9956-2018; Scopus Author ID 7004158380; ORCID 0000-0001-9744-916X (Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 202, 8 Marta str., Ekaterinburg, Russian Federation 620144; e-mail: starichenko@ipae.uran.ru).

Для цитирования:

Васильев, А. Г. Экспериментальная оценка морфогенетических эффектов несбалансированной материнской диеты у потомства мышей линий BALB/c, CBA и BC/IPAE / А. Г. Васильев, И. А. Васильева, В. И. Стариченко // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2023. – № 6 (64). – С. 73–85.

For citation:

Vasil'ev, A. G. Eksperimental'naya ocenka morfogeneticheskikh effektov nesbalansirovannoj materinskoj diety u potomstva myshej linij BALB/c, CBA i BC/IPAE [Experimental evaluation of morphogenetic effects of unbalanced maternal diet on the offspring of BALB/c, CBA and BC/IPAE lines of mice] / A. G. Vasil'ev, I. A. Vasil'eva, V. I. Starichenko // Proceedings of the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2023. – № 6 (64). – P. 73–85.

Дата поступления статьи: 15.05.2023

Прошла рецензирование: 11.07.2023

Принято решение о публикации: 18.07.2023

Received: 15.05.2023

Reviewed: 11.07.2023

Accepted: 18.07.2023

Исследование нейропротекторных свойств экстракта черноплодной рябины (*Sorbaronia mitschurinii*) у линии *Drosophila melanogaster*, моделирующей болезнь Альцгеймера

Н. В. Земская*, Н. Р. Пакшина*, Е. Ю. Платонова*, М. В. Шапошников*, А. А. Москалев**

* Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар

** Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН,
г. Москва

zemskaia@ib.komisc.ru
pakshina.n.r@ib.komisc.ru
shaposhnikov@ib.komisc.ru
platonova.e.u@ib.komisc.ru
amoskalev@ib.komisc.ru

Аннотация

Старение нередко сопровождается ухудшением когнитивных функций вплоть до развития нейродегенеративных заболеваний (сосудистая деменция, болезни Альцгеймера и Паркинсона). Биологически активные вещества, содержащиеся в плодах черноплодной рябины, ранее проявляли нейропротекторный потенциал по отношению к модельным организмам *in vivo*, поэтому нами была выдвинута гипотеза о возможном нейропротекторном потенциале этанольного экстракта черноплодной рябины (*Sorbaronia mitschurinii*) на *Drosophila melanogaster* со сверхэкспрессией предшественника бета-амиоида человека UAS-A β 42, накопление которого в тканях мозга человека приводит к развитию болезни Альцгеймера. Исследовали влияние экстракта черноплодной рябины в концентрации 10 мг/мл на продолжительность жизни дрозофил с моделью болезни Альцгеймера. Установлено, что экстракт увеличивает медианную и максимальную продолжительность жизни самок до 11 %, а также медианную продолжительность жизни самцов на 2 %, но снижает их максимальную продолжительность жизни на 3 %. Данные результаты свидетельствуют о нейропротекторном эффекте экстракта черноплодной рябины.

Ключевые слова:

черноплодная рябина, болезнь Альцгеймера, продолжительность жизни, экстракт, *Drosophila melanogaster*, *Sorbaronia mitschurinii*

Exploring the neuroprotective effects of chokeberry (*Sorbaronia mitschurinii*) extract on *Drosophila melanogaster* model of Alzheimer's disease

N. V. Zemskaya*, N. R. Pakshina*, E. Yu. Platonova*, M. V. Shaposhnikov*, A. A. Moskalev**

* Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Syktyvkar

** Institute of Molecular Biology named after V.A. Engelhardt of the Russian Academy of Sciences,
Moscow

zemskaia@ib.komisc.ru
pakshina.n.r@ib.komisc.ru
platonova.e.u@ib.komisc.ru
shaposhnikov@ib.komisc.ru
amoskalev@ib.komisc.ru

Abstract

Aging is accompanied by a widespread deterioration in the state of the body (physiological and psychological) with the concomitant manifestation of neurodegenerative diseases (dementia, Alzheimer's disease, Parkinson's disease). Biologically active substances contained in the fruits of chokeberry have previously shown a neuroprotective potential in relation to model organisms *in vivo*, so we put forward a hypothesis about the possible neurodegenerative protective potential of the ethanol extract of chokeberry (*Sorbaronia mitschurinii*) on *Drosophila melanogaster* with overexpression of the precursor of human beta-amyloid UAS-A β 42. Its accumulation in human brain cells triggers the development of Alzheimer's disease. In this work, we have studied the effect of chokeberry extract at a concentration of 10 mg/ml on the lifespan of *Drosophila* model of Alzheimer's disease. The extract increases the median and maximum lifespan of females by 11 %, as well as the median lifespan of males by 2 % but reduces their maximum lifespan by 3 %. These results indicate the neuroprotective effect of chokeberry extract.

Keywords:

chokeberry, Alzheimer's disease, lifespan, extract, *Drosophila melanogaster*, *Sorbaronia mitschurinii*

Введение

На протяжении многих лет съедобные растения и продукты из них активно используются в качестве основы здоровой диеты и для улучшения физиологических показателей организма [1]. Улучшающие здоровье свойства растений связаны с наличием различных групп вторичных метаболитов, особенно фитохимических компонентов, таких как фенольные соединения с многочисленными положительными биологическими активностями [2]. Наиболее важным и широко изученным свойством фенольных соединений является их защитный эффект от окислительных повреждений, вызванных свободными радикалами, что может отсрочить возникновение или облегчить протекание различных патологий и дегенеративных состояний, таких как сердечно-сосудистые заболевания, атеросклероз, рак, поражение центральной нервной системы, болезни Паркинсона и Альцгеймера, диабет, респираторные и аутоиммунные заболевания [3, 4].

Черноплодная рябина (**Sorbaronia mitschurinii*), или арония, представляет собой листопадный кустарник, принадлежащий к семейству розоцветных. Ягоды аронии хорошо известны своим положительным влиянием на здоровье, что в основном связано с высоким содержанием полифенолов [5]. Помимо полифенолов, функциональными компонентами ягод аронии являются клетчатка и сорбит, органические кислоты, белки и липиды [6]. По сравнению с большинством овощей и фруктов, ягоды аронии содержат значительно больше полифенолов, в том числе антоцианов, проантоцианидинов, флавонолов и фенольных кислот [7, 8]. Наиболее распространенные полифенолы в ягодах аронии – это антоцианы, группа водорастворимых пигментов, ответственных за темно-фиолетовый, синий и красный цвета многих фруктов и овощей [9]. Также ягоды черноплодной рябины содержат проантоцианидины. Известно, что антоцианы и проантоцианидины обладают противовоспалительными и антиоксидантными свойствами, могут защищать организм от окислительного стресса и повреждения свободными радикалами [6, 9]. Ранее было показано, что ягоды черноплодной рябины обладают потенциальными нейропротекторными свойствами. Проводили проверку эффектов потребления диетических продуктов, полученных из ягод [10–12], или применения экстрактов черноплодной рябины [13], изолированных полифенолов, содержащихся в изобилии в этой ягоде [14], а также исследования с использованием специфических соединений, например, определенные полифенолы или их метаболиты [9]. На данный момент побочные эффекты применяемых экстрактов черноплодной рябины мало изучены, вероятно проявление аллергической реакции у детей и взрослых на плоды данного растения за счет большого количества в них разнообразных биологически активных молекул [15].

Болезнь Альцгеймера – наиболее распространенное нейродегенеративное расстройство, при котором происходит нарушение функций нейронов, сопровождается дефектами обучения и памяти [16, 17]. Бета-амилоид (далее – Аβ) играет ключевую роль в формировании болезни Альцгеймера [17, 18]. Нейродегенеративные заболевания

обычно считаются возрастными, но они также могут поражать более молодое население [19]. В настоящее время известно, что важную роль в их развитии играет не только генетическая предрасположенность, но и факторы окружающей среды [20]. Появляется все больше доказательств того, что окислительный стресс играет центральную роль в развитии нейродегенеративных заболеваний [19, 21–23]. Поэтому актуален поиск веществ и соединений, которые могут потенциально снижать негативные воздействия окислительного стресса, а также обеспечивать защиту от дегенеративных заболеваний и старения за счет активации эндогенных систем антиоксидантной защиты и регуляции клеточных сигнальных путей.

Опубликованные Afzal et al. [24] и Suresh et al. [25] систематические обзоры доклинических данных показали, что антоцианы обладают потенциальным терапевтическим эффектом при болезни Альцгеймера, снижая окислительный стресс, воспаление и накопление бета-амилоида. Также установлено, что экстракт черноплодной рябины увеличивает продолжительность жизни и снижает возрастной окислительный стресс у *Drosophila melanogaster* [13, 26].

В связи с этим, цель настоящей работы – изучение влияния экстракта ягод черноплодной рябины (**Sorbaronia mitschurinii*) на дрозофилиную модель болезни Альцгеймера.

Материалы и методы

Экстракция

Экстракцию ягод проводили по методике, описанной ранее в работе [26]. Ягоды черноплодной рябины собирали в осенний период (август – сентябрь) на территории Республики Коми (Северо-Запад России). Ягоды предварительно замораживали при температуре -20°C . Для приготовления экстракта плоды измельчали и центрифугировали для получения супернатанта, который смешивали с глиной, приготовленной на растворе 0.1 М соляной кислоты, и снова центрифугировали. Полученную жидкость сливали и смешивали с экстрагентом: 1 %-ным раствором концентрированной соляной кислоты в 96 %-ном этаноле. Полученный раствор еще раз центрифугировали, затем этанол из экстракта упаривали на вакуумно-ротаторном испарителе ИР-1М (Химлаборприбор, Россия) при $+35^{\circ}\text{C}$. Экспериментальные концентрации экстракта ягод аронии (АВЕ) были приготовлены из полученного этанольного экстракта путем разбавления 96 %-ным этанолом.

Линии *Drosophila*

В качестве модели болезни Альцгеймера использовали мух *D. melanogaster* со сверхэкспрессией предшественника бета-амилоида человека *UAS-Aβ42* (#33769, Блумингтон, США). Особи линии *UAS-Aβ42* несут в генотипе фрагмент человеческого гена предшественника бета-амилоида 42 (Hsap\APP) под контролем промотора *UAS* в хромосоме 2 (генотип: *w¹¹¹⁸; P{w⁺mC}=UAS-APP.Abeta42.B}m26*) [27]. Поскольку бета-амилоид 42 (Aβ42) играет центральную роль в патогенезе болезни Альцгеймера [18], сверхэкспрессия пептидов Aβ42 в нервной системе дрозофилы

приводит к дегенерации нейронов в зависимости от уровня экспрессии и возраста [27].

Для активации сверхэкспрессии трансгена UAS- β 42 у *D. melanogaster* использовали драйверную линию *elav^{c155}-Gal4* (#458, Блумингтон, США). В хромосому X данной драйверной линии (генотип: *P{w[+mW.hs]=GawB}elav[C155]*) встроены GAL4, который экспрессируется в нейронах под контролем промотора *elav*. Активация экспрессии GAL4 начинается в нервной системе эмбриона на стадии 12.

Содержание линий *Drosophila*

Мух содержали в камере постоянного климата Binder KBF720-ICH (Binder, Германия) при +25 °C и относительной влажности 60 % при режиме освещения 12 ч свет : 12 ч темнота. Питательная среда, на которой жили мухи: вода – 1 л, кукурузная мука – 92 г, сухие дрожжи – 32.1 г, агар-агар – 5.2 г, глюкоза – 136.9 г, с добавлением 5 мл 10 %-ного раствора нипагина (метил 4-гидроксibenзоат, Merck, США) в этаноле и 5 мл 50 %-ной пропионовой кислоты (Merck, США).

Обработка экстрактом аронии

Раствор экстракта ягод в 96 %-ном этаноле с концентрацией 10 мг/мл наносили непосредственно на поверхность свежей застывшей среды в объеме 30 мкл. На поверхность среды контрольных вариантов наносили 30 мкл 96 %-ного этанола. Далее поверхность среды просушивали под вентилятором. Дрозофил кормили экстрактом на протяжении всей жизни.

Анализ продолжительности жизни

После вылупления мух разделяли по полу с помощью CO₂-анестезии и переносили в пробирки (30 мух на пробирку), содержащие питательную среду с различными концентрациями экстракта. Мертвых мух подсчитывали ежедневно, а оставшихся живых мух помещали в новые пробирки со свежей средой два раза в неделю. Рассчитывали медианную и максимальную (возраст 90 % смертности) продолжительность жизни. На каждый вариант эксперимента отбирали по 100–150 особей. Эксперименты проводили в двух-трех повторностях.

Статистический анализ полученных результатов

Для анализа статистических различий в функциях выживаемости и средней продолжительности жизни между контрольной и экспериментальной группами использовали модифицированный критерий Колмогорова-Смирнова и логранговый критерий соответственно [28, 29]. Для оценки различий в возрасте 90 % смертности применяли тест Ванг-Эллисона [30]. Статистический анализ данных был выполнен с использованием программного обеспечения R, версии 2.15.1 (The R Foundation, США), Excel (Microsoft, США) и OASIS 2 (Online Application for Survival Analysis 2) [31].

Результаты и их обсуждение

Ранее был проведен анализ состава экстракта ягод аронии методом высокоэффективной жидкостной хрома-

тографии (далее – ВЭЖХ), который показал, что главные составляющие экстракта – дельфинидин и цианидин [26].

Дельфинидин и цианидин – антоцианидины, которые содержатся во многих ярко-сине-красных фруктах и ягодах, таких как ягоды манитобы, ягоды саскатун (ирга) [32], баклажаны [33]. Цианидин наиболее часто встречается в малине, клубнике [32] и черноплодной рябине [34], вишне [35], в кожуре яблока [36], асаи [37]. Кроме того, ягоды черноплодной рябины содержат широкий спектр биологически активных соединений, таких как полифенолы (фенольные кислоты, флавоноиды, антоцианы, проантоцианидины) в различных пропорциях [38].

Старение непосредственно связано с прогрессирующими нейродегенеративными заболеваниями, включая потерю памяти, болезнь Альцгеймера, а также болезнь Паркинсона [39]. В качестве дрозофилиной модели болезни Альцгеймера использовали линию со сверхэкспрессией бета-амилоида человека β 42. Установлено, что у самцов экспериментальной линии *elav[c155]-Gal4>UAS- β 42* под действием экстракта аронии в концентрации 10 мг/мл медианная продолжительность жизни увеличилась на 2 % ($p < 0.00001$), а максимальная продолжительность жизни снизилась на 3 % ($p < 0.0001$). У самок же наблюдали увеличение медианной продолжительности жизни на 10 % ($p < 0.00001$) и максимальной продолжительности жизни на 11 % ($p < 0.0001$) (рисунок, таблица). Также отмечали положительное действие обработки экстрактом ягод аронии на контрольные родительские линии. В контрольной родительской линии *elav[c155]-Gal4* экстракт аронии увеличил максимальную продолжительность жизни самок на 8 % ($p < 0.001$), а в контрольной родительской линии *UAS- β 42* экстракт увеличил максимальную продолжительность жизни самцов на 4 % ($p < 0.0001$) (рисунок, таблица). В остальных вариантах эксперимента не выявлено статистически значимых различий в показателях продолжительности жизни дрозофил.

У родительских линий с отсутствием экспрессии бета-амилоида человека применение экстракта черноплодной рябины не оказало влияния на продолжительность жизни или привело к ее увеличению только у одного пола. Однако у линии с выраженной сверхэкспрессией нейротоксичного бета-амилоида, у которой выживаемость значительно ниже по сравнению с родительскими линиями, экстракт черноплодной рябины вызывает увеличение показателей продолжительности жизни (за исключением максимальной продолжительности жизни самцов). Таким образом, эффект экстракта черноплодной рябины зависит от присутствия бета-амилоида.

Ранее обнаружено, что выделенный цианидин 3-O- β -галактозид из черноплодной рябины (*Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliott), применяемый внутрижелудочно (25 и 50 мг/кг/день), оказывает положительное воздействие на когнитивные функции у стареющих мышей, а именно уменьшает повреждение нейронов в гиппокампе, коре головного мозга, снижает нагрузку β -амилоида в головном мозге и увеличивает число пересечений платформ в тесте водного лабиринта Морриса [40]. Применение 50 мг/кг этанольного экстракта черноплодной рябины (*Aronia melanocarpa* L.) на (LPS)-индуцированной мышью

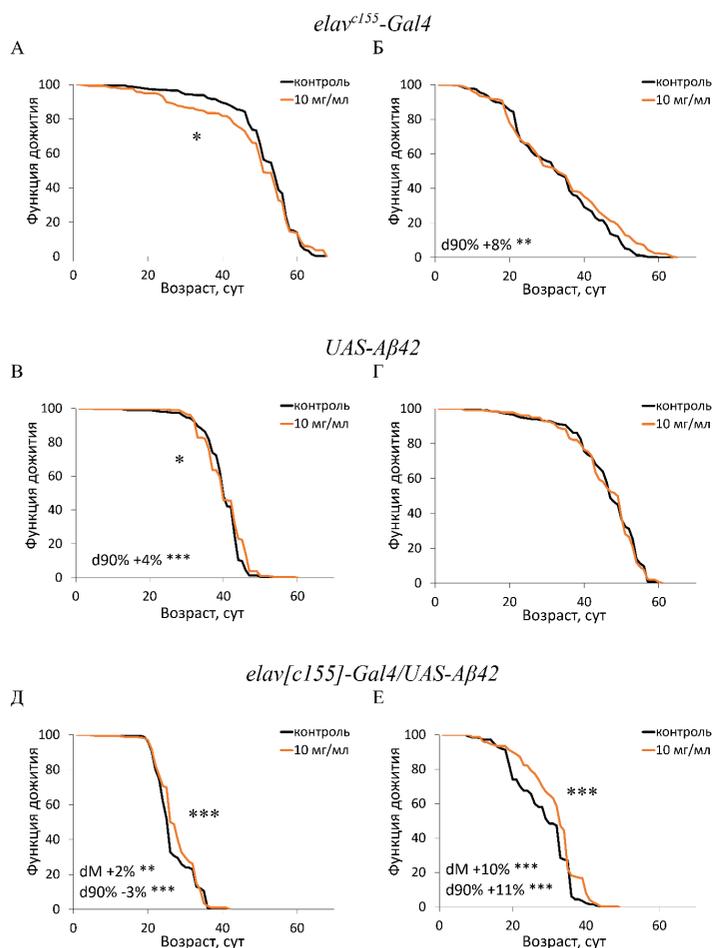


Рисунок. Влияние экстракта черноплодной рябины на продолжительность жизни самцов (А, В, Д) и самок (Б, Г, Е) дрозофил с моделью болезни Альцгеймера. dM – разница в медианной продолжительности жизни; d90 % – разница смертности в возрасте 90 %.

Условные обозначения. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.0001$ – критерий Колмогорова-Смирнова для кривых выживаемости. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.0001$ – точный критерий Фишера для различий по медианной продолжительности жизни. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.0001$ – метод Ванг-Аллисона для различий по максимальной продолжительности жизни.

Figure. The effect of chokeberry extract on the lifespan of males (A, B, D) and females (Б, Г, Е) of *Drosophila* model of Alzheimer's disease. dM – difference in median lifespan; d90 % – difference in mortality at the age of 90 %.

Symbols. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.0001$ – Kolmogorov-Smirnov test for survival curves. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.0001$ – Fisher's exact test for differences in median lifespan. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.0001$ – Wang-Allison method for differences in maximum lifespan.

модели болезни Альцгеймера, уменьшает повреждение тканей в гиппокампе за счет снижения уровней индуцибельной синтазы оксида азота (iNOS), циклооксигеназы 2 (COX-2) и фактора некроза опухоли альфа (TNF- α) [41]. В эксперименте с мышами с ускоренным старением (SAMP8) при применении комбинации метформина и цианидин-3-О- β -галактозид (Cu3Gal) из аронии *Aronia melanocarpa* было выявлено улучшение пространственного обучения и памяти мышей (значительное снижение агрегации бета-амилоида A β в головном мозге), по сравнению с контрольной группой [42].

В экспериментах на крысах показано, что антоцианы обладают низким всасыванием в желудочно-кишечном тракте (до 20 %) [43–45]. После всасывания антоцианы

в основном распределяются в мочевом пузыре и почках крыс [34, 46]. Низкую скорость всасывания антоцианов и других полифенольных соединений в плодах черноплодной рябины можно объяснить их трансформацией, модификацией путем метилирования или конъюгации с глюкуроновой кислотой [34]. Известно, что хлорогеновая и урсоловая кислоты, содержащиеся в экстракте черноплодной рябины, имеют нейропротекторные свойства, а также обладают антиоксидантной активностью, митохондриальной защитой, что говорит о их потенциале при нейродегенеративных заболеваниях, включая болезни Альцгеймера и Паркинсона [47, 48]. Все это может влиять на эффекты, полученные в ходе экспериментов по изучению влияния экстракта черноплодной рябины на продолжительность жизни дрозофил с моделью Альцгеймера.

Биомедицинские и демографические исследования показали, что самки живут дольше самцов практически у всех видов животных [49]. Это явление известно как половой разрыв в продолжительности жизни [50]. Что касается дрозофилы, Brown et al. [51] продемонстрировали более высокий уровень смертности у самцов *Canton-S* по сравнению с самками. Множественные факторы могут влиять или вызывать гендерно-зависимую продолжительность жизни, включая симметричное наследование половых хромосом, генетические различия между полами, различия в физиологии и поведении, материнские эффекты, различия в активности кишечных стволовых клеток и половой отбор, могут быть одними из основных молекулярных механизмов. Известно, что большая часть анаболизма у самок направлена на продукцию яиц [52], а ограничение питания приводит к снижению репродуктивной активности. Также известно, что самцы едят меньше, чем самки [52], что может сказываться при фармакологических и диетических обработках мух. Следовательно, манипуляции с окружающей средой, влияющие на продолжительность жизни, часто оказывают разное влияние на самцов и самок. Так и в нашем исследовании самцы и самки отреагировали по-разному на добавление в рацион экстракта аронии. Однако молекулярные механизмы таких различий в реакции самцов и самок на различные воздействия пока еще до конца не изучены.

Заключение

В проведенном исследовании было обнаружено, что этанольный экстракт черноплодной рябины (*Sorbaronia mitschurinii*) увеличивает продолжительность жизни самок и самцов линии *elav[c155]-Gal4>UAS-A β 42*, которая является моделью болезни Альцгеймера у дрозофилы. Экстракт также статистически значимо увеличивает максимальную продолжительность жизни родительских линий самок *elav[c155]-Gal4* и самцов *UAS-A β 42*. Таким образом, полученные результаты указывают на нейропротекторный

Effect of chokeberry extract on the lifespan of *Drosophila* model of Alzheimer's disease

Вариант	Пол	М (сут)	dM (%)	МК	ЛР	Ф	90% (сут)	d90% (%)	ВА	Ф	n
<i>elav¹⁵⁵-Gal4</i>											
контроль	♂	54					61				324
10 мг/мл	♂	51	-5,6	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	61	0	p > 0,05	p > 0,05	302
контроль	♀	33					50				312
10 мг/мл	♀	33	0	p < 0,05	p < 0,01	p > 0,05	54	+8	p < 0,001	p < 0,001	293
<i>UAS-Аβ42</i>											
контроль	♂	40					45				318
10 мг/мл	♂	40	0	p < 0,05	p < 0,05	p > 0,05	47	+4.4	p < 0,0001	p < 0,0001	313
контроль	♀	47					56				318
10 мг/мл	♀	49	+4,3	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	55	-1,8	p > 0,05	p > 0,05	313
<i>elav[c155]-Gal4/UAS-Аβ42</i>											
контроль	♂	26					36				323
10 мг/мл	♂	26,5	+1,9	p > 0,05	p > 0,05	p < 0,00001	35	-2,8	p < 0,0001	p < 0,001	318
контроль	♀	30					36				320
10 мг/мл	♀	33	+10	p < 0,0001	p < 0,0001	p < 0,000001	40	+11,1	p < 0,0001	p < 0,001	318

Примечание. М – медианная продолжительность жизни; 90 % – возраст 90 % смертности (максимальная продолжительность жизни); dM – разница в медианной продолжительности жизни; d90 % – разница смертности в возрасте 90 %; МК – критерий Мантеля-Кокса; ГБВ – Критерий Гехана-Бреслоу-Вилкоксона; ЛР – Логранг тест; Ф – точный критерий Фишера; ВА – тест Ванг-Аллисона.

