

# ИЗВЕСТИЯ ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ ПОВОЛЖСКИЙ РЕГИОН

## ЕСТЕСТВЕННЫЕ НАУКИ

№ 2 (46)

2024

## СОДЕРЖАНИЕ

### БОТАНИКА

- Ложкина-Гамецкая Н. И., Мoiseeva E. A., Бордей Р. Х.* Эколого-биологические особенности *Ornithopus sativus* Brot. и перспективы интродукции в условиях средней тайги Западной Сибири ..... 3
- Любов М. С., Недосеко О. И., Шеманаев В. А., Митичева Т. И.* Влияние микроклиматических различий города Арзамаса на фенологические процессы ..... 14
- Фатюнина Ю. А., Щеглов А. Е., Суркова О. Е., Новикова Л. А., Артемова С. Н.* Онтогенетическая структура локальных популяций *Linum flavum* L. (Linaceae) в Пензенской области ..... 32
- Пивоварова Ж. Ф., Багаутдинова З. З., Благодатнова А. Г.* Особенности распределения цианобактериально-водорослевой флоры в пределах горной катены ..... 48

### ЗООЛОГИЯ

- Дубинин М. С., Короткова А. А.* Карабидофауна промышленных зон города Тула ..... 61

### ЭКОЛОГИЯ

- Малявина М. С., Смирнов Д. Г.* Структура сообществ эктопаразитов рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки ..... 73

### ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

- Таймазова Н. С., Арнаутова Г. И., Цахуева Ф. П.* Изменение содержания хлорофилла в листьях пшеницы при смене водного режима ..... 93
- Макеева И. Ю., Пузина Т. И.* Влияние структурного состояния клубенькового цитоскелета на показатели флуоресценции хлорофилла и содержание ауксинов у *Solanum tuberosum* ..... 104

**UNIVERSITY PROCEEDINGS  
VOLGA REGION**

**NATURAL SCIENCES**

№ 2 (46)

2024

**CONTENTS**

**BOTANY**

- Lozhkina-Gametskaya N.I., Moiseeva E.A., Bordey R.Kh.* Ecological and biological features of *Ornithopus sativus* Brot. and the prospects of introduction in the conditions of the middle taiga of Western Siberia ..... 3
- Lyubov M.S., Nedoseko O.I., Shemanaev V.A., Miticheva T.I.* The influence of microclimatic differences in the city of Arzamas on phenological processes..... 14
- Fatyunina Yu.A., Shcheglov A.E., Surkova O.E., Novikova L.A., Artemova S.N.* Ontogenetic characteristics of local populations of *Linum flavum* L. (Linaceae) in the Penza region ..... 32
- Pivovarova Zh.F., Bagautdinova Z.Z., Blagodatnova A.G.* The features of cyanobacterial-algal flora distribution within the mountain catena ..... 48

**ZOOLOGY**

- Dubinina M.S., Korotkova A.A.* Carabidfauna of industrial zones of the city of Tula ..... 61

**ECOLOGY**

- Malyavina M.S., Smirnov D.G.* Winter appearance of ectoparasite communities living bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in the artificial caves of the Samara Luka ..... 73

**PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF PLANTS**

- Taymazova N.S., Arnautova G.I., Tsakhueva F.P.* Changes in chlorophyll content in wheat leaves when changing the water regime ..... 93
- Makeeva I.Yu., Puzina T.I.* Influence of the structural state of the tubulin cytoskeleton on chlorophyll fluorescence indicators and auxin content in *Solanum tuberosum* ..... 104

УДК 58.02:58.084:58.084.5

doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-1

### Эколого-биологические особенности *Ornithopus sativus* Brot. и перспективы интродукции в условиях средней тайги Западной Сибири

Н. И. Ложкина-Гамецкая<sup>1</sup>, Е. А. Моисеева<sup>2</sup>, Р. Х. Бордей<sup>3</sup>

<sup>1,2</sup>Сургутский государственный педагогический университет, Сургут, Россия

<sup>3</sup>Сургутский государственный университет, Сургут, Россия

<sup>1</sup>L-G.surgpu@mail.ru, <sup>2</sup>lapinaea\_vizit@mail.ru, <sup>3</sup>ar80@yandex.ru

**Аннотация.** *Актуальность и цели.* Представлены оригинальные результаты изучения эколого-биологических особенностей сераделлы посевной (*Ornithopus sativus* Brot.) при интродукции в условиях средней тайги Западной Сибири и дана первичная оценка перспективности введения ее в культуру региона (на примере Сургутского района). Впервые определена потенциальная аллюмоустойчивость культуры, выявлены особенности онтогенеза и биоморфологические признаки, приведены результаты кормовой оценки и продуктивности, установлена возможность возделывания сераделлы посевной на корм в экстремальных почвенно-климатических условиях ХМАО-Югры. *Материалы и методы.* Исследования по изучению эколого-биологических особенностей сераделлы посевной и перспективы интродукции в условиях средней тайги Западной Сибири проводились на базе ботанического сада Сургутского государственного университета ХМАО-Югры. Объектом изучения является однолетняя бобовая культура сераделла посевная (*Ornithopus sativus* Brot.). *Результаты.* В результате исследований установлено, что сераделла посевная относится к 1 группе видов растений, устойчивых к ионам алюминия, так как изучаемые концентрации не оказали существенного влияния на вегетативные органы растения. А в условиях холодного северного климата ХМАО-Югры у сераделлы посевной наблюдается сокращение продолжительности межфазных периодов в виргинильный период развития и удлинение наступления основных фенологических фаз в генеративный период. Корм, полученный из травостоя культуры, обладает высокой биологической ценностью. *Выводы.* Исходя из полученных данных, можно сказать, что сераделла посевная (*Ornithopus sativus* Brot.) обладает высоким адаптивным потенциалом к лимитирующим почвенно-климатическим факторам средней тайги Западной Сибири.