Условные обозначения: n – количество мух; ♂ – самцы; ♀ – самки.

Note. M – median lifespan; 90 % – age of 90 % mortality (maximum lifespan); dM – difference in median lifespan; d90 % – difference in mortality at the age of 90 %; MK – Mantel-Cox criterion; ГБВ – Gehan-Breslow-Wilcoxon test; ЛР – Logrank test; Ф – Fisher's exact test; ВА – Wang-Allison test.

Symbols. n – number of flies; ♂ – males; ♀ – females.

потенциал экстракта черноплодной рябины на модели *Drosophila melanogaster* с повышенным уровнем бета-амилоида человека Аβ42.

Литература / References

- Tuso, P. J. Nutritional update for physicians: plant-based diets / P. J. Tuso, M. H. Ismail, B. P. Ha, C. Bartolotto // Perm J. – 2013. – Vol. 17, № 2. – P. 61-66.
- Leitzmann, C. Characteristics and health benefits of phytochemicals / C. Leitzmann // Forsch Komplementmed. – 2016. – Vol. 23, № 2. – P. 69-74.
- Del Rio, D. Dietary (poly)phenolics in human health: structures, bioavailability, and evidence of protective effects against chronic diseases / D. Del Rio, A. Rodriguez-Mateos, J. P. Spencer, M. Tognolini, G. Borges [et al.] // Antioxid Redox Signal. – 2013. – Vol. 18, № 14. – P. 1818-1892.
- Mekinić, I.G. Antioxidant and antimicrobial potential of phenolic metabolites from traditionally used Mediterranean herbs and spices / I. G. Mekinić, D. Skroza, I. Ljubenković, V. Katalinić, V. Šimat // Foods. – 2019. – Vol. 8, № 11.
- Platonova, E. Y. Black chokeberry (*Aronia melanocarpa*) extracts in terms of geroprotector criteria / E.Y. Platonova, M.V. Shaposhnikov, H.-Y. Lee, J.-H. Lee, K.-J. Min [et al.] // Trends in Food Science & Technology. – 2021. – Vol. 114. – P. 570-584.
- Jurendić, T. *Aronia melanocarpa* products and by-products for health and nutrition: A review / T. Jurendić, M. Ščetar // Antioxidants (Basel). – 2021. – Vol. 10, № 7.
- Denev, P. N. Bioavailability and antioxidant activity of black chokeberry (*Aronia melanocarpa*) polyphenols: *in vitro* and *in vivo* evidences and possible mechanisms of action: A review / P. N. Denev, C. G. Kratchanov, M. Ciz, A. Lojek, M. G. Kratchanova // Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety. – 2012. – Vol. 11, № 5. – P. 471-489.
- Dufour, C. Cellular antioxidant effect of an aronia extract and its polyphenolic fractions enriched in proanthocyanidins, phenolic acids, and anthocyanins / C. Dufour, J. A. Villa-Rodriguez, C. Furger, J. Lessard-Lord, C. Gironde [et al.] // Antioxidants (Basel). – 2022. – Vol. 11, № 8.
- Pilipović, K. Plant-based antioxidants for prevention and treatment of neurodegenerative diseases: phytotherapeutic potential of *Laurus nobilis*, *Aronia melanocarpa*, and celastrol / K. Pilipović, R. Jurišić Grubešić, P. Dolenc, N. Kučić, L. Juretić [et al.] // Antioxidants (Basel). – 2023. – Vol. 12, № 3.
- Daskalova, E. *Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliot fruit juice reveals neuroprotective effect and improves cognitive and locomotor functions of aged rats / E. Daskalova, S. Delchev, M. Topolov, S. Dimitrova, Y. Uzunova [et al.] // Food Chem Toxicol. – 2019. – Vol. 132. – P. 110674.
- Valcheva-Kuzmanova, S. Anxiolytic-like effect of *Aronia melanocarpa* fruit juice in rats / S. Valcheva-Kuzmanova, M. Zhelyazkova-Savova // Methods Find Exp Clin Pharmacol. – 2009. – Vol. 31, № 10. – P. 651-654.
- Tomić, M. Reduction of anxiety-like and depression-like behaviors in rats after one month of drinking *Aronia melanocarpa* berry juice / M. Tomić, Đ. Ignjatović, G. Tovilović-Kovačević, D. Krstić-Milošević, S. Ranković [et al.] // Food Funct. – 2016. – Vol. 7, № 7. – P. 3111-3120.
- Jo, A. R. Effects of aronia extract on lifespan and age-related oxidative stress in *Drosophila melanogaster* /

- A. R. Jo, J. Y. Imm // *Food Sci Biotechnol.* – 2017. – Vol. 26, № 5. – P. 1399-1406.
14. Wei, J. Anthocyanins from black chokeberry (*Aronia melanocarpa* Elliot) delayed aging-related degenerative changes of brain / J. Wei, G. Zhang, X. Zhang, D. Xu, J. Gao [et al.] // *J Agric Food Chem.* – 2017. – Vol. 65, № 29. – P. 5973-5984.
 15. Fernández-Rivas, M. Fruit and vegetable allergy / M. Fernández-Rivas // *Chem Immunol Allergy.* – 2015. – Vol. 101. – P. 162-170.
 16. Lee, H.Y. Neuroprotective effect of *Aronia melanocarpa* extract against glutamate-induced oxidative stress in HT22 cells / H. Y. Lee, J. B. Weon, G. Ryu, W. S. Yang, N. Y. Kim [et al.] // *BMC Complement Altern Med.* – 2017. – Vol. 17, № 1. – P. 207.
 17. Tsuda, L. Alzheimer's disease model system using *Drosophila* / L. Tsuda, Y. M. Lim // *Adv Exp Med Biol.* – 2018. – Vol. 1076 – P. 25-40.
 18. Iijima, K. Abeta42 mutants with different aggregation profiles induce distinct pathologies in *Drosophila* / K. Iijima, H. C. Chiang, S. A. Hearn, I. Hakker, A. Gatt [et al.] // *PLoS One.* – 2008. – Vol. 3, № 2. – P. e1703.
 19. Rekatsina, M. Pathophysiology and therapeutic perspectives of oxidative stress and neurodegenerative diseases: A narrative review / M. Rekatsina, A. Paladini, A. Piroli, P. Zis, J. V. Pergolizzi [et al.] // *Adv Ther.* – 2020. – Vol. 37, № 1. – P. 113-139.
 20. Boyd, R. J. Neuroinflammation represents a common theme amongst genetic and environmental risk factors for Alzheimer and Parkinson diseases / R. J. Boyd, D. Avramopoulos, L. L. Jantzie, A. S. McCallion // *J Neuroinflammation.* – 2022. – Vol. 19, № 1. – P. 223.
 21. Uddin, M.S. Neuroprotective role of polyphenols against oxidative stress-mediated neurodegeneration / M. S. Uddin, A. Al Mamun, M. T. Kabir, J. Ahmad, P. Jeandet [et al.] // *Eur J Pharmacol.* – 2020. – Vol. 886 – P. 173412.
 22. Yaribeygi, H. The underlying role of oxidative stress in neurodegeneration: A mechanistic review / H. Yaribeygi, Y. Panahi, B. Javadi, A. Sahebkar // *CNS Neurol Disord Drug Targets.* – 2018. – Vol. 17, № 3. – P. 207-215.
 23. Liu, Z. Oxidative stress in neurodegenerative diseases: From molecular mechanisms to clinical applications / Z. Liu, T. Zhou, A. C. Ziegler, P. Dimitrion, L. Zuo // *Oxid Med Cell Longev.* – 2017. – Vol. 2017 – P. 2525967.
 24. Afzal, M. Anthocyanins potentially contribute to defense against Alzheimer's disease / M. Afzal, A. Redha, R. Al-Hasan // *Molecules.* – 2019. – Vol. 24, № 23.
 25. Suresh, S. Anthocyanin as a therapeutic in Alzheimer's disease: A systematic review of preclinical evidences / S. Suresh, R. F. Begum, A. Singh // *Ageing Research Reviews.* – 2022. – Vol. 76 – P. 101595.
 26. Platonova, E. Y. Geroprotective effects of *Sorbaronia mitschurinii* fruit extract on *Drosophila melanogaster* / E. Y. Platonova, N. V. Zemskaya, M. V. Shaposhnikov, D. A. Golubev, D. V. Kukuman [et al.] // *Journal of Berry Research.* – 2022. – Vol. 12, № 1. – P. 73-92.
 27. Finelli, A. A model for studying Alzheimer's Aβ42-induced toxicity in *Drosophila melanogaster* / A. Finelli, A. Kelkar, H.-J. Song, H. Yang, M. Konsolaki // *Molecular and Cellular Neuroscience.* – 2004. – Vol. 26, № 3. – P. 365-375.
 28. Fleming, K. G. Criteria of learning and teaching / K. G. Fleming // *Journal of Philosophy of Education.* – 1980. – Vol. 14, № 1. – P. 39-51.
 29. Mantel, N. Evaluation of survival data and two new rank order statistics arising in its consideration / N. Mantel // *Cancer Chemother Rep.* – 1966. – Vol. 50, № 3. – P. 163-170.
 30. Wang, C. Statistical methods for testing effects on "maximum lifespan" / C. Wang, Q. Li, D. T. Redden, R. Weindruch, D. B. Allison // *Mech Ageing Dev.* – 2004. – Vol. 125, № 9. – P. 629-632.
 31. Han, S.K. OASIS 2: online application for survival analysis 2 with features for the analysis of maximal lifespan and healthspan in aging research / S. K. Han, D. Lee, H. Lee, D. Kim, H. G. Son [et al.] // *Oncotarget.* – 2016. – Vol. 7, № 35. – P. 56147-56152.
 32. Hosseinian, F. S. Saskatoon and wild blueberries have higher anthocyanin contents than other Manitoba berries / F. S. Hosseinian, T. Beta // *J Agric Food Chem.* – 2007. – Vol. 55, № 26. – P. 10832-10838.
 33. Sigurdson, G. T. Cis-trans configuration of coumaric acid acylation affects the spectral and colorimetric properties of anthocyanins / G. T. Sigurdson, P. Tang, M. M. Giusti // *Molecules.* – 2018. – Vol. 23, № 3. – P. 598.
 34. Jurikova, T. Fruits of black chokeberry *Aronia melanocarpa* in the prevention of chronic diseases / T. Jurikova, J. Mlcek, S. Skrovankova, D. Sumczynski, J. Sochor [et al.] // *Molecules.* – 2017. – Vol. 22, № 6. – P. 944.
 35. Ertan, K. Effect of sweeteners on anthocyanin stability and colour properties of sour cherry and strawberry nectars during storage / K. Ertan, M. Türkyılmaz, M. Özkan // *J Food Sci Technol.* – 2018. – Vol. 55, № 10. – P. 4346-4355.
 36. Ban, Y. UDP-sugar biosynthetic pathway: contribution to cyanidin 3-galactoside biosynthesis in apple skin / Y. Ban, S. Kondo, B. E. Ubi, C. Honda, H. Bessho [et al.] // *Planta.* – 2009. – Vol. 230, № 5. – P. 871-881.
 37. Yamaguchi, K. K. Amazon acai: chemistry and biological activities: a review / K. K. Yamaguchi, L. F. Pereira, C. V. Lamarao, E. S. Lima, V. F. da Veiga-Junior // *Food Chem.* – 2015. – Vol. 179 – P. 137-151.
 38. Phenolic content, antioxidant capacity and quality of chokeberry (*Aronia melanocarpa*) products / M.-T. Tolić, I. L. Jurčević, I. P. Krbavčić, K. Marković, N. Vahčić // *Food Technology and Biotechnology.* – 2015. – Vol. 53, № 2. – P. 171-179.
 39. Islam, M. T. Oxidative stress and mitochondrial dysfunction-linked neurodegenerative disorders / M. T. Islam // *Neurol Res.* – 2017. – Vol. 39, № 1. – P. 73-82.
 40. Fan, Z. Cyanidin 3-O-β-galactoside alleviated cognitive impairment in mice by regulating brain energy metabolism during aging / Z. Fan, H. Wen, X. Zhang, J. Li, J. Zang // *J Agric Food Chem.* – 2022. – Vol. 70, № 4. – P. 1111-1121.
 41. Lee, K. P. Anti-neuroinflammatory effects of ethanolic extract of black chokeberry (*Aronia melanocarpa* L.) in lipopolysaccharide-stimulated BV2 cells and ICR mice / K.P. Lee, N.H. Choi, H.S. Kim, S. Ahn, I. S. Park [et al.] // *Nutr Res Pract.* – 2018. – Vol. 12, № 1. – P. 13-19.

42. Wen, H. Metformin and cyanidin 3-O-galactoside from *Aronia melanocarpa* synergistically alleviate cognitive impairment in SAMP8 mice / H. Wen, H. Tian, C. Liu, X. Zhang, Y. Peng [et al.] // *Food Funct.* – 2021. – Vol. 12, № 21. – P. 10994–11008.
43. Talavéra, S. Anthocyanins are efficiently absorbed from the stomach in anesthetized rats / S. Talavéra, C. Felgines, O. Texier, C. Besson, J. L. Lamaison [et al.] // *J Nutr.* – 2003. – Vol. 133, № 12. – P. 4178–4182.
44. Talavéra, S. Anthocyanins are efficiently absorbed from the small intestine in rats / S. Talavéra, C. Felgines, O. Texier, C. Besson, C. Manach [et al.] // *J Nutr.* – 2004. – Vol. 134, № 9. – P. 2275–2279.
45. Kay, C. D. Anthocyanins exist in the circulation primarily as metabolites in adult men / C. D. Kay, G. J. Mazza, B. J. Holub // *J Nutr.* – 2005. – Vol. 135, № 11. – P. 2582–2588.
46. Kirakosyan, A. Tissue bioavailability of anthocyanins from whole tart cherry in healthy rats / A. Kirakosyan, E. M. Seymour, J. Wolforth, R. McNish, P.B. Kaufman [et al.] // *Food Chem.* – 2015. – Vol. 171 – P. 26–31.
47. Chen, C. Oleanolic acid and ursolic acid: therapeutic potential in neurodegenerative diseases, neuropsychiatric diseases and other brain disorders / C. Chen, Q. Ai, A. Shi, N. Wang, L. Wang [et al.] // *Nutr Neurosci.* – 2023. – Vol. 26, № 5. – P. 414–428.
48. Ren, Y. Potential benefits of black chokeberry (*Aronia melanocarpa*) fruits and their constituents in improving human health / Y. Ren, T. Frank, G. Meyer, J. Lei, J. R. Grebenc [et al.] // *Molecules.* – 2022. – Vol. 27, № 22.
49. Austad, S. N. Sex differences in lifespan / S. N. Austad, K. E. Fischer // *Cell Metab.* – 2016. – Vol. 23, № 6. – P. 1022–1033.
50. Marais, G. A. B. Sex gap in aging and longevity: can sex chromosomes play a role? / G. A. B. Marais, J. M. Gaillard, C. Vieira, I. Plotton, D. Sanlaville [et al.] // *Biol Sex Differ.* – 2018. – Vol. 9, № 1. – P. 33.
51. Brown, E. J. The Y chromosome may contribute to sex-specific ageing in *Drosophila* / E.J. Brown, A.H. Nguyen, D. Bachtrog // *Nat Ecol Evol.* – 2020. – Vol. 4, № 6. – P. 853–862.
52. Partridge, L. Dietary restriction in *Drosophila* / L. Partridge, M. D. Piper, W. Mair // *Mech Ageing Dev.* – 2005. – Vol. 126, № 9. – P. 938–950.

Благодарность (госзадание)

Исследования выполнены в рамках государственного задания Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме «Генетические и функциональные исследования эффектов геропротекторных интервенций на модели *Drosophila melanogaster*» № 122040600022-1.

Информация об авторах:

Земская Надежда Владимировна – младший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 56781497800; <https://orcid.org/0000-0002-8746-0020> (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: zemskaya@ib.komisc.ru).

Пакшина Наталья Ришатовна – младший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 57222155424; <https://orcid.org/0000-0003-2076-0755> (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: pakshina.n.r@ib.komisc.ru).

Платонова Елена Юрьевна – инженер-исследователь Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 57217200914; ORCID 0000-0002-4632-2385 (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: platonova.e.u@ib.komisc.ru).

Шапошников Михаил Вячеславович – доцент, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 7004704906, <https://orcid.org/0000-0002-4625-6488> (167000, Российская Федерация, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: shaposhnikov@ib.komisc.ru).

Москалев Алексей Александрович – доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, заведующий лабораторией геропротекторных и радиопротекторных технологий Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; ведущий научный сотрудник Института молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта; Scopus Author ID 7003730453, <https://orcid.org/0000-0002-3248-1633> (167000, Российская Федерация, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; 119991, Российская Федерация, г. Москва, ул. Вавилова, д. 32; e-mail: amoskalev@ib.komisc.ru).

About the authors:

Nadezhda V. Zemskaya – Junior Researcher at the Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID: 56781497800; <https://orcid.org/0000-0002-8746-0020> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: zemskaya@ib.komisc.ru).

Natalya R. Pakshina – Junior Researcher at the Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID: 57222155424; <https://orcid.org/0000-0003-2076-0755> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: pakshina.n.r@ib.komisc.ru).

Elena Yu. Platonova – Research Engineer at the Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID: 57217200914, <https://orcid.org/0000-0002-4632-2385> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: platonova.e.u@ib.komisc.ru).

Mikhail V. Shaposhnikov – Candidate of Sciences (Biology), Leading Researcher at the Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID: 7004704906; <https://orcid.org/0000-0002-4625-6488> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: shaposhnikov@ib.komisc.ru).

Alexey A. Moskalev – Professor, Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Doctor of Sciences (Biology), Head of the Laboratory of Geroprotective and Radioprotective Technologies, Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID: 7003730453; <https://orcid.org/0000-0002-3248-1633> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: amoskalev@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

Земская, Н. В. Исследование нейропротекторных свойств экстракта черноплодной рябины (**Sorbaronia mitschurinii*) у линии *Drosophila melanogaster*, моделирующей болезнь Альцгеймера / Н. В. Земская, Н. Р. Пакшина, Е. Ю. Платонова, М. В. Шапошников, А. А. Москалев // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2023. – № 6 (64). – С. 86–93.

For citation:

Zemskaya, N. V. Issledovanie nejroprotektornykh svojstv ekstrakta chernoplodnoj ryabiny (**Sorbaronia mitschurinii*) u linii *Drosophila melanogaster*, modeliruyushchej bolezni' Al'cgejmernykh [Exploring the neuroprotective effects of chokeberry (**Sorbaronia mitschurinii*) extract on *Drosophila melanogaster* model of Alzheimer's disease] / N. V. Zemskaya, N. R. Pakshina., E. Yu. Platonova, M. V. Shaposhnikov, A. A. Moskalev // Proceedings of the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2023. – № 6 (64). – P. 86–93.

Дата поступления статьи: 21.08.2023

Прошла рецензирование: 25.08.2023

Принято решение о публикации: 08.09.2023

Received: 21.08.2023

Reviewed: 25.08.2023

Accepted: 08.09.2023

Исследование геропротекторных и радиопротекторных эффектов берберина и трихостатина А на модели *Drosophila melanogaster*

Н.С. Уляшева*, Е.Н. Прошкина*,
М.В. Шапошников*, А.А. Москалев*,**

* Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар

** Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН,
г. Москва

uliasheva.n.s@ib.komisc.ru
proshkina.e.n@ib.komisc.ru
shaposhnikov@ib.komisc.ru
amoskalev@ib.komisc.ru

Аннотация

Поиск препаратов, влияющих на замедление темпов старения и стимуляцию радиостойчивости, является актуальной задачей биологии, экологии и медицины. В данной работе изучены эффекты влияния трихостатина А и берберина на продолжительность жизни, устойчивость к прооксиданту параquat и острому гамма-излучению плодовой мушки *Drosophila melanogaster*. Трихостатин А оказал более выраженный геропротекторный эффект, увеличив продолжительность жизни дрозофил на 3–9 %. Однако повышение радиостойчивости наблюдали только после применения берберина у самцов. Их медианная выживаемость после действия гамма-излучения увеличилась на 25 %. Трихостатин А, напротив, повысил чувствительность мух к генотоксическому воздействию гамма-излучения, снизив выживаемость на 7–17 %.

Ключевые слова:

продолжительность жизни, стрессоустойчивость, радиостойчивость, гамма-излучение, трихостатин А, берберин, *Drosophila melanogaster*

Введение

Старение представляет собой биологический процесс, характеризующийся снижением биологических функций организма и потерей устойчивости к стрессорам [1]. Организм перестает поддерживать постоянство внутреннего состояния, в результате чего становится более восприимчивым к повреждающим воздействиям и развитию возрастных патологических процессов, обуславливающих ухудшение состояния здоровья и дальнейшее нарастание темпов старения. В конечном итоге это приводит к гибели

Investigation of geroprotective and radioprotective effects of berberine and trichostatin A on the model of *Drosophila melanogaster*

N. S. Ulyasheva*, E. N. Proshkina*,
M. V. Shaposhnikov*, A. A. Moskalev*,**

* Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar

** Institute of Molecular Biology named after V.A. Engelhardt of the Russian Academy of Sciences, Moscow

uliasheva.n.s@ib.komisc.ru
proshkina.e.n@ib.komisc.ru
shaposhnikov@ib.komisc.ru
amoskalev@ib.komisc.ru

Abstract

The search for drugs that slow down the rate of aging and stimulate radioresistance is an urgent task of biology, ecology, and medicine. In this work we have studied the effects of trichostatin A and berberine on the lifespan, resistance to the paraquat prooxidant and acute gamma irradiation of the *Drosophila melanogaster* fruit fly. Trichostatin A demonstrated a better geroprotective effect, increasing the *Drosophila* lifespan by 3–9 %. However, an increase in radioresistance was observed only after the application of berberine in males. Their median survival after gamma irradiation increased by 25 %. Trichostatin A, on the contrary, increased the sensitivity of flies to gamma irradiation genotoxic effects, reducing the survival by 7–17 %.

Keywords:

lifespan, stress resistance, radioresistance, gamma radiation, trichostatin A, berberine, *Drosophila melanogaster*

[2, 3]. Таким образом, продолжительность жизни (далее – ПЖ) организма тесно связана с его стрессоустойчивостью.

Ионизирующие излучения и прооксиданты оказывают значительное влияние на длительность жизни и темпы старения, вызывая изменения на всех уровнях организации, начиная с молекулярного. Они могут непосредственно повреждать макромолекулы, способствуют индукции нестабильности генома и изменению паттернов генной экспрессии, вызывают митохондриальную дисфункцию

и метаболические нарушения, что приводит к выраженному токсическому эффекту на уровне тканей и органов. Реакция на эти факторы отражает общую жизнеспособность организма [4–6].

Поиск средств, замедляющих темпы старения и стимулирующих стрессо- и радиоустойчивость, является актуальной задачей в настоящее время. Наиболее доступным способом замедления темпов старения представляется применение веществ, которые могут воздействовать на скорость старения и повышать сопротивляемость организма негативным воздействиям. Ранее были описаны вещества, которые являются потенциальными геропротекторами и антимутагенами [7]. Примерами таких веществ являются берберин и трихостатин А.

Берберин – хорошо изученный природный алкалоид, для которого описано потенциальное действие против старения и развития ряда возрастзависимых заболеваний [8–11]. Он обладает антиоксидантной активностью [12], противоопухолевыми свойствами [13–15], обезболивающим [16] и противовоспалительным [17] действиями. Его биологические эффекты опосредованы несколькими сигнальными путями, включая NRF2/KEAP1, SIRT1, AMPK, IRS/PI3K/Akt/mTORC1, PTEN, GSK-3, NF-κB, JAK/STAT, MAPK [8, 10, 17–19], а также регуляцией метилирования ДНК и активности микроРНК [17, 19, 20].