**Ключевые слова:** интродукция, сераделла посевная (*Ornithopus sativus* Brot.), аллюмоустойчивость, кислые оподзоленные почвы, средняя тайга Западной Сибири

**Для цитирования:** Ложкина-Гамецкая Н. И., Моисеева Е. А., Бордей Р. Х. Эколого-биологические особенности *Ornithopus sativus* Brot. и перспективы интродукции в условиях средней тайги Западной Сибири // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2024. № 2. С. 3–13. doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-1

## Ecological and biological features of *Ornithopus sativus* Brot. and the prospects of introduction in the conditions of the middle taiga of Western Siberia

N.I. Lozhkina-Gametskaya<sup>1</sup>, E.A. Moiseeva<sup>2</sup>, R.Kh. Bordey<sup>3</sup>

<sup>1,2</sup>Surgut State Pedagogical University, Surgut, Russia

<sup>3</sup>Surgut State University, Surgut, Russia

<sup>1</sup>L-G.surgpu@mail.ru, <sup>2</sup>lapinaea\_vizit@mail.ru, <sup>3</sup>ar80@yandex.ru

**Abstract.** *Background.* The study presents the original results of studying the ecological and biological features of the seed-bearing seradella (*Ornithopus sativus* Brot.) during introduction in the conditions of the middle taiga of Western Siberia and gives a primary assessment of the prospects for its introduction into the culture of the region (using the example of the Surgut district). For the first time, the potential alum resistance of the crop was determined, the features of ontogenesis and biomorphological signs were revealed, the results of feed assessment and productivity were presented, the possibility of cultivating seradella for fodder in extreme soil and climatic conditions of the Khanty-Mansiysk Autonomous Area was established. *Materials and methods.* The research on the study of the ecological and biological features of the seradella sowing and the prospects of introduction in the conditions of the middle taiga of the Western Siberia was conducted on the basis of Botanical Garden of the Surgut State University of the Khanty-Mansiysk Autonomous Area-Yugra. The object of the study is the annual legume seradella seed (*Ornithopus sativus* Brot.). *Results.* As a result of the research, it was found that seradella sowing belongs to the 1st group of plant species resistant to aluminum ions, since the studied concentrations did not have a significant effect on the vegetative organs of the plant. And in the conditions of the cold northern climate of the Khanty-Mansiysk Autonomous Area, seradella sowing has a shortening of the duration of interphase periods in the virginal period of development and an elongation of the onset of the main phenological phases in the generative period. The feed obtained from the herbage of the crop has a high biological value. *Conclusions.* Based on the data obtained, it can be said that the seed seradella (*Ornithopus sativus* Brot.) has a high adaptive potential to the limiting soil and climatic factors of the middle taiga of the Western Siberia.

**Keywords:** introduction, seed seradella (*Ornithopus sativus* Brot.), alum resistance, acidic podzolic soils, middle taiga of Western Siberia

**For citation:** Lozhkina-Gametskaya N.I., Moiseeva E.A., Bordey R.Kh. Ecological and biological features of *Ornithopus sativus* Brot. and the prospects of introduction in the conditions of the middle taiga of Western Siberia. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2024;(2):3–13. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-1

### Введение

Почвенно-климатическая зона ХМАО-Югра относится к третьему агроклиматическому району Крайнего Севера [1–7] и характеризуется определенным комплексом экстремальных природных условий, ограничивающих интродукцию в регион новых высокопродуктивных культур. В первую очередь это низкая величина рН почвенного раствора пахотных земель и повышенное содержание ионов  $Al^{3+}$  [8]. Одним из путей решения проблемы использования кислых почв в настоящее время является подбор алюмоустойчивых видов растений для интродукции в качестве альтернативы химической мелиорации с целью преодоления алюмотоксичности кислых почв [9].

Одной из перспективных, на наш взгляд, для возделывания в экстремальных почвенно-климатических условиях средней тайги Западной Сибири может стать мало распространенная на территории России однолетняя бобовая культура *Ornithopus sativus* Brot. [10]. В настоящее время сераделла посевная широко возделывается в Белоруссии и Полесье Украины [11]. Культура способна произрастать на песчаных, слабо удобренных кислых почвах и при этом давать высокую и стабильную урожайность [11]. Травостой сераделлы посевной отличается высокой питательностью и поедаемостью животными и может быть использован до глубокой осени. По содержанию белка травостой сераделлы посевной превосходит многие бобовые культуры, такие как клевер, вику яровую, люцерну [12].

Сераделла посевная малораспространенная культура на территории России. В настоящее время интродукционные испытания по оценке перспективности введения сераделлы посевной в культуру северных регионов страны, изучение ее роста и развития, продуктивности и кормовая оценка не проводились.

Цель нашего исследования – изучить эколого-биологические особенности сераделлы посевной (*Ornithopus sativus* Brot.) при интродукции в условиях средней тайги Западной Сибири и оценить потенциальную перспективность введения ее в культуру ХМАО-Югры.

### Материалы и методы

Полевой опыт проводился на базе ботанического сада Сургутского государственного университета Тюменской области в 2023 г. (рис. 1).



Рис. 1. Карта месторасположения пункта интродукции *Ornithopus sativus* (Сургутский район, г. Сургут)

Район интродукционного исследования расположен в Ханты-Мансийском автономном округе – Югра (ХМАО-Югра), в центральной части Западно-Сибирской равнины на правом берегу реки Обь [4, 13]. По агроклиматическому районированию – это район ранних культур, характеризуется

континентально-циклоническим типом климата [1] с недостаточной теплообеспеченностью и избыточным переувлажнением [6].