Трихостатин А является ингибитором гистондеацетилазы (HDAC) классов I и II и способен влиять на функционирование хроматина через ацетилирование гистонов, а также регулировать экспрессию микроРНК [21, 22]. Известно, что препараты, воздействующие на эпигенетические механизмы, включая ингибиторы HDAC, могут влиять на скорость старения организма и являются потенциальными средствами для лечения возраст-зависимых заболеваний [23].

Ранее проведенные исследования показали положительное действие берберина и трихостатина А на ПЖ дрозофил и других модельных животных [24–30], но влияние данных веществ на устойчивость организма к генотоксическим факторам не описано. В данной работе мы исследовали влияние берберина и трихостатина А на продолжительность жизни и устойчивость *Drosophila melanogaster* к γ-излучению и прооксиданту параквату.

Материалы и методы

Линия *Drosophila melanogaster* и условия содержания

Исследование проводили на мухах линии дикого типа Canton-S (#64349), полученной из Дрозофилиного центра Университета Индианы (Блумингтон, США). Для каждого варианта эксперимента отбирали по 120–150 особей каждого пола в течение 24 ч после вылупления имаго. В эксперименте использовали самцов и оплодотворенных самок.

Для содержания дрозофил применяли климатические камеры Binder KBF720-ICH (Binder, Германия). Особей содержали при температуре +25 °С, относительной влажности воздуха 60 % и 12-часовом режиме освещения. Состав питательной среды был адаптирован из работы Xia и de Belle [31]: вода – 1 л, кукурузная мука – 92 г, сухие дрожжи – 32.1 г, агар-агар – 5.2 г, глюкоза – 136.9 г.

Исследуемые вещества

В эксперименте применяли растворы берберина (B3251, Sigma-Aldrich, США) в концентрациях 1; 10; 50; 100; 500; 1000; 5000 мкмоль/л и трихостатин А (T1952, Sigma-Aldrich, США) в концентрациях 0.1; 1; 10; 100 мкмоль/л. В качестве растворителя использовали 0.2 %-ный диметилсульфоксид (DMSO, D2650, Sigma-Aldrich, США) согласно рекомендациям изготовителя. Для DMSO в такой концентрации возможен токсичный эффект, но он не приводит к острой летальности у дрозофилы [32].

При анализе ПЖ исследуемые вещества наносили на поверхность питательной среды в объеме 30 мкл на пробирку в течение всей жизни имаго. В качестве контроля использовали 0.2 % DMSO. В случае изменения устойчивости к параквату и гамма-излучению вещества давали в течение первых 15 сут жизни имаго.

Анализ продолжительности жизни

Для каждого эксперимента дрозофил собирали в течение 24 ч после вылета имаго из куколок. С использованием углекислотной анестезии (Genesee Scientific, США) мух усыпляли, сортировали по полу и рассаживали в пробирки по 30 особей. Начиная с первого дня жизни имаго ежедневно вели подсчет числа умерших особей, два раза в неделю мух переносили на свежую среду.

Результаты представляли в виде кривых выживаемости Каплана-Майера и рассчитывали медианную ПЖ (длительность жизни наиболее типичных представителей выборки) и возраст 90 % смертности (показатель максимальной ПЖ). Для сравнения функций дожития использовали критерии Колмогорова-Смирнова [33] и Мантеля-Кокса [34]. Для оценки достоверности различий по медианной ПЖ применяли критерий Гехана-Бреслоу-Вилкоксона [35]. Для оценки статистической значимости различий возраста 90 % смертности использовали метод Ванг-Аллисона [36]. Обработку данных проводили с помощью программы Statistica, версия 6.1 (StatSoft, США), статистической среды R, версия 2.15.1 (The R Foundation) и онлайн-приложения OASIS 2 (Online application for survival analysis) [37].

Обработка паракватом

При проведении эксперимента мух содержали на среде, содержащей 2 % агар-агара и 5 % сахарозы и 20 ммоль/л параквата (#856177, Sigma-Aldrich). В эксперименте использовали мух в возрасте 15 сут. Мухи находились в стресс-индуцируемых условиях до конца жизни. Для оценки динамики гибели мушек по одной рассаживали в стеклянные капилляры диаметром 5 мм и анализировали в мониторе локомоторной активности DAM (*Drosophila* Activity Monitor, Trikinetics, США). Данные активности от отдельных мух были объединены в 30-минутные периоды и проанализированы. Погибших мух идентифицировали по полному отсутствию локомоторной активности. На основании полученных данных были построены кривые выживаемости. На каждый экспериментальный вариант анализировали по 32 особи в трех биологических повторностях.

Условия облучения

В возрасте 15 сут дрософил облучали в дозе 800 Гр с использованием γ -источника с Cs-137 «Исследователь» (СССР). При мощности дозы 0.74 Гр/мин продолжительность облучения составила 18 ч. Выбрана доза 800 Гр, так как она значительно снижает выживаемость имаго самцов и самок дрософил без острого летального эффекта. После облучения мух помещали на стандартную питательную среду без добавления исследуемых веществ.

Анализ экспрессии генов стресс-ответа

Оценку транскрипционной активности генов стресс-ответа проводили с применением метода ПЦР «в реальном времени» с этапом обратной транскрипции. Для каждого варианта эксперимента отбирали 10 особей каждого пола, которых предварительно содержали на среде с 0.2 % DMSO (контроль) или исследуемыми веществами в течение 15 сут.

РНК выделяли с помощью набора Aurum Total RNA Mini (Bio-Rad, США) в соответствии с инструкциями производителя. Концентрацию РНК измеряли с помощью набора для анализа РНК Quant-iT (Invitrogen, США) в соответствии с инструкциями производителя. кДНК была синтезирована в соответствии с набором для синтеза кДНК iScript (Bio-Rad, Hercules, CA, США) из полученного раствора РНК. Реакционную смесь для ПЦР-реакции готовили на основе смеси qPCRmix-NC SYBR (Евроген, Россия) и праймеров (Евроген, Россия) (табл. 1). ПЦР проводили в амплификаторе CFX96 (Bio-Rad, США) по следующей программе: (1) 95 Выбрана °C в течение 5 мин, (2) 95 °C в течение 10 сек, (3) 60 °C в течение 10 сек, (4) второй-третий этапы повторялись 49 раз, (5) стадия плавления ДНК. Экспрессию исследуемых генов рассчитывали относительно экспрессии референсных генов β -Tubulin, RpL32, EF1a. Обработку данных осуществляли с помощью программного обеспечения CFX Manager 3.1 (Bio-Rad, США) и программы Statistica, версия 6.1 (StatSoft, США). Эксперименты проводили в трех биологических и трех технических повторностях.

Таблица 1

Праймеры генов контроля клеточного стресс-ответа

Table 1

Primers of genes controlling the cellular stress response

Ген	Прямой праймер	Обратный праймер
β -Tubulin	GCAACTCCACTGCCATCC	CTGTCTCTCTCCGAACT
RpL32	GAAGCGCACCAAGCACTTCATC	CGCCATTTGTGCGACAGCTTAG
EF1a	AGGGCAAGAAGTAGCTGGTTTGC	GCTGCTACTACTGCGTGTGTGTTG
D-Gadd45 (гомолог (GADD45))	AAGTCGCGCACAGATACTCACG	AAGTCGCGCACAGATACTCACG
Rrp1 (гомолог APE1)	AGGATGGTCTGCAAGTTGATTGACC	CGTTTGGCGCACTTG6TTTCTCTG
mus 210	AGAAGACGGTGCATTGAGATTGC	ATGGGATGACAAGCGCCTTGATG
Brca2	CAACCGAAGCAAGGCAGGATTC	TCTGCCATAGTTCTGGACCTTCC
okr	AGTCGGCCGAGAAGCATTTCAC	GCAGCGTTTACACTTGAGCTTG
Ku80	AGCTTCAGAAATGTCGCAACTACC	TCGTTGAAATCGAAGAGCAGGAG
Sod1	TGCACGAGTTCCGGTGCACAACAC	TCCTTGCCATACGGATTGAAGTGC
Prx5	CCGATGAGCTGAAGTCCAAG	TTGCCGTTCTCCACCACCAG
Hsp68	TGGGCACATTCGATCTCACTGG	TAACGTGATCTTGGGCACTCC
Hsp 83	TCAAAGTGTGAGGGGCGAGAGG	ACGCCAGTGAGATCGAATGTGC
Atg1	AGACTCTTCTCCTGCAACTAGC	GCTTGAGATCAGATGCACAATTC
Atg5	CTCGTCAAGCTCAACTCCAAGG	GTTGACCAATCCCAGCCAAAGC
Ire1	GACAGTGAGGACAGCCGAATTATC	GCGATTGCGGATCCTGTGTATC

Результаты и их обсуждение

Влияние берберина и трихостатина А на продолжительность жизни дрософил

Мы проанализировали изменение ПЖ дрософил при применении широкого спектра концентраций берберина (1-5000 мкмоль/л) и трихостатин А (0.1-100 мкмоль/л) на протяжении всей жизни.

Трихостатин А оказал положительное влияние на длительность жизни дрософил. Он увеличивал медианную ПЖ самцов на 2-5 % ($p < 0.001$) и возраст 90 % смертности на 2 % ($p < 0.001$) при концентрациях вещества 0.1, 1 и 100 мкмоль/л. У самок показаны более значительные изменения при добавлении 0.1, 1 и 10 мкмоль/л трихостатина А - увеличение медианной ПЖ на 3-9 % ($p < 0.001$) и показателя максимальной ПЖ - на 8% ($p < 0.001$).

Природное соединение берберин оказало положительное действие только на самок дрософил, увеличив их медианную ПЖ на 2-3 % ($p < 0.01$) и возраст 90 % смертности на 1 % ($p < 0.01$). У самцов результаты были статистически незначимы ($p > 0.05$) или связаны с укорочением жизни (табл. 2, рис. 1).

Влияние берберина и трихостатина А на устойчивость дрософил к параквату и гамма-излучению

Мы оценили влияние берберина и трихостатина А на устойчивость дрософил к стрессорам: прооксиданту параквату в концентрации 20 ммоль/л и гамма-излучению в дозе 800 Гр. Для исследования выбрали концентрации изучаемых веществ, показавшие наибольший положительный эффект на ПЖ.

Берберин и трихостатин А преимущественно не оказывали влияния на выживаемость самок в условиях воздействия параквата. Однако берберин в концентрации 1000 мкмоль/л снизил медианную выживаемость самцов на 8-10 % ($p < 0.01$) и максимальную - на 6 % ($p < 0.05$).

Берберин в концентрациях 10 и 1000 мкмоль/л увеличил медианную выживаемость самцов на 25 % ($p < 0.001$) после острого действия гамма-излучения. В то же время трихостатин А повысил чувствительность самцов к генотоксическому воздействию, снизив выживаемость на 9-17 % ($p < 0.001$) (рис. 2). Действие берберина на радиустойчивость самок оказалось статистически незначимым ($p > 0.05$), а трихостатин А снизил их выживаемость на 7 % ($p < 0.01$).

Изменение экспрессии генов стресс-ответа у дрософил после обработки берберинном и трихостатином А

У мух, потреблявших берберин и трихостатин А анализировали экспрессию генов, участвующих в стресс-ответе, включая гены антиоксидантной защиты (*Prx5*, *Sod2*), гены ответа на повреждение ДНК и репарации ДНК (*Gadd45*, *Rrp1*, *mus210*, *Brca2*, *okr*, *Ku80*), а также генов протеостаза (*Hsp68*, *Hsp83*, *Atg1*, *Atg5*, *Ire1*).

Берберин повышал активность гена *Hsp68*, кодирующего белок теплового шока 68, у самцов и самок в 2.6 и 1.7 раз ($p < 0.05$) соответственно. Кроме того, у самок наблюдалась активация транскрипции генов аутофагии *Atg1* и *Atg5*

Таблица 2
 Параметры продолжительности жизни самцов и самок *Drosophila melanogaster* при обработке бербериним и трихостатином А
 Table 2
 Lifespan parameters of *Drosophila melanogaster* males treated with berberine and trichostatin A

Вещество	С	Повторность	Самцы			Самки		
			М	90%	N	М	90%	N
Берберин	0 (DMSO)	1	56	66	159	63	69	147
	1		52	63*	129	63*	70	202
	10		55	63	149	59*	69	147
	100		56	64	146	60	69	157
	500		55	63	141	57*	69	144
	1000		55*	64	145	62	72**	134
	5000		56	63	113	60	69	126
	0 (DMSO)	2	56	63	136	57	66	142
	1		56	63	138	59	67	148
	10		56	63	142	61***	71***	150
	100		53	63	126	56	65	144
	500		53*	63	144	59	67	146
	1000		56*	63	147	59*	70*	153
	5000		56*	63	150	59	70*	149
	0 (DMSO)	3	57	64	154	60	71	148
	1		67	64	141	61	70	145
10	56		64	133	61	71	144	
100	56		64	138	64***	71	150	
500	57		64	148	64**	72**	144	
1000	58		64	148	64***	72**	149	
5000	56		64	151	64***	71*	148	
Трихостатин А	0 (DMSO)	1	56	63	157	59	66	159
	0.1		60	62	215	63	64	163
	1		56	63	147	60	68	156
	10		57**	63**	156	60*	66	159
	100		57**	63	157	59	66	149
	0 (DMSO)	2	57	61	146	57	66	142
	0.1		57	64	153	64	65	161
	1		57	64	153	60	68	152
	10		53	64	148	64***	71	147
	100		57*	64	141	57	68	143

Примечание. С - концентрация (мкмоль/л); М - медианная ПЖ (сут); 90 % - время 90 % смертности (сут); N - количество особей в выборке. При сравнении времени 90 % смертности использовали метод Ванг-Аллисона, для медианной выживаемости - критерии Гехана-Бреслоу-Вилкоксона и Мантеля-Кокса.

Условные обозначения. Различия с контролем достоверны при * - $p < 0.05$; ** - $p < 0.01$, *** - $p < 0.001$.

Note. С - concentration ($\mu\text{M/l}$); M - median lifespan (days); 90 % - time of 90 % mortality (days); N - a number of individuals in a sample. When comparing the time of 90 % mortality, the Wang-Allison method was used; for median survival, the Gehan-Breslow-Wilcoxon and Mantel-Cox tests were used.

Symbols. Differences with a control are significant at * - $p < 0.05$, ** - $p < 0.01$, *** - $p < 0.001$.

и гена ответа на стресс эндоплазматической сети *Ire1* в 1.3-1.5 раз ($p < 0.05$) после потребления этого вещества.

Трихостатин А активировал ген ответа на повреждение *Gadd45* у самцов и самок, а также гены репарации ДНК *Mus210*, *Brc2*, *Ku80* у самок в 1.5-3.0 раза ($p < 0.05$). Но у самцов наблюдалось подавление экспрессии *Ku80* после применения этого вещества. В то же время действие трихостатина А на активность генов протеостаза оказалось противоположным у особей разного пола. У самок наблюдали повышение их активности, а у самцов - снижение, кроме гена *Hsp68*, который активировался у всех дрозофил в 2.1-

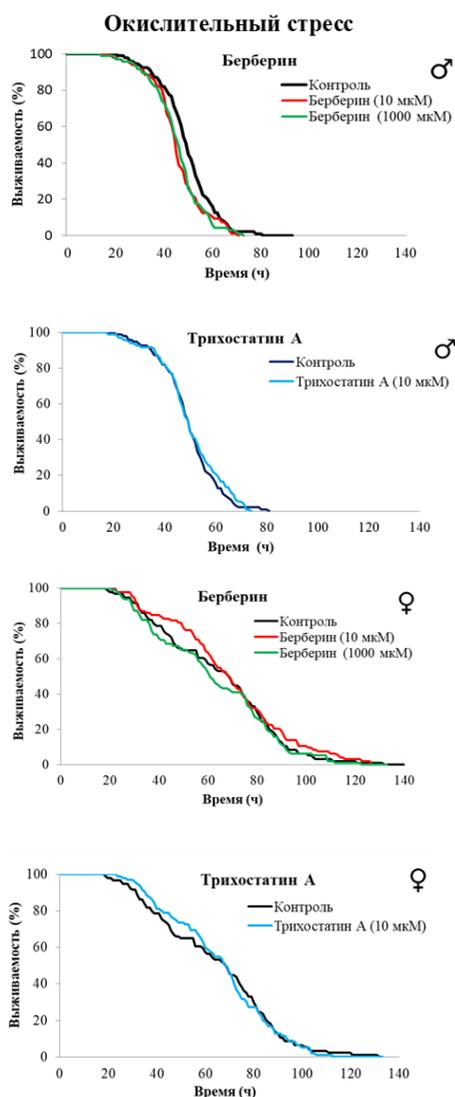


Рисунок 1. Влияние берберина и трихостатина А на продолжительность жизни *Drosophila melanogaster*.

Условные обозначения. * - $p < 0.05$; ** - $p < 0.01$; *** - $p < 0.001$.

Figure 1. Effect of berberine and trichostatin A on the lifespan of *Drosophila melanogaster*.

Symbols. * - $p < 0.05$, ** - $p < 0.01$, *** - $p < 0.001$.

2.2 раза ($p < 0.05$). Положительный эффект также был выявлен у самок в отношении гена *Sod2* ($p < 0.05$) (рис. 3).

В данном исследовании *in vivo* были сопоставлены эффекты берберина и трихостатина А на ПЖ *Drosophila melanogaster*, а также впервые изучено влияние этих веществ на устойчивость дрозофил к острому гамма-излучению и прооксиданту параквату.

Положительное действие выбранных нами препаратов было показано ранее на различных модельных организмах. Берберин увеличивал длительность жизни дрожжей [27], мышей [27] и дрозофил [24, 25]. Трихостатин А также показал положительное влияние на ПЖ нематод [28], дрозофил [26] и мышей [29, 30]. В нашей работе мы подтвердили их герпротекторное действие, оба препарата продлили жизнь дрозофил, но более выраженный эффект был получен для трихостатина А, который увеличил ПЖ на 3-9 %. Различия в эффектах этих двух соединений могут быть обусловлены их разной биодоступностью [38, 39].

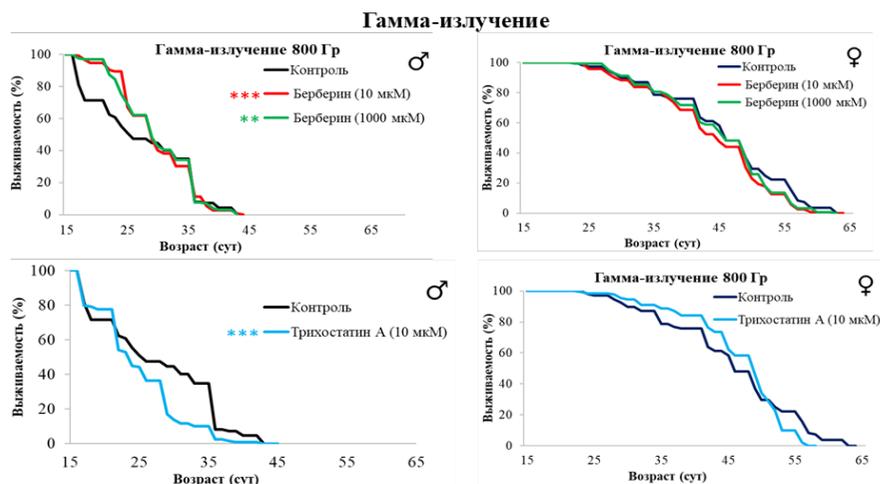


Рисунок 2. Влияние берберина и трихостатина А на устойчивость дрозophil к прооксиданту параквату и гамма-излучению.

Условные обозначения. * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.

Figure 2. The effect of berberine and trichostatin A on the resistance of *Drosophila* to the paraquat prooxidant and gamma irradiation.

Symbols. * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.

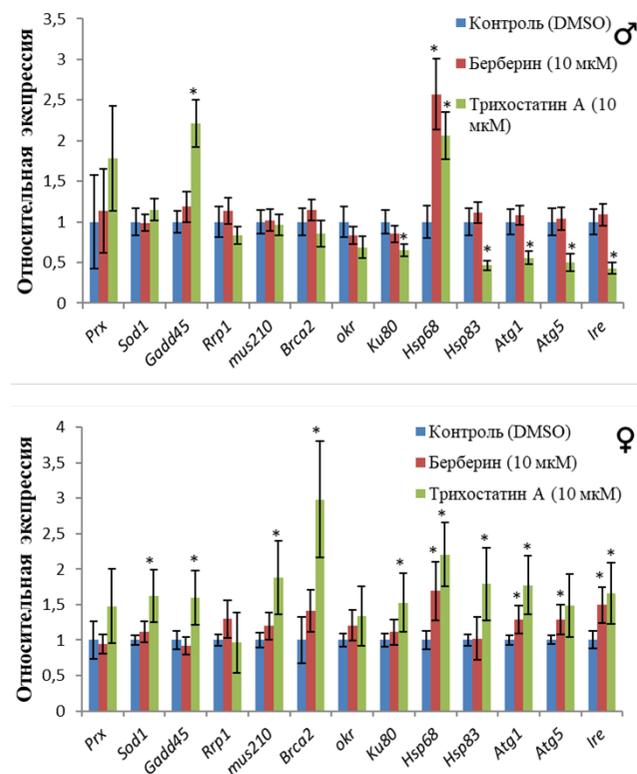


Рисунок 3. Влияние берберина и трихостатина А на экспрессию генов стресс-ответа.

Условные обозначения. * – $p < 0.05$ по U-критерию Манна-Уитни.

Figure 3. The effect of berberine and trichostatin A on the expression of stress response genes.

Symbols. * – $p < 0.05$ according to the Mann-Whitney U-test.

Ионизирующие излучения являются одним из факторов, приводящих к повреждениям ДНК, образованию промежуточных продуктов репарации, мутациям [40]. Кроме того, они вызывают спектр эпигенетических изменений, вносящих вклад в состояние генетической нестабильности (изменение экспрессии генов, ацетилирования гистонов или паттернов метилирования ДНК) [41]. Паракват также способен нарушать целостность и стабильность генома,

опосредованно через индукцию свободных радикалов. Он вызывает выраженную митохондриальную токсичность, индуцирует апоптоз, перекисное окисление липидов и тяжелое вторичное воспаление [42, 43].

Согласно данным литературы, выбранные нами препараты – берберин и трихостатин А – оказывают защитное действие на клетки и организм в целом и могут стимулировать внутренние компенсаторные механизмы. В частности, трихостатин А способен активировать внутриклеточный сигнальный путь Akt/Nrf2 и усилить антиоксидантную защиту в раковых клетках HeLa и HepG2 [44], а его положительное влияние на продолжительность жизни дрозophil может быть

связано с активацией уровня экспрессии генов белков теплового шока [26, 45]. В исследовании на мышах трихостатин А оказывает кардиопротекторное действие, через активацию сигнального пути FoxO3a и белков антиоксидантной защиты (SOD2, каталазы) [46]. Берберин повышал выживаемость дрозophil при высокой температуре [25]. У мышей этот алкалоид подавлял окислительный стресс и воспаление посредством сигнальных путей, включая NF- κ B, AMPK и Nrf2 [47, 48]. В то же время имеются экспериментальные данные, указывающие на повышение чувствительности раковых клеток человека к ультрафиолетовому и ионизирующему излучению после обработки трихостатином [49–52] и берберинном [53].

Мы предположили, что оба вещества повысят выживаемость особей *Drosophila melanogaster* при воздействии параквата и гамма-излучения. Однако положительное действие оказал только берберин на радиостойкость самцов дрозophil, увеличив данный показатель на 25%. Трихостатин А, напротив, снижал выживаемость дрозophil после действия острого гамма-излучения на 17%.