Объектом исследования послужила сераделла посевная (*Ornithopus sativus* Brot.) – бобовое однолетнее травянистое растение с сильно развитой корневой системой, проникающей на глубину до 120 см и более и формирующей до 16 ветвящихся тонких стеблей высотой от 50 до 70 см с высокой облиственностью [14].

Интродукционное изучение сераделлы посевной проводили по методике Б. А. Доспехова методом рандимизированных организованных повторений в 3-кратной повторности. Площадь учетной делянки – 1,5 м<sup>2</sup>. Посев сераделлы проводили ручным способом 7 июня 2023 г. Почвы интродукционного участка песчаные, подзолистые, кислые (рН = 5,2) с содержанием гумуса 5,6 % (по Тюрину), NH<sub>4</sub> – до 4 мг/кг почвы, NH<sub>3</sub> – 129 мг/кг почвы (ионометрический метод), подвижных форм фосфора – 396 мг/кг почвы и обменного калия – 67 мг/кг почвы (по Кирсанову в модификации ЦИНАО).

Лабораторную оценку кислотоустойчивости сераделлы посевной проводили согласно методике опыта по оценке алюмоустойчивости в лабораторном опыте в чашках Петри [15]. Схема опыта включала следующие варианты опыта: 1) посев семян с применением раствора алюмокалиевых квасцов с разведением 44,5 мг/л (рН – 4,0); 2) посев семян с применением раствора алюмокалиевых квасцов с разведением 66,5 мг/л (рН – 4,0); 3) посев семян с применением дистиллированной воды (контроль) в трехкратной повторности опыта. В конце опыта по отношению средней длины зародышевых корней проростков в опыте на провокационном фоне к длине контрольных показателей рассчитывали корневой индекс (ИДК), отражающий реакцию корневой системы на стресс. Параллельно с оценкой ИДК оценивали влияние стрессора на рост и развитие самих проростков.

С целью выявления отношения сераделлы посевной к экологическим условиям пункта интродукции расчет гидротермического коэффициента (далее ГТК), фенологические наблюдения, учет ассимиляционной поверхности растений, оценку и учет урожайности, кормовую оценку проводили по общепринятым методикам [16, 17]. Химический состав растительных проб наземной биомассы, отобранных в конце вегетационного периода, определяли по общепринятым методикам на базе агрохимической лаборатории г. Йошкар-Олы республики Марий-Эл. Статистическую обработку полученных данных проводили на основе методов дисперсионного и корреляционного анализа с применением пакета программ «Microsoft Office Excel 2011».

Вегетационный период 2023 г. по метеорологическим условиям в целом характеризовался достаточным поступлением тепла и влаги и не отличался от среднемноголетней нормы (табл. 1).

В мае отмечен переизбыток поступления влаги на 18 мм и увеличение среднесуточной температуры воздуха на 5 °С (ГТК = 1,1) относительно среднемноголетней нормы за исследуемый месяц. Наиболее засушливым характеризовался июль, в период активного роста, развития и формирования вегетативной массы сераделлы посевной. Коэффициент увлажнения составил 0,7. Период развития генеративных органов растений сераделлы посевной приходился на август при сумме температур воздуха более 10 °С равный 763 °С, ГТК за изучаемый период составил 1,0. Наблюдалось превышение температуры воздуха на 6 °С и выпавших осадков на 9 мм от среднемноголетнего показателя.

Таблица 1

Гидротермический режим вегетационного сезона  
по данным станции города Сургута (2023 г.)

Месяц	Температура, °С				Осадки (сумма), мм		ГТК
	Фактическая	Средняя многолетняя норма	Сумма температур		Фактическая	Средняя многолетняя норма	
			≥5 °С	≥10 °С			
Май	8,5	3,4	461	430	47,8	29,9	1,1
Июнь	13,5	14,4	554	554	64,5	57,0	1,2
Июль	20,3	18,2	791	791	54,9	76,0	0,7
Август	20,6	14,4	763	763	78,8	69,0	1,0
Итого	15,7	12,6	1793,1	1597,3	245,6	232,0	0,8

### Результаты и обсуждение

Лабораторный скрининг посевного материала сераделлы посевной позволил установить, что *Ornithopus sativus* Brot. относится к 1-й группе растений, устойчивых к ионам алюминия. ИДК составил более 65 % (рис. 2).

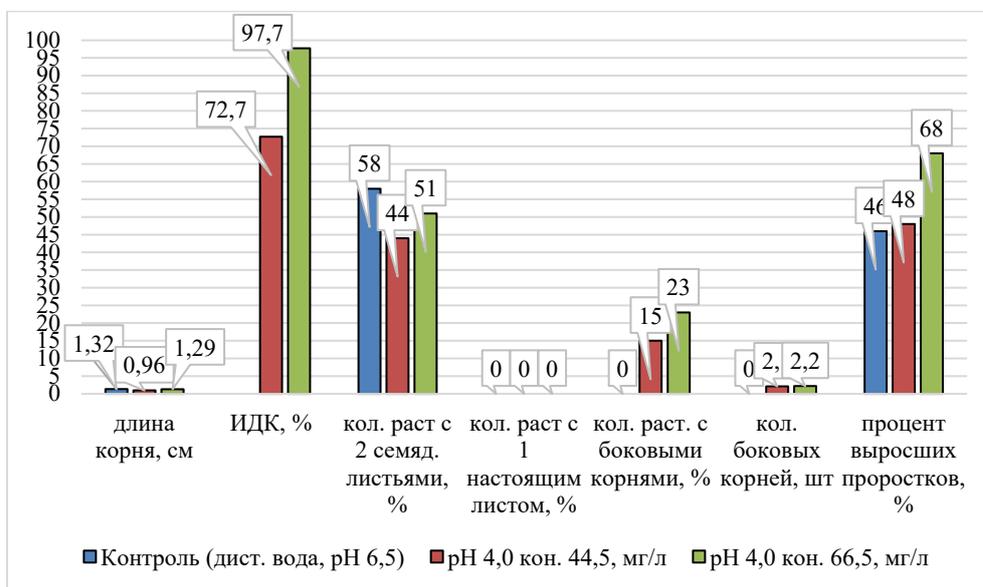


Рис. 2. Влияние алюминия на рост и развитие *Ornithopus sativus* Brot. в лабораторном опыте