Для выяснения возможных молекулярных механизмов, обуславливающих наблюдаемые эффекты берберина и трихостатина А на уровне организма, мы оценили изменение экспрессии генов, вовлеченных в механизмы стресс-ответа, после применения веществ. Берберин преимущественно активировал гены протеостаза, особенно *Hsp68*. Продукт этого гена является одним из белков теплового шока – важных регуляторов ПЖ организма и ответа на повреждающие факторы. Они противодействуют накоплению аномальных белков, последствиям окислительного стресса и модулируют апоптоз (активируют его в случае избытка поврежденных макромолекул, либо обеспечивают выживание в стрессовых условиях) [54]. Повышенная экспрессия гена *Hsp68* у дрозophil связана с долгожительством [55]. Тем не менее в некоторых моделях *in vitro* и *in vivo* берберин, напротив, подавлял гены и белки теплового шока и аутофагии [56–58].

Трихостатин А повышал экспрессию гена ответа на повреждение ДНК *Gadd45* и генов, отвечающих за разные механизмы репарации ДНК. Эффект в большей степени проявлялся у самок, для которых также был отмечен и больший эффект на ПЖ. В экспериментах на клеточных культурах ранее была установлена способность данного вещества стимулировать клеточный ответ на повреждение ДНК через ингибирование деацетилаз и изменение конформации хроматина [59–62]. Стоит отметить, что повышенная экспрессия генов репарации ДНК (включая *Gadd45*) может быть связана с продлением жизни организма [63, 64]. При этом она сопровождается выраженным повышением радиочувствительности [65]. Возможно, что негативный эффект трихостатина А на устойчивость к острому гамма-излучению отчасти обусловлен избыточной активацией и нарушением баланса систем ответа на повреждение ДНК.

У самок, получавших трихостатин А, также наблюдалась активация гена антиоксидантной защиты *Sod1* и генов протеостаза. Ранее в исследованиях на дрозофиле было показано, что трихостатин А через регуляцию ацетилирования гистонов способен стимулировать экспрессию генов, связанных с ответом на повреждение белков, например *Hsp22* и *Hsp70* [26, 45], что также подтверждают полученные данные на культурах клеток человека [66].

В то же время трихостатин А оказывал разнонаправленное действие на экспрессию большинства анализируемых генов стресс-ответа у самцов и самок, и схожую тенденцию для радиостойкости дрозофил. Половые различия могут быть обусловлены взаимодействием ингибитора HDAC с гормонами, регулирующими размножение и развитие организма. Например, в исследованиях на грызунах описана обратная связь между эпигенетическими модификациями и половыми гормонами (эстрадиолом и лютеинизирующим гормоном), которая определяет состояние здоровья и старение [67, 68]. Также установлено, что ацетилирование и деацетилирование гистонов важны для регуляторной активности ювенильного гормона у дрозофилы, а трихостатин А способен влиять на экспрессию ряда генов, опосредующих действие этого гормона [69].

Таким образом, нами показаны потенциальные геро- и радиопротекторные эффекты трихостатина А и берберина на модели *D. melanogaster*. Трихостатин А оказал положительное влияние на длительность жизни дрозофил, но повысил их чувствительность к острому гамма-излучению. Берберин при небольшом увеличении продолжительности жизни значительно повысил выживаемость самцов при радиационном воздействии.

Литература / References

1. Da Costa, J. P. A synopsis on aging-theories, mechanisms and future prospects / J. P. da Costa, R. Vitorino, G. M. Silva [et al.] // Ageing Res Rev. – 2016. – Vol. 29. – P. 90–112.
2. Moskalev, A. A. Genetics and epigenetics of aging and longevity / A. A. Moskalev, A. M. Aliper, Z. Smit-McBride [et al.] // Cell Cycle. – 2014. – Vol. 13. – № 7. – P. 1063–77.
3. Dues, D. J. Aging causes decreased resistance to multiple stresses and a failure to activate specific stress response pathways / D. J. Dues, E. K. Andrews, C. E. Schaar [et al.] // Aging (Albany NY). – 2016. – Vol. 8. – № 4. – P. 777–95.
4. Marion, J. The effects of radiation on the longevity of female *Drosophila subobscura* / J. Marion, Lamb // Journal of Insect Physiology. –1964. –Vol. 10. – № 3. – P. 487–497.
5. Gaman, L. Can ageing be slowed: Hormetic and redox perspectives / L. Gaman, I. Stoian, V. Atanasiu // J Med Life. –2011. – Vol. 4. – № 4. – P. 346–51.
6. Belyi, A. A. The resistance of *Drosophila melanogaster* to oxidative, genotoxic, proteotoxic, osmotic stress, infection, and starvation depends on age according to the stress factor / A. A. Belyi, A. A. Alekseev, A. Y. Fedintsev [et al.] // Antioxidants (Basel). – 2020. – Vol. 9. – № 12. – P. 1239.
7. Прошкина, Е. Н. Ключевые молекулярные механизмы старения, биомаркеры и потенциальные интервенции / Е. Н. Прошкина, И. А. Соловьев, М. В. Шапошников, А. А. Москалев // Молекулярная биология. – 2020. – Т. 54, № 6. – С. 883–921.
8. McCubrey, J. A. Regulation of GSK-3 activity by curcumin, berberine and resveratrol : Potential effects on multiple diseases / J. A. McCubrey, K. Lertpiriyapong, L. S. Steelman [et al.] // Adv Biol Regul. – 2017. – Vol. 65. – P. 77–88.
9. Xu, Z. Rhizoma coptidis and berberine as a natural drug to combat aging and aging-related diseases via anti-oxidation and AMPK activation / Z. Xu, W. Feng, Q. Shen [et al.] // Aging Dis. – 2017. –Vol. 8. –№ 6. – P. 760–777.
10. Kooshki, L. The pivotal role of JAK/STAT and IRS/PI3K signaling pathways in neurodegenerative diseases: Mechanistic approaches to polyphenols and alkaloids / L. Kooshki, S.N Zarneshan, S. Fakhri [et al.] // Phytomedicine. – 2023. – Vol. 112. – P. 154686.
11. Gjorgieva Ackova, D. Alkaloids as natural NRF2 inhibitors: Chemoprevention and cytotoxic action in cancer / D. Gjorgieva Ackova, V. Maksimova, K. Smilkov [et al.] // Pharmaceuticals (Basel). – 2023. –Vol. 16. – № 6. – P. 850.
12. Vuddanda, P. R. Berberine: a potential phytochemical with multispectrum therapeutic activities / P. R. Vuddanda, S. Chakraborty, S. Singh // Expert Opin Investig Drugs. – 2010. – Vol. 19. –№ 10. – P. 1297–307.
13. Xiong, R.G. Anticancer effects and mechanisms of berberine from medicinal herbs: An update review / R. G. Xiong, S. Y. Huang, S. X. Wu [et al.] // Molecules. – 2022. – Vol. 27. – № 14. – P. 4523.
14. Lui, D. Natural isoquinoline alkaloid with antitumor activity: studies of the biological activities of berberine / D. Liu, X. Meng, D. Wu [et al.] // Front Pharmacol. – 2019. – Vol. 10. – № 9.
15. Rauf, A. Berberine as a potential anticancer agent: A comprehensive review / A. Rauf, T. Abu-Izneid, A. A. Khalil [et al.] // Molecules. – 2021. – Vol. 26. – № 23. – P. 7368.
16. Hashemzaei, M. A review on pain-relieving activity of berberine / M. Hashemzaei, R. Rezaee // Phytother Res. – 2021. – Vol. 35. – № 6. – P. 2846–2853.
17. Haftcheshmeh, S. M. Berberine as a natural modulator of inflammatory signaling pathways in the immune system: Focus on NF-κB, JAK/STAT, and MAPK signaling pathways

- / S.M. Haftcheshmeh, M. Abedi, K. Mashayekhi [et al.] // *Phytother Res.* – 2022. – Vol. 36. – № 3. – P. 116–123.
18. Gjorgieva Ackova, D. Alkaloids as natural NRF2 inhibitors: Chemoprevention and cytotoxic action in cancer / D. Gjorgieva Ackova, V. Maksimova, K. Smilkov [et al.] // *Pharmaceuticals (Basel).* – 2023. – Vol. 16. – № 6. – P. 850.
 19. DiNicolantonio, J. J. Ferulic acid and berberine, via Sirt1 and AMPK, may act as cell cleansing promoters of healthy longevity / J. J. DiNicolantonio, M. F. McCarty, S. I. Assanga [et al.] // *Open Heart.* – 2022. – Vol. 9. – № 1. – P. e001801.
 20. McCubrey, J. A. Effects of resveratrol, curcumin, berberine and other nutraceuticals on aging, cancer development, cancer stem cells and microRNAs / J. A. McCubrey, K. Lertpiriyapong, L. S. Steelman [et al.] // *Aging (Albany NY).* – 2017. – Vol. 9. – № 6. – P. 1477–1536.
 21. Rhodes, L.V. The histone deacetylase inhibitor trichostatin A alters microRNA expression profiles in apoptosis-resistant breast cancer cells / L. V. Rhodes, A. M. Nitschke, H. C. Segar [et al.] // *Oncol Rep.* – 2012. – Vol. 27. – № 1. – P. 6–10.
 22. Dekker, F. J. Small molecule inhibitors of histone acetyltransferases and deacetylases are potential drugs for inflammatory diseases / F. J. Dekker, T. Bosch, N. I. Martin // *Drug Discov Today.* – 2014. – Vol. 19. – № 5. – P. 654–60.
 23. Pasyukova, E. G. Epigenetic enzymes: A role in aging and prospects for pharmacological targeting / E. G. Pasyukova, A. V. Symonenko, O. Y. Rybina, A. M. Vaiserman // *Ageing Research Reviews.* – 2021. – Vol. 67. – P. 1568–1637.
 24. Navrotskaya, V. V. Berberine prolongs lifespan and stimulates locomotor activity of *Drosophila melanogaster* / V. V. Navrotskaya, G. Oxenkrug, L. I. Vorobyova, P. Summergrad // *Am J Plant Sci.* – 2012. – Vol. 3. – № 7A. – P. 1037–1040.
 25. Navrotskaya, V. Berberine attenuated aging-accelerating effect of high temperature in *Drosophila* model / V. Navrotskaya, G. Oxenkrug, L. Vorobyova, P. Summergrad // *Am J Plant Sci.* – 2014. – Vol. 5. – № 3. – P. 275–278.
 26. Tao, D. Trichostatin A extends the lifespan of *Drosophila melanogaster* by elevating hsp22 expression / D. Tao, J. Lu, H. Sun [et al.] // *Acta Biochim Biophys Sin (Shanghai).* – 2004. – Vol. 36. – № 9. – P. 618–622.
 27. Dang, Y. Berberine ameliorates cellular senescence and extends the lifespan of mice via regulating p16 and cyclin protein expression / Y. Dang, Y. An, J. He [et al.] // *Aging Cell.* – 2020. – Vol. 19. – № 81.
 28. Calvert, S. A network pharmacology approach reveals new candidate caloric restriction mimetics in *C. elegans* / S. Calvert, R. Tacutu, S. Sharifi [et al.] // *Aging Cell.* – 2016. – Vol. 15. – № 2. – P. 256–266.
 29. Avila, A. M. Trichostatin A increases SMN expression and survival in a mouse model of spinal muscular atrophy / A. M. Avila, B. G. Burnett, A. A. Taye [et al.] // *J Clin Invest.* – 2007. – Vol. 117. – № 3. – P. 659–71.
 30. Lui, H. The Smn-independent beneficial effects of trichostatin A on an intermediate mouse model of spinal muscular atrophy / H. Liu, A. Yazdani, L. M. Murray [et al.] // *PLoS One.* – 2014. – Vol. 9. – № 7. – P. e101225
 31. Xia, B. Transgenerational programming of longevity and reproduction by post-eclosion dietary manipulation in *Drosophila* / B. Xia, J.S. de Belle // *Aging.* – 2016. – Vol. 8. – № 5. – P. 1115–1134.
 32. Solovev, I.A. Chronobiotics KL001 and KS15 extend lifespan and modify circadian rhythms of *Drosophila melanogaster* / I.A. Solovev, M.V. Shaposhnikov, A.A. Moskalev // *Clocks Sleep.* – 2021. – Vol. 3. – № 3. – P. 429–441.
 33. Hilton, J. F. An algorithm for conducting exact Smirnov tests / J. F. Hilton, C. R. Mehta, N. R. Patel // *Computational Statistics & Data Analysis.* – 1994. – Vol. 17. – № 4. – P. 351–361.
 34. Mantel, N. Evaluation of survival data and two new rank order statistics arising in its consideration / N. Mantel // *Cancer Chemotherapy Reports. Part 1.* – 1966. – Vol. 50. – № 3. – P. 163–170.
 35. Martinez, R. L. Pretest for choosing between logrank and wilcoxon tests in the two-sample problem / R. L. Martinez, D.A. Naranjo // *Metron.* – 2012. – Vol. 68. – № 2. – P. 111–125.
 36. Wang, C. Statistical methods for testing effects on “maximum lifespan” / C. Wang, Q. Li, D. Redden [et al.] // *Mechanisms of Ageing and Development.* – 2004. – Vol. 125. – № 9. – P. 629–632.
 37. Han, S. K. OASIS2: online application for survival analysis 2 with features for the analysis of maximal lifespan and healthspan in aging research / S. K. Han, D. Lee, H. Lee [et al.] // *Oncotarget.* – 2016. – Vol. 7. – № 35. – P. 56147–56152.
 38. Tambunan, U. S. Identification of a better *Homo sapiens* Class II HDAC inhibitor through binding energy calculations and descriptor analysis / U. S. Tambunan, E. K. Wulandari // *BMC Bioinformatics.* – 2010. – Vol. 11. – Suppl. 7(S16).
 39. Gasmi, A. Berberine: Pharmacological features in health, disease and aging / A. Gasmi, F. Asghar, S. Zafar [et al.] // *Curr Med Chem.* – 2023.
 40. Vaiserman, A. M. Cross-life stage and cross-generational effects of gamma irradiations at the egg stage on *Drosophila melanogaster* life histories / A. M. Vaiserman, N. M. Koshel, L. V. Mechova [et al.] // *Biogerontology.* – 2004. – Vol. 5. – № 5. – P. 327–37.
 41. Vaisnav, M. Genome-wide association analysis of radiation resistance in *Drosophila melanogaster* / M. Vaisnav, C. Xing, H.C. Ku [et al.] // *PLoS One.* – 2014. – Vol. 9. – № 8. – P. e104858.
 42. Gawarammana, I. B. Medical management of paraquat ingestion / I. B. Gawarammana, N. A Buckley // *Br J Clin Pharmacol.* – 2011. – Vol. 72. – № 5. – P. 745–57.
 43. Gao, L. Toxicology of paraquat and pharmacology of the protective effect of 5-hydroxy-1-methylhydantoin on lung injury caused by paraquat based on metabolomics / L. Gao, H. Yuan, E. Xu [et al.] // *Sci Rep.* – 2020. – Vol. 10. – № 1. – P. 1790.
 44. Zhang, F. Low dose of trichostatin A improves radiation resistance by activating Akt/Nrf2-dependent antioxidant pathway in cancer cells / F. Zhang, C. Shao, Z. Chen [et al.] // *Radiat Res.* – 2021. – Vol. 195. – № 4. – P. 366–367.

45. Zhao, Y. Lifespan extension and elevated hsp gene expression in *Drosophila* caused by histone deacetylase inhibitors / Y. Zhao, H. Sun, J. Lu [et al.] // *J Exp Biol.* – 2005. – Vol. 208 (Pt 4). – P. 697-705.
46. Guo, Y. Trichostatin A attenuates oxidative stress-mediated myocardial injury through the FoxO3a signaling pathway / Y. Guo, Z. Li, C. Shi [et al.] // *Int J Mol Med.* – 2017. – Vol. 40. – № 4. – P. 999-1008.
47. Lee, D. Inhibitory effects of berberine on lipopolysaccharide-induced inducible nitric oxide synthase and the high-mobility group box 1 release in macrophages / D. Lee, J. Bae, Y. K. Kim [et al.] // *Biochem Biophys Res Commun.* – 2013. – Vol. 431. – № 3. – P. 506-11.
48. Ma, X. The pathogenesis of *Diabetes mellitus* by oxidative stress and inflammation: Its inhibition by berberine / X. Ma, Z. Chen, L. Wang [et al.] // *Front Pharmacol.* – 2018. – Vol. 9. – P. 782.
49. Wang, S. Trichostatin A enhances radiosensitivity and radiation-induced DNA damage of esophageal cancer cells / S. Wang, M. Song, B. Zhang // *J Gastrointest Oncol.* – 2021. – Vol. 12. – № 5. – P. 1985-1995.
50. Nagarajan, D. Trichostatin A inhibits radiation-induced epithelial-to-mesenchymal transition in the alveolar epithelial cells / D. Nagarajan, L. Wang, W. Zhao, X. Han // *Oncotarget.* – 2017. – Vol. 8. – № 60. – P. 101745-101759.
51. Kim, J.H. Sequence-dependent radiosensitization of histone deacetylase inhibitors trichostatin A and SK-7041 / J.H. Kim, I.H. Kim, J.H. Shin [et al.] // *Cancer Res Treat.* – 2013. – Vol. 45. – № 4. – P. 334-42.
52. Qiu, X. Evaluation of the antioxidant effects of different histone deacetylase inhibitors (HDACis) on human lens epithelial cells (HLECs) after UVB exposure / X. Qiu, X. Rong, J. Yang, Y. Lu // *BMC Ophthalmol.* – 2019. – Vol. 19. – № 1. – P. 42.
53. Peng, P. L. Synergistic tumor-killing effect of radiation and berberine combined treatment in lung cancer: the contribution of autophagic cell death / P. L. Peng, W. H. Kuo, H. C. Tseng, F. P. Chou // *Int J Radiat Oncol Biol Phys.* – 2008. – Vol. 70. – № 2. – P. 529-542.
54. Tower, J. Heat shock proteins and *Drosophila* aging / J. Tower // *Exp Gerontol.* – 2011. – Vol. 46. – № 5. – P. 355-62.
55. Wang, M. C. JNK signaling confers tolerance to oxidative stress and extends lifespan in *Drosophila* / M. C. Wang, D. Bohmann, H. Jasper // *Dev Cell.* – 2003. – Vol. 5. – № 5. – P. 811-6.
56. La, X. Berberine-induced autophagic cell death by elevating GRP78 levels in cancer cells / X. La, L. Zhang, Z. Li [et al.] // *Oncotarget.* – 2017. – Vol. 8. – № 13. – P. 20909-20924.
57. Jiang, J. F. Mechanism underlying berberine's effects on HSP70/TNF α under heat stress: Correlation with the TATA boxes / J. F. Jiang, F. Lei, Z. X. Yuan [et al.] // *Chin J Nat Med.* – 2017. – Vol. 15. – № 3. – P. 178-191.
58. Jiang, J. F. Novel effect of berberine on thermoregulation in mice model induced by hot and cold environmental stimulation / J. F. Jiang, Y. G. Wang, J. Hu [et al.] // *PLoS One.* – 2013. – Vol. 8. – № 1. – P. e54234.
59. Gao, L. Histone deacetylase inhibitor trichostatin A and autophagy inhibitor chloroquine synergistically exerts anti-tumor activity in H-ras transformed breast epithelial cells / L. Gao, X. Sun, Q. Zhang [et al.] // *Mol Med Rep.* – 2018. – Vol. 17. – № 3. – P. 4345-4350.
60. Zhang, Y. Attenuated DNA damage repair by trichostatin A through BRCA1 suppression / Y. Zhang, T. Carr, A. Dimtchev [et al.] // *Radiat Res.* – 2007. – Vol. 168. – № 1. – P. 115-24.
61. Campanero, M. R. The histone deacetylase inhibitor trichostatin A induces GADD45 gamma expression via Oct and NF-Y binding sites / M. R. Campanero, A. Herrero, V. Calvo // *Oncogene.* – 2008. – Vol. 27. – № 9. – P. 1263-72.
62. Egidi, F. Modulation of chromatin conformation by the histone deacetylase inhibitor trichostatin A promotes the removal of radiation-induced lesions in ataxia telangiectasia cell lines / F. Egidi, S. Filippi, F. Manganello [et al.] // *Mutat Res Genet Toxicol Environ Mutagen.* – 2018. – Vol. 836(Pt A). – P. 109-116.
63. Plyusnina, E.N. Increase of *Drosophila melanogaster* lifespan due to D-GADD45 overexpression in the nervous system / E. N. Plyusnina, M. V. Shaposhnikov, A. A. Moskalev // *Biogerontology.* – 2011. – Vol. 12. – № 3. – P. 211-226.
64. Shaposhnikov, M. Lifespan and stress resistance in *Drosophila* with overexpressed DNA repair genes / M. Shaposhnikov, E. Proshkina, L. Shilova [et al.] // *Sci Rep.* – 2015. – Vol. 5. – P. 15299.
65. Koval, L. The role of DNA repair genes in radiation-induced adaptive response in *Drosophila melanogaster* is differential and conditional / L. Koval, E. Proshkina, M. Shaposhnikov, A. Moskalev // *Biogerontology.* – 2020. – Vol. 21. – № 1. – P. 45-56.
66. Gao, L. Histone deacetylase inhibitor trichostatin A and autophagy inhibitor chloroquine synergistically exerts anti-tumor activity in H-ras transformed breast epithelial cells / L. Gao, X. Sun, Q. Zhang [et al.] // *Mol Med Rep.* – 2018. – Vol. 17. – № 3. – P. 4345-4350.
67. Kovacs, T. Estradiol-induced epigenetically mediated mechanisms and regulation of gene expression / T. Kovacs, E. Szabo-Meleg, I. M. Abraham // *Int J Mol Sci.* – 2020. – Vol. 21. – № 9. – P. 3177.
68. Dai, R. Epigenetic modification of Kiss1 gene expression in the AVPV is essential for female reproductive aging / R. Dai, W. Xu, W. Chen [et al.] // *Biosci Trends.* – 2022. – Vol. 16 – № 5. – P. 346-358.
69. Roy, A. Epigenetic modifications acetylation and deacetylation play important roles in juvenile hormone action / A. Roy, S. R. Palli // *BMC Genomics.* – 2018. – Vol. 19. – № 1. – P. 934.

Благодарность (госзадание)

Исследования выполнены в рамках государственного задания по теме «Генетические и функциональные исследования эффектов геропротекторных интервенций на модели *Drosophila melanogaster*» N 122040600022-1.

Информация об авторах:

Уляшева Наталия Сергеевна – младший научный сотрудник Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН; Scopus Author ID 57221866830, <https://orcid.org/0000-0002-3326-055X> (167000, Российская Федерация, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: uliasheva.n.s@ib.komisc.ru).

Прошкина Екатерина Николаевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН; Scopus Author ID 56801009300, <https://orcid.org/0000-0003-4558-1796> (167000, Российская Федерация, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: proshkina.e.n@ib.komisc.ru).

Шапошников Михаил Вячеславович – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН; Scopus Author ID 7004704906, <https://orcid.org/0000-0002-4625-6488> (167000, Российская Федерация, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: shaposhnikov@ib.komisc.ru).

Москалев Алексей Александрович – доктор биологических наук, профессор РАН, член-корреспондент РАН, заведующий лабораторией геропротекторных и радиопротекторных технологий Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (167000, Российская Федерация, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28); ведущий научный сотрудник Института молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта; Scopus Author ID 7003730453, <https://orcid.org/0000-0002-3248-1633> (119991, Российская Федерация, г. Москва, ул. Вавилова, д. 32; e-mail: amoskalev@ib.komisc.ru).

About the authors:

Natalia S. Ulyasheva – Junior Researcher, Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID 57221866830, <https://orcid.org/0000-0002-3326-055X> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: uliasheva.n.s@ib.komisc.ru).

Ekaterina N. Proshkina – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher, Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID 56801009300, <https://orcid.org/0000-0003-4558-1796> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: proshkina.e.n@ib.komisc.ru).

Mikhail V. Shaposhnikov – Candidate of Sciences (Biology), Leading Researcher at the Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID: 7004704906; <https://orcid.org/0000-0002-4625-6488> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: shaposhnikov@ib.komisc.ru).

Alexey A. Moskalev – Professor, Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Doctor of Sciences (Biology), Head of the Laboratory of Geroprotective and Radioprotective Technologies, Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID:7003730453; <https://orcid.org/0000-0002-3248-1633> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: amoskalev@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

Уляшева, Н. С. Исследование геропротекторных и радиопротекторных эффектов берберина и трихостатина А на модели *Drosophila melanogaster* / Н. С. Уляшева, Е. Н. Прошкина, М. В. Шапошников, А. А. Москалев // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2023. – № 6 (64). – С. 94–102.

For citation:

Ulyasheva, N. S. Issledovanie geroprotekturnykh i radioprotekturnykh effektov berberina i trihostatina A na modeli *Drosophila melanogaster* [Investigation of geroprotective and radioprotective effects of berberine and trichostatin A on the model of *Drosophila melanogaster*] / N. S. Ulyasheva, E. N. Proshkina, M. V. Shaposhnikov, A. A. Moskalev // Proceedings of the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2023. – № 6 (64). – P. 94–102.

Дата поступления статьи: 21.08.2023

Прошла рецензирование: 01.09.2023

Принято решение о публикации: 07.09.2023

Received: 21.08.2023

Reviewed: 01.09.2023

Accepted: 07.09.2023

Роль генов семейства *Argonaute* в эффектах активатора РНК-интерференции эноксацина на продолжительность жизни *Drosophila melanogaster*

Н. Р. Пакшина*, Д. В. Яковлева*, Н. С. Уляшева*,
Е. Н. Прошкина*, А. А. Москалев*^{**,*}

* Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,

г. Сыктывкар

** Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН,

г. Москва

pakshina.n.r@ib.komisc.ru

dashka-konst@yandex.ru

uliasheva.n.s@ib.komisc.ru

proshkina.e.n@ib.komisc.ru

amoskalev@ib.komisc.ru

Аннотация

Эпигенетические механизмы играют ведущую роль в регуляции генной экспрессии и координации биологических процессов, влияя на скорость старения и продолжительность жизни организма. Важную роль в реализации этих механизмов играют малые РНК, которые подавляют активность своих мишеней путем РНК-интерференции и обеспечивают противовирусную защиту. Эноксацин является уникальным индуктором факторов РНК-интерференции с потенциальной геропротекторной активностью. Установлено, что его эффекты опосредованы микроРНК, но возможно участие и других видов некодирующих РНК. В данном исследовании мы изучили влияние эноксацина на продолжительность жизни *Drosophila melanogaster* и впервые проанализировали вклад в его эффект генов семейства *Argonaute*, которые специфично обеспечивают биогенез и функционирование микроРНК, киРНК и пиРНК.

Ключевые слова:

малые РНК, РНК-интерференция, эноксацин, продолжительность жизни, старение, гены *Argonaute*, *Drosophila melanogaster*

Введение

Эпигенетика изучает наследуемые изменения экспрессии генов или клеточного фенотипа, не связанные с изменениями нуклеотидной последовательности генома. Эпигенетические механизмы включают в себя метилирование ДНК, модификацию РНК и гистонов, структуру хроматина и некодирующие РНК [1]. Предполагается, что нарушение их слаженной работы является одной из ведущих причин

The role of genes of the *Argonaute* family in the effects of the RNA interference activator enoxacin on the lifespan of *Drosophila melanogaster*

N. R. Pakshina*, D. V. Yakovleva*, N. S. Ulyasheva*,
E. N. Proshkina*, A. A. Moskalev*^{**,*}

* Institute of Biology, Federal Research Center Komi Science

Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,

Syktvykar

** Institute of Molecular Biology named after V.A. Engelhardt RAS,

Moscow

pakshina.n.r@ib.komisc.ru

dashka-konst@yandex.ru

uliasheva.n.s@ib.komisc.ru

proshkina.e.n@ib.komisc.ru

amoskalev@ib.komisc.ru

Abstract

Epigenetic mechanisms play a leading role in the regulation of gene expression and the coordination of biological processes, influencing the aging rate and the organism's lifespan. An important role in the implementation of these mechanisms is played by small RNAs which suppress the activity of own targets through the RNA interference and provide the antiviral protection. Enoxacin is a unique inducer of RNA interference factors with potential geroprotective activity. Its effects have been identified to be mediated by miRNAs but other types of non-coding RNAs may also be involved. In this study, we have investigated the effect of enoxacin on the *Drosophila melanogaster* lifespan and first analyzed the contribution of *Argonaute* family genes to this effect which specifically ensure the biogenesis and functioning of miRNAs, siRNAs, and piRNAs.

Keywords:

small RNAs, RNA interference, enoxacin, lifespan, aging, *Argonaute* genes, *Drosophila melanogaster*

старения. Дисбаланс в эпигенетических механизмах вызывает обширные изменения генной экспрессии и состояния геномной нестабильности [2, 3].

Многочисленные исследования свидетельствуют о важной роли малых РНК в эпигенетической регуляции [1, 4, 5]. К данной группе некодирующих РНК относятся микроРНК, короткие интерферирующие РНК (киРНК), Piwi-взаимо-

действующие РНК (пивиРНК), отличающиеся по размеру, функции и белкам Argonaute, с которыми они взаимодействуют. МикроРНК регулируют экспрессию генов с помощью РНК-интерференции – посттранскрипционного процесса путем нацеливания на специфические мРНК и последующего ингибирования трансляции и деградации этих молекул [1, 6]. Они участвуют в развитии организма, дифференцировке клеток, регуляции клеточного цикла, старении, метаболизме, апоптозе, и их экспрессия меняется при некоторых заболеваниях человека [1, 7]. КиРНК также осуществляют деградацию молекул-мишеней мРНК посредством РНК-интерференции. Кроме того, они участвуют в защите генома от активности мобильных генетических элементов и вирусов [8]. ПивиРНК описаны как важные регуляторы поддержания зародышевой линии. Они необходимы для подавления активности мобильных генетических элементов в зародышевых клетках [9], а также могут воздействовать на экспрессию генов посредством влияния на метилирование ДНК и модификации хроматина [10]. К белкам, обеспечивающим биогенез и функционирование малых РНК, относятся Droscha и представители семейства Dicer и Argonaute [11]. Имеются данные, указывающие на роль данных белков в регуляции стрессоустойчивости и продолжительности жизни (далее – ПЖ) модельных организмов [12].

Поиск терапевтических подходов, нацеленных на эпигенетические механизмы, является перспективной задачей современной биологии и медицины, так как изменения в этих механизмах имеют обратимый характер и тесно сопряжены с заболеваниями человека [13]. В настоящее время описан ряд веществ, обеспечивающих регуляцию метилирования ДНК, модификаций гистонов, транскрипционных регуляторов, которые способны влиять на скорость старения и предупреждать развитие возрастных патологических процессов [14–20]. Проводятся исследования, направленные на идентификацию низкомолекулярных соединений для ингибирования или активации экспрессии микроРНК [21, 22]. Эти молекулы также обладают потенциалом для замедления старения и предупреждения возраст-зависимых заболеваний [23–25].

Эноксацин является первым низкомолекулярным активатором факторов РНК-интерференции [21]. Данное соединение относится к семейству синтетических антибактериальных соединений на основе фторхинолонового скелета. Оно проявляет активность в отношении спектра грамотрицательных и грамположительных бактерий [26]. Основным механизмом его действия заключается в модификации процессинга микроРНК и усилении деградации мРНК посредством микроРНК и киРНК [21, 23, 27]. Но он также может влиять на функцию пивиРНК через микроРНК [28].

С использованием модели *Drosophila melanogaster* мы проверили геропротекторную активность эноксацина и оценили вклад конкретных путей биогенеза малых РНК в его эффект. Дрозофила в контексте данного исследования представляет собой уникальный модельный объект. У нее имеются белки семейства Argonaute, которые отвечают за биогенез конкретных типов малых РНК. Argonaute-1 (AGO1) необходим для синтеза и функционирования микроРНК, Argonaute-2 (AGO2) – для киРНК, бел-

ки Argonaute-3 (AGO3), Aubergin (aub) и piwi осуществляют биогенез пивиРНК [29]. Для определения их роли мы сопоставили влияние эноксацина в разных концентрациях на ПЖ дрозофил линии дикого типа и дрозофил с нокадауном генов *Argonaute*, кодирующих эти белки.

Материалы и методы

Линии *Drosophila melanogaster* и получение особей с нокадауном генов *Argonaute*

Линии, использованные в работе, представлены в табл. 1. Они содержатся в коллекции лабораторных линий плодовых мушек *Drosophila* Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН.

Условия содержания и обработки эноксацином

Для содержания дрозофил использовали климатические камеры KBF720-ICH (Binder, Германия). Животных содержали при температуре +25 °С, относительной влажности воздуха 60 %, 12-часовом режиме освещения. Состав питательной среды, на которой содержали контрольных и опытных животных при проведении экспериментов, был адаптирован из работы Xia и de Belle [30]: вода – 1 л, кукурузная мука – 92 г, сухие дрожжи – 32.1 г, агар-агар – 5.2 г, глюкоза – 136.9 г; для снижения микробиологической нагрузки 5 мл 10 %-ного раствора нипагина, разбавленного в 96 %-ном этаноле, 5 мл 50 %-ной пропионовой кислоты.

Раствор эноксацина в концентрациях 0.1, 0.5, 1, 5, 10, 50, 100, 500 мкг/мл наносили на поверхность питательной среды дрозофил в количестве 30 мкл на пробирку. В качестве растворителя использовали 1 мкмоль/л раствор NaOH. В контроле на среду наносили только 1 мкмоль/л NaOH.

Анализ продолжительности жизни

Для анализа ПЖ дрозофил собирали в течение 24 ч после вылета имаго. С использованием наркоза углекислым газом (Genesee Scientific, США) мух усыпляли, сортировали по полу и рассаживали в пробирки по 30 особей. Самцы и самки жили отдельно. Начиная с первого дня жизни имаго ежедневно вели подсчет числа умерших особей, два раза в неделю мух переносили на свежую среду.

Результаты представляли в виде кривых дожития и рассчитывали медианную ПЖ (длительность жизни наиболее типичных представителей выборки) и возраст 90 % смертности (показатель максимальной ПЖ). При статистической обработке данных применяли непараметрические методы, так как распределение продолжительности жизни не подчиняется нормальному закону. Для сравнения функций дожития использовали критерий Колмогорова-Смирнова [31]. Для оценки достоверности различий по медианной ПЖ – критерий Гехана-Бреслоу-Вилкоксона [32]. Для оценки статистической значимости различий максимальной ПЖ применяли метод Ванг-Аллисона [33]. Поправка Бонферрони использовалась для корректировки множественных сравнений [34]. Обработку данных проводили с помощью программы Statistica, версия 6.1 (StatSoft, США), статистической среды R, версия 2.15.1 (The R Foundation) и онлайн-приложения OASIS 2 (Online application for survival analysis) [35].

Линии *Drosophila melanogaster*, использованные для получения особей с РНК-интерференцией генов *Argonaute*

Drosophila melanogaster lines used to obtain individuals with RNA interference of the *Argonaute* genes

Линии	Генотип	Описание	Источник, номер линии
<i>Canton-S</i>		Линия дикого типа	Центр линий дрозофил в Блумингтоне, США (#64349)
<i>P{CaryP} attP40</i>	<i>y[1] v[1]; P{y[+t7.7]=CaryP} Msp300[attP40]</i>	Контрольная линия для линий с РНК-интерференцией	Центр линий дрозофил в Блумингтоне, США (#36304)
<i>P{CaryP} attP2</i>	<i>y[1] v[1]; P{y[+t7.7]=CaryP} attP2</i>	Контрольная линия для линий с РНК-интерференцией	Центр линий дрозофил в Блумингтоне, США (#36303)
<i>RNAi-AGO1</i>	<i>y[1] v[1]; P{y[+t7.7] v[+t1.8]=TRiP.HM04006} attP2</i>	Экспрессирует дцРНК для РНК-интерференции AGO1 под контролем промотора UAS в векторе VALIUM1. Конструкция в третьей хромосоме	Центр линий дрозофил в Блумингтоне, США (#31700)
<i>RNAi-AGO2</i>	<i>y[1] sc[*] v[1] sev[21]; P{y[+t7.7] v[+t1.8]=TRiP.HMS00108} attP2</i>	Экспрессирует дцРНК для РНК-интерференции AGO2 под контролем промотора UAS в векторе VALIUM20. Конструкция в третьей хромосоме	Центр линий дрозофил в Блумингтоне, США (#34799)
<i>RNAi-AGO3</i>	<i>y[1] v[1]; P{y[+t7.7] v[+t1.8]=TRiP.HMC02938} attP40</i>	Экспрессирует дцРНК для РНК-интерференции AGO3 под контролем промотора UAS в векторе VALIUM20. Конструкция во второй хромосоме	Центр линий дрозофил в Блумингтоне, США (#44543)
<i>RNAi-piwi</i>	<i>y[1] v[1]; P{y[+t7.7] v[+t1.8]=TRiP.HMJ21827} attP40/CyO</i>	Экспрессирует дцРНК для РНК-интерференции piwi под контролем промотора UAS в векторе VALIUM20. Конструкция во второй хромосоме	Центр линий дрозофил в Блумингтоне, США (#57819)
<i>RNAi-aub (1)</i>	<i>y[1] v[1]; P{y[+t7.7] v[+t1.8]=TRiP.JF01390} attP2</i>	Экспрессирует дцРНК для РНК-интерференции aub под контролем промотора UAS в векторе VALIUM1. Конструкция во второй хромосоме	Центр линий дрозофил в Блумингтоне, США (#31606)
<i>RNAi-aub (2)</i>	<i>y[1] sc[*] v[1] sev[21]; P{y[+t7.7] v[+t1.8]=TRiP.HMS00611} attP2</i>	Экспрессирует дцРНК для РНК-интерференции aub под контролем промотора UAS в векторе VALIUM20. Конструкция в третьей хромосоме	Центр линий дрозофил в Блумингтоне, США (#33728)
<i>GAL4-da</i>	<i>w[*]; P{w[+mW.hs]=GAL4-da.G32}2; P{w[+mW.hs]=GAL4-da.G32}3a</i>	Повсеместная экспрессия GAL4	Центр линий дрозофил в Блумингтоне, США (#55849)

Результаты и их обсуждение

Влияние эноксацина на продолжительность жизни особей *Drosophila melanogaster* дикого типа

Параметры продолжительности жизни особей *Drosophila melanogaster* линии *Canton-S* при обработке эноксацином

Lifespan parameters of *Drosophila melanogaster Canton-S* lines treated with enoxacin

Повторность	C _m	Самцы			Самки		
		M	90 %	N	M	90 %	N
1	Контроль	63	68	136	68	76	143
	1	63	69	143	68	76	152
	5	63	68	142	69	76	142
	10	60**	68	143	68	76	147
	50	61**	67	148	64*	76	156
	100	61**	68	141	64*	74	152
2	500	63	68	144	64	76	146
	Контроль	50	60	144	60	67	136
	1	49	60	144	60	68	112
	5	53	63	125	61	69*	133
	10	53	60	144	63**	71*	143
	50	54***	64*	138	65***	75***	136
3	100	55*	62*	134	64*	75**	137
	500	60***	67***	139	62	69	109
	Контроль	49	60	143	57	67	148
	1	46	57	143	57	64	141
	5	52	64	145	59	72	135
	10	54***	66**	145	61*	71	148
	50	51	64	137	60	68	141
	100	50	61	134	58	67	137
	500	42***	58	121	60*	68	145

Мы изучили влияние активатора РНК-интерференции эноксацина на ПЖ дрозофил линии дикого типа *Canton-S*. У самцов в двух биологических повторностях из трех (табл. 2) наблюдали увеличение медианной ПЖ дрозофил на 8–20 % ($p < 0.05$) и возраста 90 % смертности на 3–12 % ($p < 0.05$) при применении вещества в концентрациях 10–500 мкг/мл. У самок при этих же концентрациях также обнаружен положительный эффект. Медианная ПЖ повысилась на 5–8 % ($p < 0.05$), а возраст 90 % смертности – на 3–12 % ($p < 0.05$). На основании наших результатов можно говорить о геропротекторном потенциале эноксацина. Этот результат согласуется с данными других авторов, где показано, что эноксацин продлевает жизнь нематодам [21]. Тем не менее положительный эффект не всегда воспроизводился во всех биологических повторностях и при их совмещении был выражен слабо (табл. 2, рис. 1).

Влияние нокдауна генов *Argonaute* на эффект эноксацина

Для изучения вклада генов семейства *Argonaute* в эффект эноксацина мы изучили его влияние на ПЖ особей *Drosophila melanogaster* с нокдауном генов семейства *Argonaute*, кодирующих белки

Примечания. C_m – концентрация эноксацина, мкг/мл; M – медианная ПЖ (сут); 90 % – возраст 90 % смертности (сут); N – количество особей в выборке.

Условные обозначения. * – различия с контролем статистически значимы при $p < 0.05$, ** – различия с контролем статистически значимы при $p < 0.01$, *** – различия с контролем статистически значимы при $p < 0.001$, достоверность различий для M указана по критерию Гехана-Бреслоу-Вилкоксона с поправкой Бонферрони, достоверность различий для 90 % – по тесту Ванг-Аллисона с поправкой Бонферрони.

Note. C_m – concentration of enoxacin, µg/mL; M – median lifespan (days); 90 % – age of 90 % mortality (days); N – number of individuals in the sample.

Symbols. * – differences with control are statistically significant at $p < 0.05$; ** – differences with control are statistically significant at $p < 0.01$; *** – differences with control are statistically significant at $p < 0.001$, the significance of differences for M is indicated by the Gehan-Breslow Wilcoxon test with Bonferroni correction, the significance of differences for 90 % is indicated by the Wang-Allison test with Bonferroni correction.

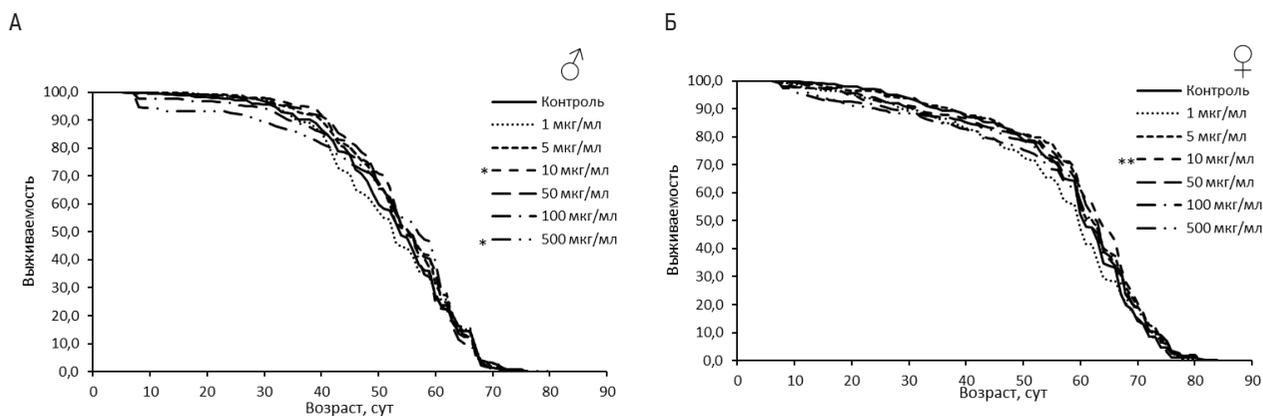


Рисунок 1. Кривые выживаемости самцов (А) и самок (Б) *Drosophila melanogaster* линии *Canton-S* при обработке эноксацином.

Условные обозначения. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ – критерий Колмогорова-Смирнова с поправкой Бонферрони.

Figure 1. Survival curves for male (А) and female (Б) *Canton-S Drosophila melanogaster* treated with enoxacin.

Symbols. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ – Kolmogorov-Smirnov test with Bonferroni correction.

биогенеза малых РНК, включая микроРНК (*AGO1*), киРНК (*AGO2*), пивиРНК (*AGO3*, *aub*, *piwi*).

У самцов с нокадауном гена *AGO2* обнаружен положительный эффект эноксацина в концентрациях 1, 10 и 50 мкг/мл в одной из повторностей (табл. 3, рис. 2). Также увеличение ПЖ при потреблении эноксацина наблюдали у мух с РНК-интерференцией *aub(2)* (при 0.5–50 мкг/мл вещества) и *piwi* (при 0.1–1 мкг/мл) (табл. 3, рис. 3). В перечисленных случаях медианная ПЖ была увеличена на 6–23 % ($p < 0.05$), а возраст 90 % смертности – на 5–23 % ($p < 0.05$). Эти данные указывают на то, что активность генов *AGO2*, *aub* и *piwi* у самцов не снижает эффект эноксацина по сравнению с линией дикого типа.

У самцов с нокадауном *AGO1*, *AGO3* и *aub(1)* эноксацин в изучаемых концентрациях либо имел менее выраженный и разнонаправленный эффект (между повторностями) на длительность жизни, либо воспроизводимо снижал медианную ПЖ на 3–13 % ($p < 0.05$) и возраст 90 % смертности на 5–17 % ($p < 0.05$). Данный результат говорит о возможном участии этих генов, отвечающих за биогенез и функционирование микроРНК и пивиРНК, в геропротекторном действии эноксацина.

У самок воспроизводимый положительный эффект эноксацина наблюдался только при концентрации 0.5 мкг/мл у дрозофил с нокадауном *aub(1)* ($p < 0.05$). В остальных генотипах эноксацин либо укорачивал жизнь мух, либо не оказывал воспроизводимого влияния на изучаемые параметры ПЖ. Наибольшее снижение медианной ПЖ на 6–21 % ($p < 0.05$) и возраста 90 % смертности на 9–19 % ($p < 0.05$) при применении эноксацина обнаружено у дрозофил с РНК-интерференцией гена *AGO1*.

В то же время у дрозофил без нокадауна генов *Argonaute* наблюдали снижение параметров ПЖ на 1–35 % ($p < 0.05$) во всех исследуемых концентрациях.

Эноксацин является индуктором факторов РНК-интерференции, который нацелен, в первую очередь, на механизм биогенеза микроРНК [21, 23]. В исследованиях на клеточных культурах продемонстрировано, что это вещество способно усиливать опосредованную микроРНК деградацию мРНК и способствует биогенезу микроРНК и эндогенных киРНК [23]. В частности, эноксацин улучшает

процессинг микроРНК путем связывания с TAR РНК-связывающим белком 2 (TRBP) [21, 27]. Также он вовлекает Dicer совместно с *AGO2* в процессинг предшественников микроРНК и способствует последующей загрузке регуляторных молекул в РНК-индуцированный комплекс сайленсинга (RISC) [23].

Эноксацин является многообещающим средством для лечения некоторых заболеваний, в том числе связанных со старением. Он ингибирует рост многих типов раковых клеток *in vitro* и *in vivo*, включая остеосаркому [36], меланому [37], рак предстательной железы [26], поджелудочной железы [38], легкого [39], щитовидной железы [40], шейки матки [41]. Кроме того, это вещество останавливает прогрессирование аутоиммунного процесса в тканях желчевыводящих путей [42], а также уменьшает вызванное диетой (с высоким содержанием жиров 60 %) ожирение у мышей, нормализует уровень глюкозы в крови и снижает симптомы бокового амиотрофического склероза [43, 44]. Эноксацин имеет низкий уровень токсичности, поскольку избирательно блокирует рост раковых клеток, не затрагивая здоровые клетки [45], безопасен для людей и широко применяется для лечения бактериальных инфекций мочевыводящих путей. Тем не менее на мышах было показано, что эноксацин не влияет на микробиоту кишечника (на содержание бактерий и распределение типов бактерий в кале) [43]. Дополнительно он оказывает противовирусное действие через усиление РНК-интерференции некоторых патогенных молекул с помощью киРНК, вплоть до потенциальной активности против SARS-CoV-2 [46–48].