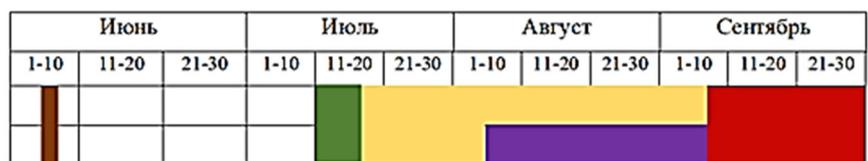
В ходе лабораторного опыта установлено, что изучаемые авторами концентрации раствора 6-водного хлорида алюминия не оказали существенного влияния на развитие семядольных и настоящих листьев проростков сераделлы посевной в сравнении с контролем. В варианте опыта с концентрацией раствора 66,5 мг/л наблюдалось увеличение процента выживших проростков на седьмые сутки практически в 1,5 раза в сравнении с контролем и вторым вариантом опыта. Также при данной концентрации 6-водного хлорида алюминия отмечено усиленное формирование боковых корешков проростков. В целом высокий показатель (рис. 3).



Рис. 3. Проростки *Ornithopus sativus* Brot. (7-е сутки опыта):  
 а – контроль; б – концентрация раствора б-водного хлорида алюминия 44,5 мг/л;  
 в – концентрация раствора б-водного хлорида алюминия 66,5 мг/л

Продолжительность вегетационных периодов развития интродуцента в экстремальных почвенно-климатических условиях пункта интродукции является одним из лимитирующих показателей для возделывания сераделлы посевной в северном регионе.

Посев сераделлы посевной на опытных участках Сургутского ботанического сада осуществлялся 21 июня после схода снега и установления среднесуточной температуры воздуха  $\geq 5$  °С. Фаза полных всходов растений зафиксирована на 20-е сутки после посева, всходы-цветение – на 13 день, появление бобов – через 2 недели (рис. 4).



■ – посев; ■ – всходы; □ – цветение; ■ – плодообразование; ■ – окончание вегетации

Рис. 4. Фенологический цикл развития *Ornithopus sativus* Brot. в условиях средней тайги Западной Сибири (2023)

Цветение растений и формирование бобов продолжалось до конца вегетационного периода. В фазу налива и созревания бобов растения сераделлы посевной не вступили. В целом вегетационный период сераделлы посевной в условиях пункта интродукции составил 81 день (рис. 5).



Рис. 5. Цветение *Ornithopus sativus* Brot. в условиях средней тайги Западной Сибири (2023)

Анализ полевых наблюдений за онтогенезом сераделлы посевной в условиях интродукции показал, что в экстремальных почвенно-климатических условиях средней тайги Западной Сибири в жизненном цикле сераделлы наблюдается сокращение виргинильного периода развития и удлинение генеративного по сравнению с данными, полученными при возделывании сераделлы посевной в центральных регионах России [18]. Одним из важных показателей при интродукции кормовых растений на Севере являются морфометрические показатели, от которых зависит их биологическая продуктивность.

Данные о диапазоне изменчивостей морфометрических показателей вегетативных органов сераделлы посевной при интродукции ее в культуру регионов России немногочисленны, а для условий Севера – отсутствуют.

Анализ данных полевого опыта показал, что в условиях опыта растения сераделлы посевной достигают высоты, в среднем по вариантам опыта,  $60 \pm 5,2$  см ( $V = 12,7\%$ ). Отмечено, что прирост надземной массы увеличивается с возрастом травостоя. Скорость среднесуточного прироста в фазу всходы-цветение составила 0,7; цветение-плодоношение – 1,2; плодоношение-конец вегетации – 2,3. Данный факт подтверждает биологическую особенность культуры, которая характеризуется медленными темпами роста до фазы цветения [11, 14].

Урожайность свежескошенной зеленой массы сераделлы посевной в фазу цветения-образования бобов за вегетационный сезон с учетной площади деланки составила  $670 \text{ г/м}^2$ , сбор сухой массы –  $146 \text{ г/м}^2$ .

Корм, полученный из травостоя сераделлы посевной, обладает высокой ценностью (табл. 2).

Таблица 2

Биохимический состав и питательная ценность травостоя сераделлы посевной, 2023 (ХМАО-Югра, г. Сургут)  
(в % на абсолютно сухое вещество, усредненные данные)

Показатель	Значение
Массовая доля сухого вещества, %	91,8
Массовая доля азота, %	2,6
Массовая доля сырого протеина, %	16,5
Массовая доля сырой клетчатки, %	39,4
Массовая доля сырой золы, %	8,1
Массовая доля сырого жира, %	2,8
Кормовая единица, корм. ед	0,4
Обменная энергия, МДж/кг	7,4
Перевариваемый протеин, г/кг	108,0

По химическому составу и питательной ценности полученная в интродукционном опыте растительная масса травостоя сераделлы посевной существенно не отличается от сераделлы, возделываемой в центральных регионах России [19]. Отмечено достаточно высокое содержание в корме массовой доли сырого жира и сырой клетчатки.

### Заключение

Таким образом, представленные авторами материалы, полученные в ходе интродукционного испытания сераделлы посевной в 2023 г. на территории Сургутского ботанического сада, позволили установить, что *Ornithopus*

*sativus* Brot. обладает высоким адаптивным потенциалом к лимитирующим почвенно-климатическим факторам средней тайги Западной Сибири.

Проведенные исследования позволяют дополнить сведения об эколого-биологических особенностях сераделлы посевной (*Ornithopus sativus* Brot.) и ее ресурсном потенциале в мировой базе данных, что может стать основой для разработки адаптивных технологий возделывания культуры в условиях средней тайги Западной Сибири.

### Список литературы

1. Атлас Ханты-Мансийского автономного округа. Т. 2: Природа. Экология. М., 2004. 152 с.
2. Жученко А. А. Адаптивная система селекции растений (эколого-ценотические основы). М., 2001. Т. 1–2. 779 с.
3. Мазитов Р. Г. Почвы среднего Приобья и их реакции на нефтяное загрязнение (на примере территории Ханты-Мансийского автономного округа) : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Сургут, 2010. 19 с.
4. Сергеев Г. М. Агроклиматические ресурсы лесной зоны Западно-Сибирской равнины. Иркутск : Вост.-сиб. кн. изд., 1972. 86 с.
5. Физико-географическое районирование Тюменской области / под ред. Н. А. Гвоздецкого. М. : Изд-во МГУ, 1973. 246 с.
6. Физическая география и экология региона / под ред. В. И. Булатова, Б. П. Ткачева. Ханты-Мансийск : Информ.-изд. центр, 2006. 196 с.
7. Шепелев А. И., Шепелева Л. Ф., Мазитов Р. Г. Почвообразование и группировка почв центральной части таежной зоны Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2009. Т. 16, № 1. С. 127–133.
8. Лисицын Е. М. Потенциальная аллюмоустойчивость сельскохозяйственных растений и ее реализация в условиях европейского Северо-Востока России : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2005. 48 с.
9. Лисицын Е. М. Основные причины низкой эффективности получения аллюмоустойчивых регенератов зерновых культур // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17, № 1. С. 89–95.
10. Ситников Д. М., Духанин А. М. Влияние различных форм и сочетаний органических, минеральных и известковых удобрений на урожайность и качество зеленой массы смеси сераделлы с овсом в условиях радиоактивного загрязнения // Вестник Брянской государственной сельскохозяйственной академии. 2008. № 5. С. 132–137.
11. Белоус В. А., Ященко В. А., Моисеенко Ф. В. Сераделла – ценная кормовая и сидеральная культура легких почв Нечерноземной зоны. М. : Агроконсалт, 2003. 76 с.
12. Шлапунов В. Н., Гуринович Ж. А. Сераделла – ценная кормовая культура // Белорусское сельское хозяйство. 2004. № 6. С. 13–14.
13. Экология Ханты-Мансийского автономного округа / под ред. В. В. Плотникова. Тюмень, 1997. 288 с.
14. Посыпанов Г. С., Долгодворов В. Е., Жеруков Б. Х. [и др.]. Растениеводство / под ред. Г. С. Посыпанова. М. : КолосС, 2007. 612 с.
15. Современные методы исследования генетического разнообразия растений с использованием статистических инструментов / отв. ред. Н. А. Боме. Тюмень : Изд-во Тюменского государственного университета, 2021. 208 с.
16. Селянинов Г. Т. О сельскохозяйственной оценке климата // Труды по сельскохозяйственной метеорологии. 1928. Вып. 20. С. 165–177.
17. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М. : Агропромиздат, 1985. 351 с.

18. Наумкин В. П. Сераделла посевная перспективная кормовая и медоносная культура // Агроэкологические аспекты устойчивого развития АПК : материалы XVII Междунар. науч. конф. Брянск : Изд-во Брянский ГАУ, 2020. С. 335–340.
19. Шоповалов В. Ф., Плющиков В. Г., Курганов А. А. Влияние различных систем удобрения на продуктивность сераделлы на дерново-подзолистых песчаных почвах Брянской области // Вестник РУДН. Сер.: Агрехимия и животноводство. 2013. № 3. С. 30–36.