В исследовании на нематодах *Caenorhabditis elegans* было показано, что эноксацин в концентрации 100 мкг/мл способен увеличивать ПЖ [21, 49]. На особях *Drosophila melanogaster* линии дикого типа *Canton-S* мы также показали, что эноксацин в концентрациях 10–500 мкг/мл способен увеличивать медианную и максимальную ПЖ до 20 %. Тем не менее этот эффект не всегда воспроизводился между биологическими повторностями. Более того, мы изучили эффекты эноксацина на трансгенных дрозофилах (но без нокадауна генов *Argonaute*), содержащих конструкции *P{CaryP}attP2* и *P{CaryP}attP40* вместе с драйвером *da-GAL4*. У этих мух наблюдали снижение ПЖ на 1–35 %

Параметры продолжительности жизни особей *Drosophila melanogaster* с нокадаун генов *Argonaute* при обработке эноксацином

Lifespan parameters of *Drosophila melanogaster* specimens with *Argonaute* gene knockdown upon enoxacin treatment

Генотип	Повторность	C _m	Самцы			Самки		
			М	90%	N	М	90%	N
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>GAL4-da>RNAi-AGO1</i>	1	Контроль	49	60	145	64	71	156
		0,1	46	57	142	70***	74*	154
		0,5	52**	63	148	67***	73	142
		1	52	61	149	65**	71	154
		5	53**	63	150	64	71	152
<i>GAL4-da>RNAi-AGO2</i>	1	Контроль	35	46	143	64	73	154
		0,1	35	49	153	63	72	150
		0,5	35	49	154	65	72	151
		1	35	46	152	63	72	152
		5	35	44	155	63	73	162
<i>GAL4-da>RNAi-AGO3</i>	1	Контроль	28	35	148	49	57	139
		0,1	24***	35*	151	43***	57	151
		0,5	26	37**	154	49	56	139
		1	27	40***	121	45	56	145
		5	29**	40	112	47	51*	148
<i>GAL4-da>RNAi-Aub (1)</i>	1	Контроль	49	60	150	63	73	153
		0,1	52***	64**	158	59	73	155
		0,5	49	63	156	64**	78*	152
		1	46	57	153	63	77	144
		5	49	64	154	63	73	147
<i>GAL4-da>RNAi-Aub (2)</i>	1	Контроль	42	53	148	71	78	144
		0,1	43	56	137	66***	74**	155
		0,5	49***	56	146	70	78	158
		1	45*	56	151	65***	74***	156
		5	49**	57	157	70	77*	156
<i>GAL4-da>RNAi-piwi</i>	1	Контроль	42	52	92	52	63	147
		0,1	48*	58*	92	52	64	112
		0,5	50***	57	93	54	63	118
		1	47*	64***	108	55*	66	117
		5	47***	61**	138	54	64	51
<i>Gal4-da > P{CaryP} attP40</i>	1	Контроль	70	78	161	70	78	159
		0,1	66**	77*	162	70*	78	168
		0,5	70	78	163	63	77	167
		1	67*	77	160	64	77	162
		5	65*	77*	162	67	77	155
<i>Gal4-da>P{CaryP}attP2</i>	1	Контроль	58	72	150	46	74	152
		0,1	53**	65*	150	37*	77	154
		0,5	55	72*	161	57	77	156
		1	58	72	153	53	78**	153
		5	53***	65***	155	74***	81***	150
<i>GAL4-da>RNAi-AGO1</i>	2	Контроль	52	64	158	71	78	163
		0,1	54	64	154	65**	78	156
		0,5	51	64	155	64***	71**	158
		1	47***	60**	159	57***	64**	155
		5	46***	60	156	56***	63**	158
		10	48***	60	156	57***	68*	159
		50	53	63	158	68	75	62

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>GAL4-da>RNAi-AGO2</i>	2	Контроль	35	44	151	73	78	140
		0,1	36	49	151	72	79	159
		0,5	36	44	154	70	78	154
		1	38*	48	150	70	77	155
		5	35	47	145	68***	77	164
		10	38	50*	151	67***	74	156
		50	37**	50**	153	71	79	156
<i>GAL4-da>RNAi-AGO3</i>	2	Контроль	37	46	86	52	64	149
		0,1	33***	42***	84	51**	60*	149
		0,5	34*	44	83	54	64	153
		1	36*	42*	127	52	61	158
		5	39	46	141	54	62***	164
		10	36***	40***	136	53**	60***	157
		50	36	44	147	49***	60***	152
<i>GAL4-da>RNAi-Aub (1)</i>	2	Контроль	64	74	152	71	81	157
		0,1	64	72	152	78***	86	155
		0,5	64	72	162	79***	86	155
		1	61	71	187	72	81	153
		5	60**	70***	159	71	82	144
		10	60**	69	148	71	82	157
		50	60***	68**	162	68	78	147
<i>GAL4-da>RNAi-Aub (2)</i>	2	Контроль	45	57	154	79	86	144
		0,1	45	58	149	79	86*	156
		0,5	46	58	165	78	86***	154
		1	49**	57	151	78	85***	157
		5	50***	61*	155	71***	78***	157
		10	47	60***	145	71***	82***	128
		50	47	60*	154	74***	82***	156
<i>GAL4-da>RNAi-piwi</i>	2	Контроль	47	61	73	63	72	116
		0,1	57*	65	80	61*	69	106
		0,5	53	62	76	60***	67***	81
		1	58***	68	72	60**	70*	95
		5	51	61	68	59**	70	124
		10	46	60	89	64	74	110
		50	50	60	100	63	69	148
<i>Gal4-da > P{CaryP} attP40</i>	2	Контроль	64	75		65	79	150
		0,1	57***	68***	156	57**	75*	163
		0,5	57***	70***	158	60	79	156
		1	60**	70	159	49***	77	142
		5	51***	68	154	49***	68***	152
		10	56***	67***	117	42***	67***	154
		50	57***	67***	152	60***	68***	156
<i>Gal4-da>P{CaryP}attP2</i>	2	Контроль	50	65	155	80	89	153
		0,1	51	64	157	78*	86*	138
		0,5	51	64	152	74***	86***	155
		1	44**	64	168	70***	83***	158
		5	47	64	186	56***	79***	152
		10	54	64	148	64***	76***	138
		50	48	64	161	67***	82***	160
<i>GAL4-da>RNAi-AGO1</i>	3	Контроль	49	60	157	67	78	142
		10	50	58	161	63**	74	153
		50	51**	63	164	66	74	160
<i>GAL4-da>RNAi-AGO2</i>	3	Контроль	31	44	158	59	73	149
		10	32	44	156	63	71	155
		50	32	44	159	65***	78*	159

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>GAL4-da>RNAi-AGO3</i>	3	Контроль	30	43	157	48	52	157
		10	27***	41*	157	43***	55	162
		50	27***	41*	161	49***	57*	160
<i>GAL4-da>RNAi-Aub (1)</i>	3	Контроль	65	78	160	78	94	160
		10	57***	69***	157	71***	85***	159
		50	57***	65***	161	78	87	154
<i>GAL4-da>RNAi-Aub (2)</i>	3	Контроль	44	51	159	67	78	160
		10	44*	56	159	63***	73	159
		50	44	53	157	70***	80**	156
<i>GAL4-da>RNAi-piwi</i>	3	Контроль	48	62	147	55	63	145
		10	50	60	160	55	63	154
		50	47	60	155	56	68*	167
<i>Gal4-da > P{CaryP} attP40</i>	3	Контроль	63	71	155	56	78	153
		10	56***	64***	157	51**	70**	153
		50	57***	64*	145	64	78	160
<i>Gal4-da>P{CaryP}attP2</i>	3	Контроль	53	65	161	78	91	147
		10	45***	57***	157	78***	81***	155
		50	49***	63**	160	80	88	160

Примечания. C_m – концентрация эноксацина, мкг/мл; M – медианная ПЖ (сут); 90 % – возраст 90 % смертности (сут). N – количество особей в выборке. Условные обозначения. * – различия с контролем статистически значимы при $p < 0.05$; ** – различия с контролем статистически значимы при $p < 0.01$; *** – различия с контролем статистически значимы при $p < 0.001$, достоверность различий для M указана по критерию Гехана-Бреслоу-Вилкоксона с поправкой Бонферрони, достоверность различий для 90 % указана по тесту Ванг-Аллисона с поправкой Бонферрони.

Note. C_m – concentration of enoxacin $\mu\text{g}/\text{mL}$; M – median lifespan (days); 90 % – age of 90 % mortality (days); N – number of individuals in the sample. Symbols. * – differences with control are statistically significant at $p < 0.05$; ** – differences with control are statistically significant at $p < 0.01$; *** – differences with control are statistically significant at $p < 0.001$, the significance of differences for M is indicated by the Gehan-Breslow Wilcoxon test with Bonferroni correction, the significance of differences for 90 % is indicated by the Wang-Allison test with Bonferroni correction.

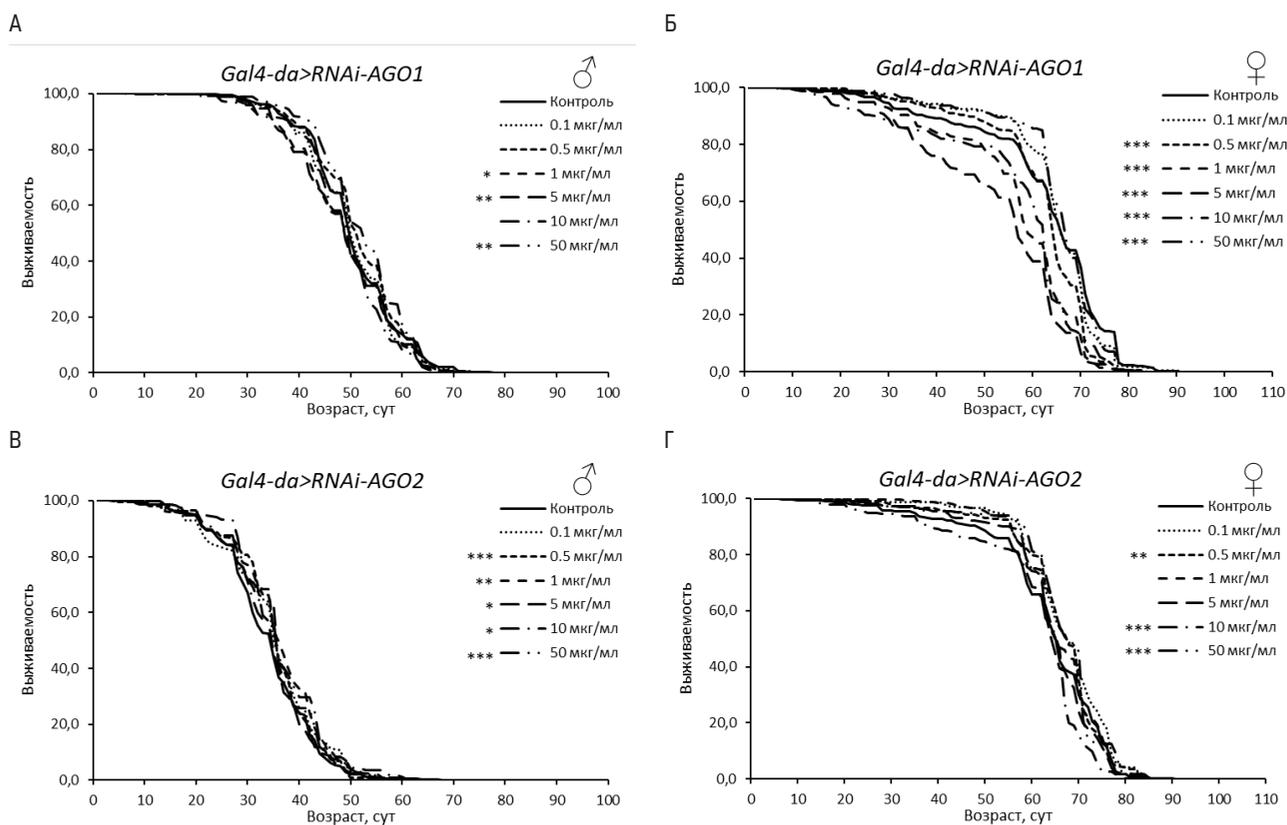


Рисунок 2. Кривые выживаемости особей *Drosophila melanogaster* с нокаутом генов подсемейства *Argonaute* при обработке эноксацином. Условные обозначения. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$ – критерий Колмогорова-Смирнова с поправкой Бонферрони.

Figure 2. Survival curves of *Drosophila melanogaster* individuals with *Argonaute* subfamily gene knockdown treated with enoxacin.

Symbols. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$ – Kolmogorov-Smirnov test with Bonferroni correction.

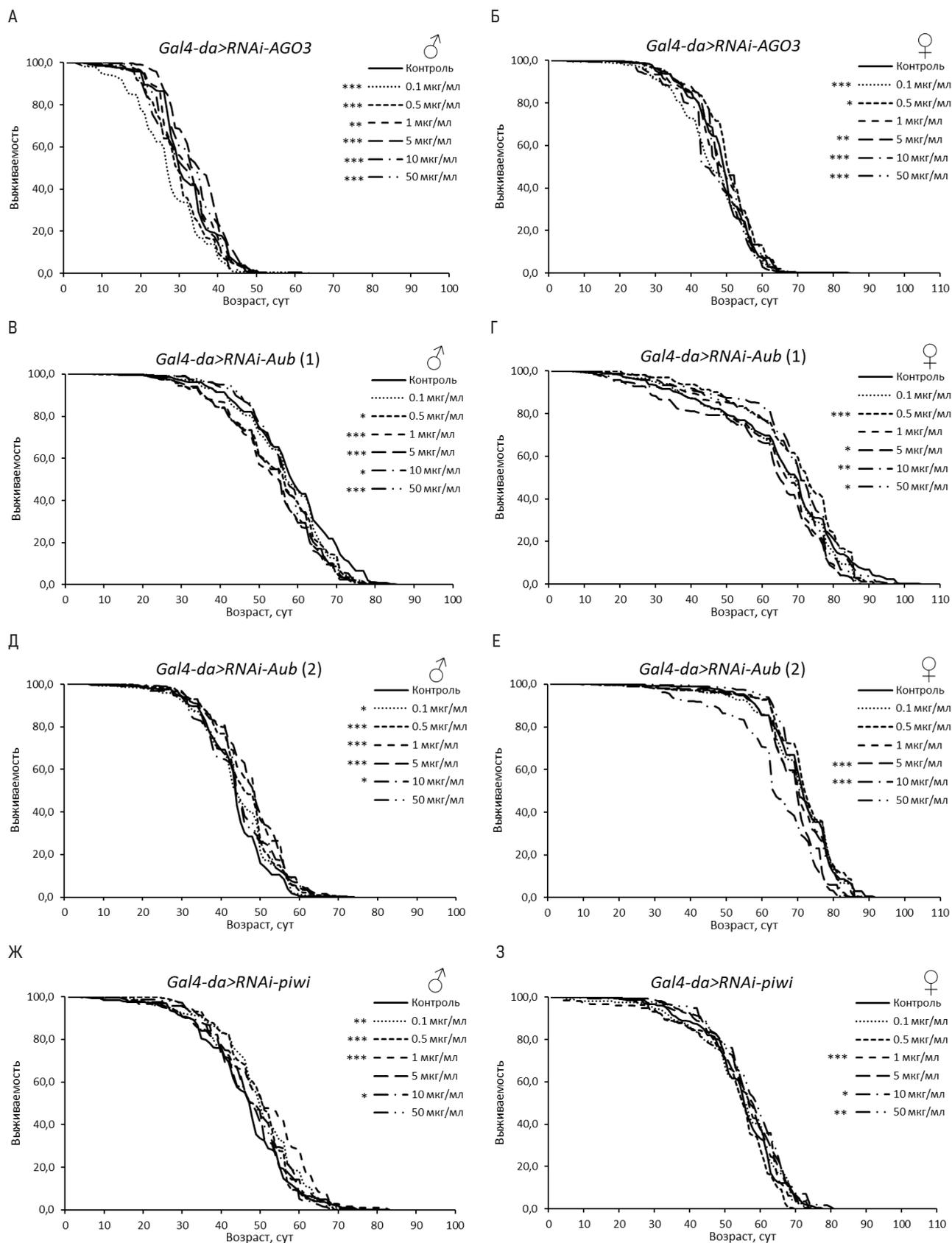


Рисунок 3. Кривые выживаемости особей *Drosophila melanogaster* с нокадаунм генов подсемейства *PIWI* при обработке эноксацином. Условные обозначения. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$ – критерий Колмогорова-Смирнова с поправкой Бонферрони.
 Figure 3. Survival curves of *Drosophila melanogaster* individuals with *PIWI* subfamily gene knockdown treated with enoxacin. Symbols. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$ – Kolmogorov-Smirnov test with Bonferroni correction.

при всех концентрациях индуктора РНК-интерференции. Это говорит о том, что действие эноксацина на старение и ПЖ организма может зависеть от комплекса внешних и внутренних факторов, и требуется детальное изучение лежащих в его основе механизмов.

Согласно результатам работы на нематоде, эноксацин действует на продолжительность жизни и старение через пути митогормезиса и SKN-1/Nrf2, снижая при этом уровень miR-34-5p [21, 49]. Также в качестве мишени данного соединения у нематод описан РНК-специфическая аденозиндеаминаза (ADAR). При утрате функции ADAR у червей исчезал положительный эффект применения эноксацина [49]. Тем не менее, ввиду специфики организации аппарата биогенеза малых РНК у червей, до конца неясно, связан ли механизм действия эноксацина только с микроРНК, либо он также опосредован функционированием киРНК и пивиРНК.

У *Drosophila melanogaster* есть пять генов семейства *Argonaute*, относящиеся к двум подсемействам - *Argonaute* (*AGO1*, *AGO2*) и *PIWI* (*AGO3*, *aub*, *piwi*), которые играют важную роль в регуляции экспрессии генов и транспозонов. Мы оценили вклад конкретных генов *Argonaute*, специфичных для разных типов малых РНК молекул, в эффект эноксацина на длительность жизни дрозофил. Ген *AGO1* повсеместно экспрессируется в ходе развития, его белок обеспечивает активность связывания микроРНК, регулирует экспрессию генов, подавляя трансляцию [50]. *AGO2* также повсеместно экспрессируется, а его белок выполняет функцию защиты от транспозонов и вирусов путем связывания с киРНК и участвует в формировании комплекса RISC [51]. Белки подсемейства *PIWI* (*AGO3*, *Aub*, *piwi*) необходимы для репрессии транспозонов зародышевой линии, однако ген *piwi* экспрессируется также в соматических клетках гонад дрозофилы [50–52].

В данном исследовании мы обнаружили, что у особей *Drosophila melanogaster* с нокадауном гена *AGO1* эноксацин имел либо отрицательный, либо слабый положительный эффект на ПЖ. Полученный результат указывает на вклад механизма биогенеза микроРНК в спектр биологических активностей этого соединения, что согласуется с указанными выше литературными данными, полученными на клеточных культурах и нематодах.

Дрозофилы с РНК-интерференцией гена *AGO2* реагировали на эноксацин схожим образом с линией дикого типа *Canton-S*. Эноксацин оказывал либо положительное действие, либо не вызывая статистически значимых изменений ПЖ. По-видимому, механизм биогенеза киРНК в меньшей степени определяет геропротекторную активность данного вещества, что согласуется с результатами анализа, проведенного на нематодах [49].

Особь с нокадауном генов подсемейства *PIWI* демонстрировали неожиданные эффекты эноксацина на ПЖ. В ряде случаев эноксацин вызывал снижение ПЖ у дрозофил с нокадауном *AGO3*, *aub* и *piwi*, что может указывать на вклад пивиРНК и генов *PIWI* в эффекты эноксацина и детерминирование жизнеспособности взрослого организма в целом. Этот вопрос требует детального изучения. В первую очередь, в связи с тем, что в настоящее время предполагается, что решающую роль пивиРНК имеет в за-

родышевой линии и половых клетках [53, 54]. Тем не менее, в работе на раковых клетках человека было показано, что эноксацин может восстанавливать активность PIWIL3 (представитель подсемейства белков PIWI, обеспечивающих выработку пивиРНК) через микроРНК [28].

Источники и литература / References

1. Yao, Q. The roles of microRNAs in epigenetic regulation / Q. Yao, Y. Chen, X. Zhou // *Curr Opin Chem Biol.* – 2019. – Vol. 51. – P. 11–17.
2. Yang, J. H. Loss of epigenetic information as a cause of mammalian aging / J. H. Yang, M. Hayano, P. T. Griffin [et al.] // *Cell.* – 2023. – Vol. 186, № 2. – P. 305–326.e27.
3. Sen, P. Epigenetic mechanisms of longevity and aging / P. Sen, P. P. Shah, R. Nativio [et al.] // *Cell.* – 2016. – Vol. 166, № 4. – P. 822–839.
4. Huang, X. A. A major epigenetic programming mechanism guided by piRNAs / X. A. Huang, H. Yin, S. Sweeney [et al.] // *Dev Cell.* – 2013. – Vol. 24, № 5. – P. 502–516.
5. Duempelmann, L. Small RNAs in the transgenerational inheritance of epigenetic information / L. Duempelmann, M. Skribbe, M. Bühler // *Trends Genet.* – 2020. – Vol. 36, № 3. – P. 203–214.
6. Sankrityayan, H. Diabetic nephropathy: The regulatory interplay between epigenetics and microRNAs / H. Sankrityayan, Y. A. Kulkarni, A. B. Gaikwad // *Pharmacol Res.* – 2019. – Vol. 141. – P. 574–585.
7. Iorio, M.V. Interplay between microRNAs and the epigenetic machinery: an intricate network / M. V. Iorio, C. Piovano, C. M. Croce // *Biochim Biophys Acta.* – 2010. – Vol. 1799, № 10–12. – P. 694–701.
8. Moazed, D. Small RNAs in transcriptional gene silencing and genome defence / D. Moazed // *Nature.* – 2009. – Vol. 457, № 7228. – P. 413–420.
9. Peters, L. Argonaute proteins: mediators of RNA silencing / L. Peters, G. Meister // *Mol Cell.* – 2007. – Vol. 26, № 5. – P. 611–623.
10. Jia, D. D. The regulatory function of piRNA/PIWI complex in cancer and other human diseases: The role of DNA methylation / D. D. Jia, H. Jiang, Y. F. Zhang [et al.] // *Int J Biol Sci.* – 2022. – Vol. 18, № 8. – P. 3358–3373.
11. Kim, V.N. Biogenesis of small RNAs in animals / V.N. Kim, J. Han, M.C. Siomi // *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* – 2009. – Vol. 10. – P. 126–139.
12. Proshkina, E. N. Genome-Protecting Compounds as Potential Geroprotectors / E. N. Proshkina, M. V. Shaposhnikov, A. A. Moskalev // *Int J Mol Sci.* – 2020. – Vol. 21, № 12. – P. 4484.
13. Memari, F. Epigenetics and Epi-miRNAs: Potential markers/therapeutics in leukemia / F. Memari, Z. Joneidi, B. Taheri [et al.] // *Biomed Pharmacother.* – 2018. – Vol. 106. – P. 1668–1677.
14. Cheng, Y. Targeting epigenetic regulators for cancer therapy: mechanisms and advances in clinical trials / Y. Cheng, C. He, M. Wang [et al.] // *Signal Transduct Target Ther.* – 2019. – Vol. 4. – P. 62.