### References

1. *Atlas Khanty-Mansiyskogo avtonomnogo okruga. T. 2: Priroda. Ekologiya* = Atlas of the Khanty-Mansiysk Autonomous Area. Volume 1: Nature. Ecology. Moscow, 2004:152. (In Russ.)
2. Zhuchenko A.A. *Adaptivnaya sistema seleksii rasteniy (ekologo-tsenoticheskie osnovy)* = Adaptive system of plant breeding (ecological-cenotic principles). Moscow, 2001;1–2:779. (In Russ.)
3. Mazitov R.G. Soils of the Middle Ob Region and their reactions to oil pollution (by the example of using the territory of the Khanty-Mansiysk Autonomous Okrug): PhD abstract. Surgut, 2010:19. (In Russ.)
4. Sergeev G.M. *Agroklimaticheskie resursy lesnoy zony Zapadno-Sibirskoy ravniny* = Agroclimatic resources of the forest zone of the West Siberian Plain. Irkutsk: Vost.-sib. kn. izd., 1972:86. (In Russ.)
5. Gvozdetskiy N.A. (ed.). *Fiziko-geograficheskoe rayonirovanie Tyumenskoy oblasti* = Physical and geographical zoning of the Tyumen region. Moscow: Izd-vo MGU, 1973:246. (In Russ.)
6. Bulatov V.I., Tkachev B.P. (eds.). *Fizicheskaya geografiya i ekologiya regiona* = Physical geography and ecology of the region. Khanty-Mansiysk: Inform.-izd. tsentr, 2006:196. (In Russ.)
7. Shepelev A.I., Shepeleva L.F., Mazitov R.G. Soil formation and soil grouping in the central part of the taiga zone of the Western Siberia. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal* = Siberian ecological journal. 2009;16(1):127–133. (In Russ.)
8. Lisitsyn E.M. Potential aluminum resistance of agricultural plants and its implementation in the conditions of the European North-East of Russia: DSc abstract. Moscow, 2005:48. (In Russ.)
9. Lisitsyn E.M. The main reasons for the low efficiency of obtaining aluminum-resistant regenerates of grain crops. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2013;17(1):89–95. (In Russ.)
10. Sitnikov D.M., Dukhanin A.M. The influence of various forms and combinations of organic, mineral and lime fertilizers on the yield and quality of green mass mixed with oatmeal in the presence of radioactive contamination. *Vestnik Bryanskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii* = Bulletin of Bryansk State Agricultural Academy. 2008;(5):132–137. (In Russ.)
11. Belous V.A., Yashchenko V.A., Moiseenko F.V. *Seradella – tsennaya kormovaya i sideral'naya kul'tura legkikh pochv Nechernozemnoy zony* = Serradella is a valuable forage and green manure crop of light soils of the Non-Chernozem zone. Moscow: Agrokonsalt, 2003:76. (In Russ.)
12. Shlapunov V.N., Gurinovich Zh.A. Serradella is a valuable forage crop. *Belorusskoe sel'skoe khozyaystvo* = Belarusian agriculture. 2004;(6):13–14. (In Russ.)
13. Plotnikov V.V. (ed.). *Ekologiya Khanty-Mansiyskogo avtonomnogo okruga* = Ecology of the Khanty-Mansiysk Autonomous Okrug. Tyumen', 1997:288. (In Russ.)
14. Posypanov G.S., Dolgodvorov V.E., Zherukov B.X. et al. *Rastenievodstvo* = Plant growing. Moscow: KolosS, 2007:612. (In Russ.)
15. Bome N.A. (resp. ed.). *Sovremennye metody issledovaniya geneticheskogo raznoobraziya rasteniy s ispol'zovaniem statisticheskikh instrumentov* = Modern

- methods of studying plant genetic diversity using statistical tools. Tyumen': Izd-vo Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta, 2021:208. (In Russ.)
16. Selyaninov G.T. On agricultural climate assessment. *Trudy po sel'skokhozyaystvennoy meteorologii* = Proceedings on agricultural meteorology. 1928;(20):165–177. (In Russ.)
  17. Dospekhov B.A. *Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezultatov issledovaniy)* = Field experiment methodology (with the basics of statistical processing of research results). Moscow: Agropromizdat, 1985:351. (In Russ.)
  18. Naumkin V.P. Serradella sativa is a promising forage and honey crop. *Agroekologicheskie aspekty ustoychivogo razvitiya APK: materialy XVII Mezhdunar. nauch. konf.* = Agroecological aspects of sustainable development of the agro-industrial complex: proceedings of the 17<sup>th</sup> International scientific conference. Bryansk: Izd-vo Bryanskiy GAU, 2020:335–340. (In Russ.)
  19. Shopovalov V.F., Plyushchikov V.G., Kurganov A.A. The influence of different fertilization systems on the productivity of serradella on sod-podzolic sandy soils of Bryansk region. *Vestnik RUDN. Ser.: Agrokhimiya i zhivotnovodstvo* = Bulletin of RUDN. Series: Agrochemistry and animal husbandry. 2013;(3):30–36. (In Russ.)

### Информация об авторах / Information about the authors

#### **Наталья Ивановна Ложкина-Гамецкая**

кандидат биологических наук, доцент,  
доцент кафедры медико-биологических  
дисциплин и безопасности  
жизнедеятельности,  
Сургутский государственный  
педагогический университет  
(Россия, г. Сургут,  
ул. 50 лет ВЛКСМ, 10/2)  
E-mail: L-G.surgpu@mail.ru

#### **Natalia I. Lozhkina-Gametskaya**

Candidate of biological sciences,  
associate professor, associate professor  
of the sub-department of biomedical  
disciplines and life safety,  
Surgut State Pedagogical University  
(10/2 50 let VLKSM street,  
Surgut, Russia)

#### **Екатерина Алексеевна Моисеева**

кандидат биологических наук,  
старший преподаватель кафедры  
медико-биологических дисциплин  
и безопасности жизнедеятельности,  
Сургутский государственный  
педагогический университет  
(Россия, г. Сургут,  
ул. 50 лет ВЛКСМ, 10/2)  
E-mail: lapinaea\_vizit@mail.ru

#### **Ekaterina A. Moiseeva**

Candidate of biological sciences,  
senior lecturer of the sub-department  
of biomedical disciplines and life safety,  
Surgut State Pedagogical University  
(10/2 50 let VLKSM street,  
Surgut, Russia)

#### **Римма Ханифовна Бордей**

кандидат биологических наук,  
старший научный сотрудник,  
Научный центр экологии природных  
комплексов НИИЭС,  
Сургутский государственный  
университет  
(Россия, г. Сургут, пр-т Ленина, 1)  
E-mail: ar80@yandex.ru

#### **Rimma Kh. Bordey**

Candidate of biological sciences,  
senior researcher,  
Scientific Center for Ecology of Natural  
Complexes of the National Research  
Institute of Nuclear Power Plants,  
Surgut State University  
(1 Lenina avenue, Surgut, Russia)

**Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов /  
The authors declare no conflicts of interests.**

**Поступила в редакцию / Received 03.06.2024**

**Поступила после рецензирования и доработки / Revised 09.07.2024**

**Принята к публикации / Accepted 19.08.2024**

## Влияние микроклиматических различий города Арзамаса на фенологические процессы

М. С. Любов<sup>1</sup>, О. И. Недосеко<sup>2</sup>, В. А. Шеманаев<sup>3</sup>, Т. И. Митичева<sup>4</sup>

<sup>1,2,3,4</sup>Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет имени Н. И. Лобачевского (Арзамасский филиал), Арзамас, Нижегородская обл., Россия

<sup>1</sup>lubov.arz@mail.ru, <sup>2</sup>nedoseko@bk.ru, <sup>3</sup>v.shemanaev@mail.ru, <sup>4</sup>tanata52@mail.ru

**Аннотация.** *Актуальность и цели.* Фенологические процессы в живой и неживой природе развиваются по-разному в зависимости от местоположения, особенностей рельефа, микроклимата и других факторов. Особенно заметной такая динамика становится в городе с различными эколого-географическими условиями. Выявление различий динамики сезонных процессов и явлений позволяет рационально реализовывать работы по благоустройству города, его озеленению и т.п. В то же время данная информация является весьма полезной для населения, проживающего в конкретных условиях окружающей среды города. Следует заметить, что исследований на тему – влияние городской среды и городского микроклимата на динамику фенологических процессов в условиях быстро меняющегося климата в XXI столетии – в научной литературе относительно мало. Недостаточно изученным остается вопрос о влиянии гипсометрических форм городского рельефа на сроки наступления тех или иных фенологических явлений. *Цель работы* – выявление различий в динамике фенологических процессов в районах города Арзамаса Нижегородской области с неоднородными микроклиматическими условиями. *Материалы и методы.* Для анализа были выбраны основные сезонные явления и ключевые фенообъекты живой и неживой природы по сезонам года. Например, фиксировались даты выпадения и образования первого снежного покрова, перехода средней суточной температуры воздуха через 0 °С, начало активного разрушения снежного покрова, начало цветения некоторых растений-первоцветов (мать-и-мачехи), появления листьев на березе, начало цветения черемухи обыкновенной, сирени обыкновенной, шиповника майского, липы сердцелистной, начало пожелтения листвы и др. При этом фиксировались даты наступления фенологических явлений в нижней и верхней частях города Арзамаса, отличающихся разным микроклиматом. *Результаты.* Анализ наблюдений показывает, перепад высот между верхней и нижней частями города в 40–60 м создает в условиях антициклонального состояния атмосферы температурную инверсию в темное время суток до 10 °С и более. Такой температурный контраст создает заметные различия в среднесуточной температуре воздуха в верхней и нижней части города. При этом нижний район города оказывается несколько холоднее, чем верхний. Наиболее ярко такие различия проявляются в весенний период, когда еще недостаточно развит растительный покров, а состояние атмосферы часто бывает антициклональным. Это в свою очередь обуславливает некоторое запаздывание процессов вегетации (начало цветения, появление листвы и т.п.) у растений в нижней части города, в среднем на 2–3 суток. В летний и осенний периоды микроклиматические различия в верхней и нижней части города менее заметны, соответственно, и различия в наступлении дат фенологических явлений не столь велики и составляют в среднем 1–2 суток. *Выводы.* Полученные результаты наблюдений показывают существенную контрастность в динамике фенологических процессов в нижней и верхней части города. Причем такие заметные различия прослеживаются как в динамике живой природы, так и в динамике неживой природы.

**Ключевые слова:** фенологические процессы, сезонные явления, город Арзамас, микроклиматические различия

**Для цитирования:** Любовь М. С., Недосеко О. И., Шеманаев В. А., Митичева Т. И. Влияние микроклиматических различий города Арзамаса на фенологические процессы // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2024. № 2. С. 14–31. doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-2

## The influence of microclimatic differences in the city of Arzamas on phenological processes

M.S. Lyubov<sup>1</sup>, O.I. Nedoseko<sup>2</sup>, V.A. Shemanaev<sup>3</sup>, T.I. Miticheva<sup>4</sup>

<sup>1,2,3,4</sup>National Research State University of Nizhny Novgorod named after N.I. Lobachevsky  
(Arzamas branch), Arzamas, Nizhny Novgorod region, Russia

<sup>1</sup>lubov.arz@mail.ru, <sup>2</sup>nedoseko@bk.ru, <sup>3</sup>v.shemanaev@mail.ru, <sup>4</sup>tanata52@mail.ru

**Abstract.** *Background.* Phenological processes in living and inanimate nature develop differently depending on location, relief features, microclimate and other factors. Such dynamics become especially noticeable in a city with different ecological and geographical conditions. Identification of differences in the dynamics of seasonal processes and phenomena allows for rational implementation of city improvement works, its landscaping, etc. At the same time, this information is very useful for the population living in specific environmental conditions of the city. It should be noted that there are relatively few studies in the scientific literature on the topic of the influence of the urban environment and urban microclimate on the dynamics of phenological processes in the context of a rapidly changing climate in the 21<sup>st</sup> century. The issue of the influence of hypsometric forms of urban relief on the timing of the onset of certain phenological phenomena remains insufficiently studied. The purpose of the work is to identify differences in the dynamics of phenological processes in the areas of the city of Arzamas, Nizhny Novgorod region with heterogeneous microclimatic conditions. *Materials and methods.* The main seasonal phenomena and key phenoobjects of living and inanimate nature were selected for the analysis by seasons of the year. For example, the dates of the first snow cover falling and forming, the transition of the average daily air temperature through 0 °C, the beginning of active destruction of the snow cover, the beginning of flowering of some primrose plants (coltsfoot), the appearance of leaves on the birch, the beginning of flowering of common bird cherry, common lilac, May rose, small-leaved linden, the beginning of yellowing of foliage, etc. were recorded. At the same time, the dates of the onset of phenological phenomena in the lower and upper parts of the city of Arzamas, which have different microclimates, were recorded. *Results.* Analysis of observations shows that the difference in altitude between the upper and lower parts of the city of 40–60 m creates, under conditions of an anticyclonic state of the atmosphere, a temperature inversion of up to 10 °C or more during the dark hours of the day. This temperature contrast creates noticeable differences in the average daily air temperature in the upper and lower parts of the city. At the same time, the lower part of the city turns out to be somewhat colder than the upper one. These differences are most clearly evident in the spring, when the vegetation cover is not yet sufficiently developed and the state of the atmosphere is often anticyclonic. This in turn causes some delay in vegetation processes (beginning of flowering, appearance of foliage, etc.) in plants in the lower part of the city, on average by 2–3 days. In the summer and autumn periods, microclimatic differences in the upper and lower parts of the city are less noticeable, and, accordingly, the differences in the onset of dates of phenological phenomena are not so great and amount to an average of 1–2 days. *Conclusions.* The obtained observation results show a significant contrast in the dynamics of phenological processes in the lower and upper parts of the city. Moreover, such noticeable differences can be traced both in the dynamics of living nature and in the dynamics of inanimate nature.