15. Audia, J. E. Histone modifications and cancer / J. E. Audia, R. M. Campbell // *Cold Spring Harb Perspect Biol.* – 2016. – Vol. 8, № 4. – P. a019521.
16. Yang, X. Targeting DNA methylation for epigenetic therapy / X. Yang, F. Lay, H. Han [et al.] // *Trends Pharmacol Sci.* – 2010. – Vol. 31, № 11. – P. 536–546.
17. Siklos, M. Therapeutic targeting of chromatin: status and opportunities / M. Siklos, S. Kubicek // *FEBS J.* – 2022. – Vol. 289, № 5. – P. 1276–1301.
18. Morera, L. Targeting histone methyltransferases and demethylases in clinical trials for cancer therapy / L. Morera, M. Lübbert, M. Jung // *Clin Epigenetics.* – 2016. – Vol. 8. – P. 57.
19. Dai, E. Epigenetic modulation of antitumor immunity for improved cancer immunotherapy / E. Dai, Z. Zhu, S. Wahed [et al.] // *Mol Cancer.* – 2021. – Vol. 20, № 1. – P. 171.
20. Cao, J. Cancer epigenetics, tumor immunity, and immunotherapy / J. Cao, Q. Yan // *Trends Cancer.* – 2020. – Vol. 6, № 7. – P. 580–592.
21. Felicetti, T. Modulating microRNA processing: enoxacin, the progenitor of a new class of drugs / T. Felicetti, V. Cecchetti, G. Manfroni // *J Med Chem.* – 2020. – Vol. 63, № 21. – P. 12275–12289.
22. Zhang, S. Targeting microRNAs with small molecules: from dream to reality / S. Zhang, L. Chen, E. J. Jung [et al.] // *Clin Pharmacol Ther.* – 2010. – Vol. 87, № 6. – P. 754–758.
23. Shan, G. A small molecule enhances RNA interference and promotes microRNA processing / G. Shan, Y. Li, J. Zhang [et al.] // *Nat Biotechnol.* – 2008. – Vol. 26, № 8. – P. 933–940.
24. Zhao, R. Designing strategies of small-molecule compounds for modulating non-coding RNAs in cancer therapy / R. Zhao, J. Fu, L. Zhu [et al.] // *J Hematol Oncol.* – 2022. – Vol. 15, № 1. – P. 14.
25. Wang, K. Epigenetic regulation of aging: implications for interventions of aging and diseases / K. Wang, H. Liu, Q. Hu [et al.] // *Signal Transduct Target Ther.* – 2022. – Vol. 7, № 1. – P. 374.
26. Sousa, E. Enoxacin inhibits growth of prostate cancer cells and effectively restores microRNA processing / E. Sousa, I. Graca, T. Baptista [et al.] // *Epigenetics.* – 2013. – Vol. 8, № 5. – P. 548–558.
27. Melo, S.A. Small molecule enoxacin is a cancer-specific growth inhibitor that acts by enhancing TAR RNA-binding protein 2-mediated microRNA processing / S. A. Melo, A. Villanueva, C. Moutinho [et al.] // *Proc Natl Acad Sci USA.* – 2011. – Vol. 108, № 11. – P. 4394–4399.
28. Abell, N. S. Click quantitative mass spectrometry identifies PIWIL3 as a mechanistic target of RNA interference activator enoxacin in cancer cells / N. S. Abell, M. Mercado, T. Caneque [et al.] // *J Am Chem Soc.* – 2017. – Vol. 139, № 4. – P. 1400–1403.
29. Marco, A. Regulatory RNAs in the light of *Drosophila* genomics / A. Marco // *Brief Funct Genomics.* – 2012. – Vol. 11, № 5. – P. 356–365.
30. Xia, B. Transgenerational programming of longevity and reproduction by post-eclosion dietary manipulation in *Drosophila* / B. Xia, J.S. de Belle // *Aging.* – 2016. – Vol. 8, № 5. – P. 1115–1134.
31. Hilton, J. F. An algorithm for conducting exact Smirnov tests / J. F. Hilton, C. R. Mehta, N. R. Patel // *Computational Statistics & Data Analysis.* – 1994. – Vol. 17, № 4. – P. 351–361.
32. Martinez, R. L. A pretest for choosing between logrank and wilcoxon tests in the two-sample problem / R. L. M. C. Martinez, J. D. Naranjo // *Metron.* – 2012. – Vol. 68, № 2. – P. 111–125.
33. Wang, C. Statistical methods for testing effects on «maximum lifespan» / C. Wang, Q. Li, D. T. Redden [et al.] // *Mech Ageing Dev.* – 2004. – Vol. 125, № 9. – P. 629–632.
34. Armstrong, R.A. When to use the Bonferroni correction / R.A. Armstrong // *Ophthalmic and Physiological Optics.* – 2014. – Vol. 34, № 5. – P. 502–508.
35. Han, S. K. OASIS 2: online application for survival analysis 2 with features for the analysis of maximal lifespan and healthspan in aging research / S. K. Han, D. Lee, H. Lee [et al.] // *Oncotarget.* – 2016. – Vol. 7, № 35. – P. 56147–56152.
36. Luo, X. Enoxacin inhibits proliferation and invasion of human osteosarcoma cells and reduces bone tumour volume in a murine xenograft model / X. Luo, X. Liu, Q. Tao [et al.] // *Oncol Lett.* – 2020. – Vol. 20, № 2. – P. 1400–1408.
37. Valianatos, G. A small molecule drug promoting miRNA processing induces alternative splicing of MdmX transcript and rescues p53 activity in human cancer cells overexpressing MdmX protein / G. Valianatos, B. Valcikova, K. Growkova [et al.] // *PLoS One.* – 2017. – Vol. 12, № 10. – P. e0185801.
38. Nishi, K. Enoxacin with UVA irradiation induces apoptosis in the AsPC1 human pancreatic cancer cell line through ROS generation / K. Nishi, M. Kato, S. Sakurai [et al.] // *Anticancer Res.* – 2017. – Vol. 37, № 11. – P. 6211–6214.
39. Cao, S. RNA helicase DHX9 may be a therapeutic target in lung cancer and inhibited by enoxacin / S. Cao, R. Sun, W. Wang [et al.] // *Am J Transl Res.* – 2017. – Vol. 9, № 2. – P. 674–682.
40. Ramirez-Moya, J. Impaired microRNA processing by DICER1 downregulation endows thyroid cancer with increased aggressiveness / J. Ramirez-Moya, L. Wert-Lamas, G. Riesco-Eizaguirre [et al.] // *Oncogene.* – 2019. – Vol. 38, № 27. – P. 5486–5499.
41. McDonnell, A. M. Enoxacin and epigallocatechin gallate (EGCG) act synergistically to inhibit the growth of cervical cancer cells in culture / A. M. McDonnell, H. M. Pyles, E. S. Diaz-Cruz [et al.] // *Molecules.* – 2019. – Vol. 24, № 8. – P. 1580.
42. Itoh, A. Enoxacin up-regulates microRNA biogenesis and down-regulates cytotoxic CD8 T-cell function in autoimmune cholangitis / A. Itoh, D. Adams, W. Huang [et al.] // *Hepatology.* – 2021. – Vol. 74, № 2. – P. 835–846.
43. Rocha, A. L. Enoxacin induces oxidative metabolism and mitigates obesity by regulating adipose tissue miRNA expression / A. L. Rocha, T. I. de Lima, G. P. de Souza [et al.] // *Sci Adv.* – 2020. – Vol. 6, № 49. – P. eabc6250.
44. Emde, A. Dysregulated miRNA biogenesis downstream of cellular stress and ALS-causing mutations: a new mech-

- anism for ALS / A. Emde, C. Eitan, L. L. Liou [et al.] // *EMBO J.* – 2015. – Vol. 34, № 21. – P. :2633-2651.
45. McDonnell, A. M. Enoxacin and epigallocatechin gallate (EGCG) act synergistically to inhibit the growth of cervical cancer cells in culture / A. M. McDonnell, H. M. Pyles, E. S. Diaz-Cruz [et al.] // *Molecules.* – 2019. – Vol. 24, № 8. – P. 1580.
 46. Xu, Y.P. Zika virus infection induces RNAi-mediated antiviral immunity in human neural progenitors and brain organoids / Y.P. Xu, Y. Qiu, B. Zhang [et al.] // *Cell Res.* – 2019. – Vol. 29, № 4. – P. 265-273.
 47. Ahmadi, A. In silico analysis suggests the RNAi-enhancing antibiotic enoxacin as a potential inhibitor of SARS-CoV-2 infection / A. Ahmadi, S. Moradi // *Sci Rep.* – 2021. – Vol. 11, №1. – P. 10271.
 48. Lyu, B. Enoxacin shows broad-spectrum antiviral activity against diverse viruses by enhancing antiviral RNA interference in insects / B. Lyu, C. Wang, Y. Bie [et al.] // *J Virol.* – 2022. – Vol. 96, № 4. – P. e0177821.
 49. Pinto, S. Enoxacin extends lifespan of *C. elegans* by inhibiting miR-34-5p and promoting mitohormesis / S. Pinto, V. N. Sato, E. A. De-Souza [et al.] // *Redox Biol.* – 2018. – Vol.18. – P. 84-92.
 50. Lewis, S.H. Duplication and diversification of Dipteran *Argonaute* genes, and the evolutionary divergence of piwi and Aubergine / S. H. Lewis, H. Salmela, D. J. Obbard // *Genome Biol Evol.* – 2016. – Vol. 8, №3. – P. 507-518.
 51. Malone, C.D. Specialized piRNA pathways act in germline and somatic tissues of the *Drosophila* ovary / C.D. Malone, J. Brennecke, M. Dus [et al.] // *Cell.* – 2009. – Vol. 137, № 3. – P. 522-535.
 52. Nishida, K.M. Gene silencing mechanisms mediated by Aubergine piRNA complexes in *Drosophila* male gonad / K. M. Nishida, K. Saito, T. Mori [et al.] // *RNA.* – 2007. – Vol. 13, № 11. – P. 1911-1922.
 53. Perera, B. P. U. Somatic expression of piRNA and associated machinery in the mouse identifies short, tissue-specific piRNA / B. P. U. Perera, Z. T. Tsai, M. L. Colwell [et al.] // *Epigenetics.* – 2019. – Vol. 14, № 5. – P. 504-521.
 54. Story, B. Defining the expression of piRNA and transposable elements in *Drosophila* ovarian germline stem cells and somatic support cells / B. Story, X. Ma, K. Ishihara [et al.] // *Life Sci Alliance.* – 2019. – Vol. 2, № 5. – P. e201800211.

Благодарность (госзадание)

Исследования выполнены в рамках государственного задания по теме «Генетические и функциональные исследования эффектов геропротекторных интервенций на модели *Drosophila melanogaster*» N 122040600022-1.

Информация об авторах:

Пакшина Наталья Ришатовна – младший научный сотрудник Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН; Scopus Author ID 57222155424, <https://orcid.org/0000-0003-2076-0755> (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: pakshina.n.r@ib.komisc.ru).

Яковлева Дарья Викторовна – младший научный сотрудник Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН; Scopus Author ID 57200146543, <https://orcid.org/0000-0001-6472-3126> (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: dashka-konst@yandex.ru).

Уляшева Наталия Сергеевна – младший научный сотрудник Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН; Scopus Author ID 57221866830, <https://orcid.org/0000-0002-3326-055X> (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: uliasheva.n.s@ib.komisc.ru).

Прошкина Екатерина Николаевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН; Scopus Author ID 56801009300, <https://orcid.org/0000-0003-4558-1796> (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: proshkina.e.n@ib.komisc.ru).

Москалев Алексей Александрович – доктор биологических наук, профессор РАН, член-корреспондент РАН, заведующий лабораторией геропротекторных и радиопротекторных технологий Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН ((167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: amoskalev@ib.komisc.ru); ведущий научный сотрудник Института молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта; Scopus Author ID 7003730453, <https://orcid.org/0000-0002-3248-1633> (119991, Российская Федерация, г. Москва, ул. Вавилова, д. 32; e-mail: amoskalev@ib.komisc.ru).

About the authors:

Natalya R. Pakshina – Junior Researcher, Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID 57222155424, <https://orcid.org/0000-0003-2076-0755> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the

Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: pakshina.n.r@ib.komisc.ru).

Daria V. Yakovleva – Junior Researcher, Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID 57200146543, <https://orcid.org/0000-0001-6472-3126> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: dashka-konst@yandex.ru).

Ekaterina N. Proshkina – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher, Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID 56801009300, <https://orcid.org/0000-0003-4558-1796> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: proshkina.e.n@ib.komisc.ru).

Natalia S. Ulyasheva – Junior Researcher, Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID 57221866830, <https://orcid.org/0000-0002-3326-055X> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: uliasheva.n.s@ib.komisc.ru).

Alexey A. Moskalev – Professor, Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Doctor of Sciences (Biology), Head of the Laboratory of Geroprotective and Radioprotective Technologies, Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus Author ID:7003730453; <https://orcid.org/0000-0002-3248-1633> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: amoskalev@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

Пакшина, Н. Р. Роль генов семейства *Argonaute* в эффектах активатора РНК-интерференции эноксацина на продолжительность жизни *Drosophila melanogaster* / Н. Р. Пакшина, Д. В. Яковлева, Н. С. Уляшева, Е. Н. Прошкина, А. А. Москалев // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2023. – № 6 (64). – С. 103–114.

For citation:

Pakshina, N. R. Rol' genov semejstva *Argonaute* v effektah aktivatora RNK-interferencii enoksacina na prodolzhitel'nost' zhizni *Drosophila melanogaster* [The role of genes of the *Argonaute* family in the effects of the RNA interference activator enoxacin on the lifespan of *Drosophila melanogaster*] / N. R. Pakshina, D. V. Yakovleva, N. S. Ulyasheva, E. N. Proshkina, A. A. Moskalev // Proceedings of the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2023. – № 6 (64). – P. 103–114.

Дата поступления статьи: 17.08.2023

Прошла рецензирование: 04.09.2023

Принято решение о публикации: 07.09.2023

Received: 17.08.2023

Reviewed: 04.09.2023

Accepted: 07.09.2023

События

IV Всероссийская научная конференция «Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана»

(г. Сыктывкар, 5-9 июня 2023 г.)

С 5 по 9 июня 2023 г. в г. Сыктывкаре (Республика Коми) состоялась IV Всероссийская научная конференция «Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана». Инициатором ее проведения выступил Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (отдел флоры и растительности Севера). Соучредителями стали Коми отделение Русского ботанического общества и Коми отделение Общества почвоведов им. В. В. Докучаева.

Цель конференции – обсудить результаты изучения растительного и животного мира, почвенного покрова Крайнего Севера; оценить последствия влияния изменений климата, антропогенного воздействия на северные экосистемы, рассмотреть рекомендации, направленные на их восстановление и подходы к охране редких видов, сообществ и ландшафтов; расширить научные контакты специалистов, наметить направления дальнейших исследований в Арктической зоне России.

В работе конференции приняли очное и заочное участие 227 специалистов из 33 городов и населенных пунктов европейской и центральной частей России, Сибири, Дальнего Востока (Апатиты, Архангельск, Белоярский, Владимир, Гатчина, Долгопрудный, Екатеринбург, Иркутск, Казань, Киров, Лабытнанги, Магадан, Мончегорск, Москва, Мурманск, Нарьян-Мар, Новосибирск, Норильск, Петрозаводск, Петропавловск-Камчатский, Печора, Пущино, Рязань, Салехард, Санкт-Петербург, Сыктывкар, Томск, Тюмень, Улан-Удэ, Ханты-Мансийск, Якутск, пос. Борок Ярославской области, с. Сиреники Провиденского района), среди них три члена-корреспондента РАН, 35 докторов и 110 кандидатов наук (фото 1).

Участники конференции представили 71 организацию, включая ведущие и региональные институты РАН Центрального, Сибирского, Уральского и Дальневосточного отделений РАН, Академий наук Саха (Якутия) и Татарстана, Кольского, Карельского научных центров, 16 государственных университетов (Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Санкт-Петербургский государственный университет, Российский государственный гидрометеорологический университет, Казанский федеральный университет, Московский физико-технический институт (национальный исследовательский университет), Петрозаводский государственный университет, Рязанский государственный университет имени С. А. Есенина, Российский государственный педагогиче-

Events

IV All-Russian Scientific Conference “Biodiversity of ecosystems in the Far North: Inventory, Monitoring, Protection” (Syktyvkar, June 5-9, 2023)



Фото 1. Участники конференции.
Photo 1. Conference participants.

ский университет имени А. И. Герцена, Сыктывкарский государственный университет имени Питирима Сорокина, Северный (Арктический) федеральный университет имени М. В. Ломоносова, Северо-Восточный федеральный университет имени М. К. Аммосова, Томский государственный университет, Российский университет дружбы народов, Уральский государственный лесотехнический университет, Югорский государственный университет, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К. А. Тимирязева) и девять природоохранных организаций – заповедников и национальных парков Российской Федерации (государственные природные биосферные заповедники «Баргузинский», «Лапландский», «Ненецкий», объединенная дирекция «Заповедники Таймыра», национальные парки «Забайкальский», «Берингия», «Югыд ва», «Русская Арктика», природный парк «Нумто»), а также Карельскую региональную общественную организацию «Северная природоохранная коалиция», музейное объединение Ненецкого автономного округа, Арктический научно-исследовательский стационар Института экологии растений и животных УрО РАН, Русское энтомологическое общество.

В ходе научного форума заслушано 95 устных докладов (очных и онлайн), включая 21 пленарный, и представлено 15 стендовых докладов. Работа конференции проходила по шести направлениям (секциям):

1. Разнообразие, структура, динамика растительности Крайнего Севера, вопросы ее классификации и картографирования.

2. Разнообразие сосудистых и споровых растений, грибов, водорослей и лишайников в экосистемах Крайнего Севера.
3. Пространственно-экологическая структура животного населения Крайнего Севера.
4. Редкие виды и сообщества Крайнего Севера, проблемы изучения и охраны.
5. Почвы Арктики и Субарктики: экосистемные функции, генезис и проблемы классификации.
6. Последствия изменений климата и антропогенного воздействия на экосистемы Крайнего Севера.

На пленарной сессии ведущие специалисты в области изучения Арктических экосистем представили восемь обобщающих и проблемных докладов по различным аспектам изучения арктических экосистем. Член-корреспондент РАН С. В. Дёгтева акцентировала внимание коллег на вопросах охраны редких видов в Республике Коми (фото 2). Е. М. Копцева совместно с О. И. Суминой рассказали об экологии растительных сообществ Севера и функциональных признаках растений. И. Н. Поспелов представил итоги исследований семейства бобовые во флоре севера Средней Сибири. Н. А. Константинова сообщила о распространении и изученности редких и угрожаемых в Европе печеночников на севере европейской части России. Таксономическому и биогеографическому исследованию фауны Арктической зоны Евразии был посвящен доклад И. Н. Болотова. С. Ю. Синев представил доклад об истории и перспективах лепидоптерологических исследований в Российской Арктике. Ю. С. Решетников раскрыл особенности ихтиофауны Арктики. А. П. Новоселов охарактеризовал состояние ихтиофауны пресноводных



Фото 2. Открытие пленарной сессии конференции. За трибуной Председатель Программного комитета конференции чл.-корр. РАН, д.б.н. С. В. Дёгтева, далее слева направо члены Программного комитета: чл.-корр. РАН, д.б.н. И. Н. Болотов, Председатель комитета Государственного Совета Республики Коми по природным ресурсам, природопользованию и экологии А. Н. Попов.

Photo 2. Opening the plenary session of the Conference. The speaker is Chair of the Program Committee of the Conference, Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Doctor of Biology S.V. Degteva, then from left to right the members of the Program Committee: on the left - Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Doctor of Biological Sciences I.N. Bolotov, on the right - Chairman of the State Council Committee of the Komi Republic on Natural Resources, Nature Management and Ecology A.N. Popov.

экосистем европейского севера России в условиях климатических изменений и антропогенного пресса, возможности ее хозяйственного использования. Анализу угроз популяциям ценных видов рыб при освоении нефтегазовых месторождений был посвящен доклад В. Д. Богданова. С. К. Кочанов в своем докладе остановился на современной динамике фауны и населения птиц на европейском северо-востоке России и определяющих их факторах. Особенности влияния климатических изменений на состав органического вещества и минеральных компонентов бугристых болот Арктики и Субарктики были раскрыты в докладе Р. С. Василевича и Е. Д. Лодыгина. Д. А. Никитин по результатам работ, выполненных совместно с М. В. Корнейковой, Л. В. Лысак, А. В. Почикаловым, Н. С. Мергеловым, А. В. Долгих и С. В. Горячкиным, охарактеризовал микробиом почв западного сектора Российской Арктики.

На первой секции были заслушаны один пленарный и девять секционных докладов. Пленарный доклад В. Ю. Нешатаевой был посвящен закономерностям дифференциации растительного покрова севера Корякского округа и геоботаническому районированию его территории (фото 3). В секционных сообщениях представлены различные аспекты изучения растительного покрова Крайнего Севера, которые затрагивали вопросы: классификации и разнообразия растительности (доклады К. И. Скворцова и В. Ю. Нешатаевой; Е. Л. Веревкиной и Е. Д. Лапиной); мониторинга естественного восстановления растительности оленьих пастбищ (Т. В. Дьячкова); структуры и динамики древесной растительности в горных системах (С. О. Вьюхин с соавторами, А. А. Григорьев с соавторами) и на равнинных территориях европейского северо-востока России (И. Н. Кутявин с соавторами), радиального роста деревьев субарктического пояса (доклады А. В. Манова и И.Н. Кутявина; Д. С. Балакина с соавторами), динамики количественных характеристик древостоев Архангельской области (Ж. А. Бруева и П. А. Феклистов).

На секции 2 были представлены два пленарных и 11 секционных докладов. В пленарном докладе С. С. Холода и О. М. Афониной были показаны результаты изучения мхов западной части Чукотского нагорья на градиентах экологических факторов (фото 4). Пленарный доклад Е. Н. Патовой с соавторами был посвящен оценке разнообразия циано-



Фото 3. Пленарный доклад д.б.н. В.Ю. Нешатаевой на заседании секции 1.
Photo 3. The plenary report of Doctor of Biology V.Yu. Neshataeva at Section 1.



Фото 4. Пленарный доклад д.б.н. С. С. Холода на секции 2.
Photo 4. The plenary report of Doctor of Biology S. S. Kholod at Section 2.

бактерий и микроводорослей в тундровых почвах северных регионов Урала на основе морфологических и метагеномных подходов. В секционных выступлениях были освещены итоги исследований зеленых микроводорослей (И. Н. Егорова с соавторами) и снежных водорослей (И. В. Новаковская и Е. Н. Патова); разнообразия бактерий в микробных сообществах лишайников Севера России (Т. А. Панкратов и А. В. Мелехин), микроскопических почвенных грибов Приполярного Урала (В. А. Ковалева с соавторами) и урбозкосистем г. Мурманска (А. С. Сошина и М. В. Корнейкова), лишениот предгорных ландшафтов Полярного Урала (С. Н. Плюснин) и ООПТ Воркутинского района Республики Коми (Т. Н. Пыстина и Н. А. Семенова). Доложены результаты изучения мятликов российского Крайнего Севера (М. В. Олонова), разнообразия макрофитов малых и средних рек севера Мурманской области (О. А. Михалкина с соавторами), флоры сосудистых растений Соловецкого архипелага (И. А. Савинов), мониторинга урожайности ягод клюквы болотной в Карелии (В. К. Антипин).

Секция 3 включала один пленарный и 26 секционных докладов (фото 5). Пленарный доклад О. И. Кулаковой и А. Г. Татаринова был посвящен сравнительному анализу горных фаун булавоусых чешуекрылых Хибин, Полярного Урала и плато Путорана. В секционных докладах были озвучены результаты исследований рыбного населения северных рек (доклады А. Б. Захарова и Э. И. Бознака, Е. Н. Ядренкиной с соавторами, В. И. Пономарева, А. Б. Захарова), пресноводного зоопланктона водоемов бассей-



Фото 5. Заседание секции 3.
Photo 5. At Section 3.

на р. Сось (О. Н. Кононова с О. А. Лоскутовой), донных беспозвоночных (М. А. Батурина, Н. М. Сухих совместно с Е. Б. Фефиловой), амфибиотических насекомых в термальных и холодных карстовых источниках заказника Пым-Ва-Шор (О. А. Лоскутова), зообентоса (Е. Б. Фефилова), пресноводных моллюсков НАО (С. Е. Соколова с соавторами). Ряд докладов был посвящен итогам исследования беспозвоночных наземных экосистем: энтомофауны государственного природного заповедника «Медвежий острова» (А. А. Попов совместно с А. П. Бурнашевой), почвенных клещей высокоарктического острова Шокальского (Карское море) (М. С. Бизин совместно с О. Л. Макаровой), жужелиц (Т. Л. Ананина совместно с Р. А. Суходольской), почвообитающих колембол (А. А. Таскаева с соавторами), пространственного распределения почвенных беспозвоночных в южных тундрах (А. А. Дитц). Часть выступлений касалась консорционных связей шмелей (Н. И. Филиппов), вредителей древесно-кустарниковой растительности (Д. Н. Торбик), роли кровососущих комаров в экосистемах Севера (Е. В. Панюкова), фауны блох мелких млекопитающих (Н. М. Быховец совместно с А. Н. Петровым). Ряд сообщений затрагивал вопросы исследования фауны, структуры и динамики численности мелких млекопитающих (Н. М. Быховец и А. Н. Петров, А. Е. Якимова, И. В. Стасюк совместно с А. Д. Мироновым), орнитофауны (Н. М. Николаева, Н. С. Суханова), а также изучения новоземельской популяции северного оленя в национальном парке «Русская Арктика» (И. А. Мизин и Ю. А. Попов), пространственного распределения северных оленей (А. Н. Терёхина с соавторами), управления популяциями диких северных оленей на Таймыре (В. В. Михайлов и Л. А. Колпащиков).

На секции 4 были представлены один пленарный и девять секционных докладов (фото 6). Е. А. Боровичев в пленарном докладе раскрыл проблемы региональной сети ООПТ в Мурманской области. На секции прозвучали доклады, посвященные проблемам изучения редких ландшафтов – карстовых экосистем Тимана (Е. Н. Мелехина с соавторами), различным аспектам изучения редких растений: их фенологическим ритмам (Е. А. Платонова), микроклональному размножению как способу сохранения редких видов растений (Ж. Э. Михович совместно с Л. В. Тетерюк), оценке состояния хвойных насаждений бо-



Фото 6. Заседание секции 4.
Photo 6. At Section 4.

танического сада Соловецкого музея-заповедника (Г. А. Копылова и В. А. Рудакова). В ряде сообщений были продемонстрированы результаты исследований редких видов птиц и млекопитающих: кречета, сапсана (Ю. М. Боговолова), северной пищухи (А. Н. Королев), северного оленя (Д. В. Панченко и О. В. Ильина), и сохранения мест их обитания, данные мониторинга с помощью нейросетей атлантического подвида моржа (В. А. Ефремов с соавторами), предложены подходы к возрождению жемчужных промыслов в Северном крае (В. В. Рыкусов).

На секции 5 заслушаны два пленарных и 10 секционных докладов (фото 7). Пленарный доклад Д. А. Каверина раскрыл вопросы влияния современных климатических и ландшафтных изменений на температурные режимы почв Субарктики европейского северо-востока России. В пленарном докладе Е. М. Лаптевой с соавторами были показаны зональные закономерности формирования микробных сообществ в почвах бугристых болот европейского северо-востока России. На секции обсуждены темы разнообразия почв едомных останцов п-ова Быковского в тундровой зоне Якутии (Д. Г. Федоров-Давыдов с соавторами), географо-генетических особенностей и магнитной восприимчивости мерзлотных черноземов Центральной Якутии (А. П. Чевычелов с соавторами), оценки фосфатного состояния мерзлотных почв Центральной Якутии (О. Г. Захарова совместно с А. П. Чевычеловым), разнообразия микробных сообществ антропогенно-трансформированных луговых почв (Н. П. Кузьмина с соавторами) и многолетнемерзлых торфяников (А. В. Пастухов с соавторами), распределения макро- и микроэлементов в структурных компонентах постагрогенной тундровой почвы (О. В. Шахтарова с соавторами), полициклических ароматических углеводородов в образцах сезонно-талого слоя тундровых торфяников в условиях модельного эксперимента (Е. В. Яковлева совместно с Д. Н. Габовым). Рассмотрены особенности первичного почвообразования на карьерах в тундровой зоне Республики Коми (И. А. Лиханова с соавторами), вопросы автоматизированного мониторинга влажности тундровых почв (Д. А. Каверин и А. В. Пастухов), пампинг-эффект в мерзлотных почвах (Л. Э. Лапина).



Фото 7. Работа секции 5.
Photo 7. Work at Section 5.

На секции 6 озвучены два пленарных и восемь секционных докладов (фото 8). В пленарном докладе Д. С. Орлова с соавторами показана модель потенциального ареала сибирской язвы в Арктической зоне Российской Федерации и дан прогноз его изменений в связи с потеплением климата. Пленарный доклад В.В. Михайлова был посвящен ретроспективному анализу и обобщению данных о динамике факторов климата в Арктической зоне Западной и Средней Сибири. В секционных докладах показаны состояние территориальной охраны природы в Ловозерских горах Мурманской области (Д. Р. Ахмерова с соавторами), результаты изучения гибели медведей на Камчатке (Т. И. Примак), анализа взвешенных частиц в озерных водах г. Якутска (А. А. Руфова), влияния серпентинитсодержащих материалов на физиологические и биометрические показатели злаков в условиях загрязнения торфяной почвы тяжелыми металлами (А. Г. Петрова и М. В. Слукowska); продемонстрированы изменения растительного покрова оленьих пастбищ под влиянием промышленного освоения и высокой нагрузки выпаса по спутниковым снимкам (В. В. Елсаков), запасов кормов оленьих пастбищ в южных тундрах Ямала (А. М. Горбунова, Д. В. Веселкин); охарактеризованы филогенетические и функциональные аспекты восстановления постагрогенных сообществ в субарктике (А. Б. Новаковский совместно с А. Н. Панюковым), формирование растительности на карьерах тундровой зоны северо-востока европейской части России (И. А. Лиханова с соавторами), фиторемедиационная способность галофитов (Е. Н. Терехова и М. А. Павлова).

Стендовая секция была представлена 15 докладами, которые продемонстрировали результаты изучения отдельных видов растений и их популяций (морозка (Н. Ю. Егорова и В. Н. Сулейманова), пион уклоняющийся (А. Е. Скопин)), находок *Zosteramarina* на Кольском п-ове (И. В. Рыжик и С. В. Малавенда), дриадовых сообществ Чукотского п-ова (А. С. Етылина), динамики растительного покрова п-ова Ямал в голоцене по данным споро-пыльцевого анализа озерных донных отложений (Г. Р. Нигаматзянова с соавторами). Ряд стендовых докладов был посвящен гельминтофауне дикого северного оленя (О. А. Логинова совместно с Д. В. Панченко), типулоидным двукрылым заповедника «Ненецкий» (Н. М. Парамонов



Фото 8. Заседание секции 6.
Photo 8. At Section 6.

и Ю. М. Богомолова), таксономическому разнообразию клопов Полярного Урала (А. Н. Зиновьева), особенностям распространения мелких млекопитающих в южной части НАО (А. Е. Скопин), новым видам птиц заповедника «Ненецкий» (Ю. М. Богомолова), хищным птицам Приполярного Урала (Н. П. Селиванова и Г. В. Батула), мониторингу патогенных организмов земляники садовой в Республике Карелии (О. В. Синкевич и С. Н. Лябзина), накоплению фенольных соединений в растениях Якутии (Н. Н. Иванова и Н. К. Чирикова), гидрохимической характеристике водотоков Батагайского провала (М. И. Ксенофонтова), гидробиологическому состоянию водотоков бассейна р. Колвы (Т. Г. Шихова с соавторами).

Участники конференции отметили, что в последние годы Правительство Российской Федерации обращает пристальное внимание на социально-экономическое развитие Арктической зоны страны. Диверсификация промышленного производства, модернизация и развитие транспортно-логистической инфраструктуры, организация туризма неизбежно окажут воздействие на состояние окружающей среды в районах Крайнего Севера и Арктической зоны Российской Федерации, где экосистемы крайне чувствительны к техногенным нагрузкам, легко разрушаются и очень медленно восстанавливаются. Необходимо принятие действенных мер, направленных на рациональное использование, сохранение и восстановление природного потенциала регионов Арктической зоны Российской Федерации для достижения их сбалансированного развития. К ним относятся:

– объединение усилий государственных структур, научных и общественных организаций в решении проблем рационального освоения Арктической зоны Российской Федерации, сохранения условий для традиционного природопользования коренных малочисленных народов Крайнего Севера, Сибири и Дальнего Востока;

– внедрение систем мероприятий, направленных на минимизацию ущерба природной среде в Арктической зоне Российской Федерации и мониторинг состояния ее важнейших компонентов, восстановление нарушенных биогеоценозов;

– продолжение работ по инвентаризации биологического разнообразия регионов Крайнего Севера и Арктической зоны Российской Федерации, обобщению полученных данных, прежде всего, в форме общедоступных баз данных, содержащих сведения о флоре, фауне, растительности, почвенном покрове и ландшафтах;

– проведение постоянного мониторинга состояния всех компонентов арктических экосистем в связи с глобальными изменениями климата;

– внедрение современных методов исследований, в частности ДНК штрих-кодирования, ГИС-технологий, геостатистического анализа, дистанционного зондирования и математического моделирования экосистем, а также использование оцифровки биологических коллекций;

– выделение из федерального бюджета средств, необходимых для поддержания, расширения и современно-

го оснащения коллекционных фондов, являющихся основой для изучения биоразнообразия;

– поддержание и развитие сети научных стационаров в высоких широтах;

– проведение комплексных сухопутных, прибрежных и морских экспедиций в регионах Крайнего Севера и Арктической зоне Российской Федерации;

– формирование в Арктической зоне Российской Федерации единого экологического каркаса на базе особо охраняемых природных территорий (далее – ООПТ);

– регулярное проведение междисциплинарных все-российских и международных научных конференций для обсуждения итогов и перспектив изучения живого покрова, рационального использования и охраны природных ресурсов Крайнего Севера и Арктической зоны Российской Федерации, а также школ и семинаров для молодых исследователей, для совершенствования экологического образования и просвещения населения.

Конференция рекомендовала:

1. Развивать сотрудничество научных организаций, высших учебных заведений, научно-образовательных центров мирового уровня, дирекций ООПТ по вопросам инвентаризации биологического разнообразия, мониторинга и охраны экосистем, рационального природопользования в Арктической зоне Российской Федерации.
2. Продолжить работу по подготовке и изданию монографической сводки по классификации растительности Российской Арктики.
3. Продолжить работу по созданию новых ООПТ в Арктической зоне Российской Федерации, выявлению и охране редких и уникальных почв в Арктической зоне Российской Федерации как основы сохранения нетипичных для региона местообитаний растений и животных.
4. Активизировать работу по подготовке цифровых баз данных о разнообразии и свойствах почв Крайнего Севера и Арктики, подготовке и публикации почвенных карт на территорию Арктической зоны Российской Федерации для их использования различными организациями.
5. Продолжить работу по разработке систем биоиндикаторов, маркирующих изменение состояния наземных и водных экосистем.
6. Экологическим службам промышленных предприятий, работающих в регионах Арктической зоны Российской Федерации, разработать и внедрять программы сохранения биологического разнообразия, применять современные методы биологической рекультивации нарушенных территорий.
7. Министерству природных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Коми, Департаменту природных ресурсов, экологии и агропромышленного комплекса Ненецкого автономного округа, Департаменту природных ресурсов и экологии Ямало-Ненецкого автономного округа рассмотреть вопрос о создании

единого каркаса ООПТ регионального и местного значений.

8. Министерству природных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Коми:

– продолжить реализацию Схемы развития и размещения ООПТ республиканского значения на 2022–2030 годы;

– продолжить совместно с ФИЦ Коми НЦ УрО РАН работы по мониторингу природных комплексов на ООПТ регионального уровня, изучению разнообразия и свойств почв, состояния популяций редких видов растений, животных и грибов за счет привлечения средств спонсоров и включения соответствующих мероприятий в Государственную программу Республики Коми «Воспроизводство и использование природных ресурсов и охрана окружающей среды».

9. Ходатайствовать перед Минобрнауки России о выделении целевого финансирования для организации комплексных сухопутных, прибрежных и морских экспедиций в регионах Крайнего Севера и Арктической зоне Российской Федерации, поддержки научных коллекций и стационаров.

10. Провести V Всероссийскую конференцию «Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана» в 2027 г.

Участники конференции отметили высокий уровень комплексных исследований арктических экосистем, выполняемых специалистами Института биологии Коми НЦ УрО РАН, и выразили благодарность администрации учреждения, оргкомитету за высокий уровень организации и проведения научного мероприятия.

*Председатель Программного комитета конференции,
д.б.н., чл.-корр. РАН, директор ФИЦ Коми НЦ УрО РАН
С. В. Дёгтева*

*Председатель организационного комитета
конференции, к.б.н., в.н.с. Института биологии
ФИЦ Коми НЦ УрО РАН
Е. Н. Патова*

*Секретарь организационного комитета конференции,
к.б.н., н.с. Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН
Е. Е. Кулюгина*

Сообщения

Памяти Владимира Александровича Головки (1947–2022)



10 декабря 2022 г. на 76-м году жизни перестало биться сердце доктора биологических наук, ведущего научного сотрудника Института физиологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, лауреата Государственной премии Российской Федерации в области науки и техники, заслуженного работника Республики Коми **Владимира Александровича ГОЛОВКО**.

В. А. Головки родился 22 мая 1947 г. в г. Харькове бывшей Украинской ССР. Рос и воспитывался в г. Константиновке Донецкой области в семье деда Пантелеймона Беспальченко. Мама, врач по профессии, работала в больнице. Володя рос вместе с двоюродными братьями и сестрами, мальчишки отличались большой изобретательностью, были склонны к проказам, летом целыми днями пропадали на речке Кривой Торец. Город Константиновка издавна считался центром стекольной промышленности, и почти вся родня работала на стекольном заводе. Учеба в школе Володе нравилась, появились новые друзья, увлечения. Учился он хорошо и окончил школу в 1965 г. с серебряной медалью. Мечтал о Московском государственном университете, усердно готовился по физике, математике, поступал дважды, но оба раза не добрал необходимого количества баллов. Незадолго до окончания школы семья переехала в г. Авдеевку, где отчиму Владимира предоставили работу на крупнейшем в Европе Авдеевском коксохимическом заводе. Здесь Владимир Александрович и начал свою трудовую деятельность в должности помощника электрика, но проработал недолго. В 1966 г. он стал студентом биологического факультета Донецкого государственного университета. В этот период в стране возрождались генетика, и декан факультета энтомолог, профессор З.В. Усова

Reports

To the memory of Vladimir Alexandrovich Golovko (1947–2022)

решила готовить свои кадры по этой дисциплине. После первого курса в составе группы из трех человек Владимир Александрович был командирован для продолжения образования в Ленинградский государственный университет, где и проучился со второго по пятый курсы. На третьем курсе началась специализация, и он выбрал для себя физиологию, а точнее – электрокардиологию. Его привлекла эта наука, родившаяся на стыке физиологии и биофизики. Дипломную работу Владимир Александрович выполнил в лаборатории прикладной физиологии Института эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова.

Владимир Александрович был разносторонним человеком. В студенческие годы он сполна использовал все возможности культурной жизни Северной столицы. Посещал лекции по истории искусства в Эрмитаже, знакомился с работами художников в Русском музее, пересмотрел весь репертуар легендарного БДТ, не пропускал филармонические концерты (снял комнату рядом с Площадью искусств), собирал книги и альбомы по искусству, пластинки с записями известных и популярных исполнителей.

В 1971 г. после завершения обучения Владимир Александрович был приглашен на работу в Институт биологии Коми филиала АН ССР (ныне – Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН), где молодой доктор наук, в будущем акад. М. П. Роцевский, организовывал лабораторию сравнительной физиологии. Владимир Александрович сразу же включился в работу по изучению физиологии сердца. Имея опыт и компетенции в исследованиях с применением микроэлектродной техники, создал уникальную по тем временам экспериментальную установку для изучения генерации потенциалов действия в синусно-предсердной области животных. В 1972–1975 гг., обучаясь в аспирантуре, выполнил (фото 1), а в 1977 г. защитил в диссертационном совете Ленинградского университета кандидатскую



Фото 1. Владимир Александрович увлечен работой (1973). Фото из архивных материалов ИФ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН.

Photo 1. Vladimir Alexandrovich is caught up in work (1973). Archive materials of the Institute of Physiology FRC Komi SC UB RAS.

диссертацию «Температурные воздействия на генерацию трансмембранных потенциалов мышечных клеток изолированной сино-атриальной (далее – СА) области сердца рыб». Впервые в сино-атриальной области сердца рыб были идентифицированы и количественно охарактеризованы три основных типа внутриклеточных потенциалов действия (далее – ПД), установлены изменения фаз ПД под действием температуры от 0 до 20 °С в разные сезоны года и показано адаптивное значение этих изменений.

Успешная защита окрылила молодого исследователя, придала новый импульс работе. Владимир Александрович по многу часов проводил за установкой, регистрируя спонтанную электрическую активность сердца животных, стоящих на разных ступенях эволюции (от оболочника до млекопитающих). В 1989 г. ему удалось обобщить результаты работы в монографии «Влияние ионов и температуры на генерацию ритма сердца позвоночных», которая вышла в свет в Ленинградском отделении издательства «Наука», а в 1991 г. он успешно защитил докторскую диссертацию.

В. А. Головки были разработаны представления о механизмах генерации и вкладе ионов Ca^{2+} в фазы ПД клеток водителя ритма. Установлены закономерности изменения длительности спайка в эволюционном ряду позвоночных, показана высокая чувствительность к температуре клеток, работающих в режиме истинного водителя ритма (фото 2).



Фото 2. Проверка деятельности Института физиологии Комиссией РАН. Слева направо: Владимир Александрович рассказывает о своих исследованиях чл.-корр. РАН Д. П. Дворецкому и академику А. Д. Ноздрачеву. 6 июля 2006 г. Фото М. В. Соколовой.

Photo 2. Inspection of the activities of the Institute of Physiology by the RAS Commission. From left to right: Vladimir Alexandrovich speaks about his studies to the RAS Corresponding Member D. P. Dvoretzkiy and the Academician A.D. Nozdrachev, July 6, 2006. Photo made by M. V. Sokolova.

Владимир Александрович получил признание как ведущий специалист в области физиологии сердца, внесший значительный вклад в понимание механизмов формирования спонтанной ритмической активности клеток в сердце позвоночных животных. Им разработаны фундаментальные вопросы функционирования миокарда с позиций электрической активности клеток синусно-предсердной области. Экспериментально получены и теоретиче-

ски обобщены приоритетные данные, создающие основу для понимания роли разных ионных токов в генерации электрических импульсов сердца и процессов становления спонтанной ритмической активности в эволюции. В. А. Головки на модели сердца куриного эмбриона впервые в мире установлен феномен сохранения автоматизма клеток правого предсердия при аппликации специфических блокаторов кальциевых каналов. Им предложена гипотеза о существовании механизма, компенсирующего блок кальциевого тока L-типа, повышающего надежность генерирования потенциалов действия и, следовательно, сохранения автоматизма сердца. Полученные Владимиром Александровичем интеллектуальные результаты востребованы для создания современной модели генерирования потенциалов действия клеток типа истинного и скрытого водителя ритма. Разработка такой модели важна для поиска и тестирования перспективных фармакологических препаратов, регулирующих работу сердца.

В. А. Головки – автор и соавтор свыше 150 работ, опубликованных в ведущих отечественных и зарубежных журналах. Он был востребован в качестве участника международных симпозиумов и конференций по сердечной деятельности. Неоднократно представлял свои результаты на научных мероприятиях, организуемых Международным обществом исследователей сердца (International Society of Heart Research, ISHR) и Европейским обществом кардиологов (Fellow of the European Society of Cardiology) (фото 3, 4). Многие годы он являлся членом этих обществ, а также Российского общества физиологов им. И.П. Павлова.



Фото 3. Слева направо: профессор Д. Нобл и д.б.н. В. А. Головки на одном из международных форумов. Фото из архивных материалов ИФ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН.

Photo 3. From left to right: Professor D. Noble and Doctor of Biology V. A. Golovko on the International Forum. Archive materials of the Institute of Physiology FRC Komi SC UB RAS.

Владимир Александрович щедро делился опытом и знаниями с молодыми исследователями, аспирантами, студентами, принципиально и настойчиво стремился к сохранению лучших традиций отечественной науки, осознанию обществом ценности интеллектуального труда. Этому способствовала и его деятельность в качестве лектора общества «Знание», которое совсем недавно возродилось вновь. Многие годы Владимир Александрович был активным членом специализированного Диссертационного совета Д 004. 017.02 при Институте физиологии Коми НЦ УрО РАН (фото 5).



Фото 4. Сотрудники лаборатории физиологии сердца на XXX ежегодной конференции Европейской секции Международного общества исследователей сердца в г. Хайфа, Израиль. Слева направо: С. Л. Гошка, О. Г. Берникова, А. О. Овечкин, К. А. Седова, В. А. Головки. (2011). Фото из архивных материалов ИФ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН.

Photo 4. Members of the Heart Physiology Laboratory at the XXX Annual Conference of the European Section of the International Society for Heart Research in Haifa, Israel. From left to right: S. L. Goshka, O. G. Bernikova, A. O. Ovechkin, K. A. Sedova, V. A. Golovko (2011). Archive materials of the Institute of Physiology FRC Komi SC UB RAS.



Фото 5. Выступление В. А. Головки на заседании Диссертационного совета ИФ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (2008). Фото М. В. Соколовой.

Photo 5. V. A. Golovko speaks at the Session of the Dissertation Council of the Institute of Physiology FRC Komi SC UB RAS. Photo made by M. V. Sokolova.

За высокие профессиональные заслуги и добросовестный труд доктор биологических наук В. А. Головки неоднократно награждался почетными грамотами, в том числе Почетными грамотами РАН Республики Коми. Ему присво-



Фото 6. Председатель Правительства Российской Федерации М. Е. Фрадков вручает В. А. Головки Государственную премию Российской Федерации 2003 г. в области науки и техники за работу «Эволюционная электрокардиология: хронотопография возбуждения сердца позвоночных», Москва, Дом Правительства, 28 июня 2005 г. Фото из архивных материалов ИФ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН.

Photo 6. Chairman of the Government of the Russian Federation M. E. Fradkov awards V. A. Golovko the 2003 Science and Technics State Prize of the Russian Federation for the research work "Evolutionary electrocardiology: chronotopography of the heart excitation of vertebrates". Moscow, Government House, June 28, 2005. Archive materials of the Institute of Physiology FRC Komi SC UB RAS.

ено Почетное звание «Заслуженный работник Республики Коми». В 2003 г. за достижения в области изучения электрофизиологии сердца Владимир Александрович в составе коллектива авторов, возглавляемого академиком М. П. Рощевским, был удостоен Государственной премии Российской Федерации в области науки и техники (фото 6).

Владимир Александрович был жизнерадостным и оптимистично настроенным человеком, любил свою семью, супругу Тамару Константиновну, дочь Анну, внучку Екатерину, у него было много друзей. Он всегда радовался их профессиональным успехам. До последнего дня, несмотря на болезни, Владимир Александрович был полон творческих планов и идей, занимал активную жизненную позицию, старался передать все свои знания подопечным магистрантам и аспирантам. Таким он и останется в нашей памяти.

*А. В. Козловская, д.б.н. Т. К. Головки,
д.м.н. Е. Р. Бойко, коллеги*



Научный журнал

ИЗВЕСТИЯ

Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук

**Серия «Экспериментальная биология и экология»
№ 6 (64)**

Номер подготовили:

Ответственный секретарь серии к.б.н. Е. А. Юшкова
Выпускающий редактор – И. В. Курляк
Редактор – О. А. Гросу
Переводчик – Е. С. Кузьмина
Компьютерное макетирование – Е. Н. Старцева
Дизайн обложки – Я. С. Куликова

Лицензия № 0047 от 10.01.1999.

Подписано в печать 18.10.2023. Дата выхода в свет 20.10.2023.

Усл.-печ.л. 14.5. Уч.-изд.л. 15.5. Тираж 300. Заказ № 46.

Формат бумаги 60x84¹/₈.

Свободная цена.

Подготовлено к изданию и отпечатано в редакционно-издательском центре ФИЦ Коми НЦ УрО РАН
167982, Российская Федерация, ГСП-2, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 24.

Адрес учредителя, издателя: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр УрО РАН».
167982, Российская Федерация, ГСП-2, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 24.