**Keywords:** phenological processes, seasonal phenomena, Arzamas, microclimatic differences

**For citation:** Lyubov M.S., Nedoseko O.I., Shemanaev V.A., Miticheva T.I. The influence of microclimatic differences in the city of Arzamas on phenological processes. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2024;(2):14–31. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-2

### Введение

Одним из актуальных направлений в современной науке является выявление изменений климатических условий на основе изучения фенологических процессов [1–5]. Во многих странах мира создаются базы данных фенологической информации, ведется мониторинг [6–8].

XXI в. знаменуется процессом стремительного развития урбанизации: растет число городов, увеличивается площадь территории, занимаемой ими. В результате в городах складывается свой мир урбанизированной природы. Городская природа становится одной из форм существования биосферы [9]. Особенно заметным становится влияние города на растения и фенологические процессы. В условиях потепления климата это влияние проявляется все существеннее [10–14]. Изменяется динамика фенологических процессов, увеличивается вегетационный период у растений, произрастающих в городе [5]. Проведенный авторами метеорологический и фенологический мониторинг за период с 2001 по 2020 г. на территории Арзамасского региона, в условиях потепления климата, подтверждает тот факт, что в городе сезонные весенние процессы развиваются в среднем на двое-трое суток раньше, чем в его окрестностях [15]. При этом фенологические процессы в зависимости от местоположений в городе протекают не одинаково. Гипсометрические различия, экспозиция склонов, особенности городской застройки создают микроклиматические различия в пределах одного города [16]. Все эти факторы, безусловно, влияют на сезонные процессы и явления живой и неживой природы. Выявление различий в динамике сезонных процессов и явлений позволяет рационально реализовывать работы по благоустройству города, его озеленению и т.п. В то же время данная информация является весьма полезной для населения, проживающего в конкретных условиях городской среды.

*Цель работы* – выявление различий в динамике фенологических процессов в районах города Арзамаса Нижегородской области с неоднородными микроклиматическими условиями.

### Физико-географические условия города Арзамаса

Арзамас является фактически центром Нижегородского Правобережья. Поэтому все физико-географические условия, особенности природы и динамика фенологических процессов, протекающих в Нижегородском Правобережье [5], будут характерны и для конкретного территориально-географического объекта – города Арзамаса. При этом особенности городских условий, различия в мезорельефе города и как следствие этих составляющих – микроклимат создают определенную специфику природно-городской среды, влияющей особым образом на сезонность природных процессов в различных районах города.

Географические координаты центра города Арзамаса: 55° 25' с.ш. и 43° 50' в.д. Площадь города более 35 км<sup>2</sup>, протяженность городских границ

свыше 40 км. Арзамас расположен в 110 км к югу от областного центра – Нижнего Новгорода, в средней полосе Европейской части России.

Рельеф города Арзамаса достаточно разнообразен и контрастен. Здесь по рельефу отчетливо различаются верхняя и нижняя части города (рис. 1).



Рис. 1. Карта-схема г. Арзамаса (цифрой 1 обозначена нижняя часть города, ограниченная красной линией от верхней части)

Верхняя «нагорная» территория города представляет собой коренное плато со средними высотами 140–160 м по Балтийской системе высот, северная часть города прорезана оврагом, протянувшимся на несколько километров с северо-востока на запад в направлении к долине реки Теши. В средней части оврага благодаря плотине образован Смирновский пруд. Наивысшая точка города находится в зеленой зоне между улицами Короленко и заводской с абсолютной высотой 180 м. Нижняя часть г. Арзамаса расположена в долинах рек Теши и Шамки, средняя высота над уровнем Балтики составляет 120–127 м. Самая низшая точка города находится в долине р. Теша у Выездного моста с абсолютной высотой 116 м. Таким образом, максимальный перепад между верхней и нижней частями города составляет 64 м. Границы между речными террасами прослеживаются слабо и из-за постепенного перехода мало заметны. В направлении на юго-восток городская местность повышается, и абсолютные высоты вновь достигают 135–150 м [16, с. 16].

Климат г. Арзамаса, как и всей Нижегородской области в целом умеренно-континентальный, с достаточно теплым летом, слабо морозной зимой, нормальным увлажнением и западным переносом воздушных масс. Минувший XX в. показал стабильность циркуляционных процессов на территории Нижегородского региона. Но в последнее десятилетие XX в. сложившаяся климатическая система стала «расшатываться», началось достаточно быстрое потепление всех сезонов, в особенности зимнего [17, 18]. В наступившем столетии тенденция потепления климата продолжилась и за период с 1981 по 2010 г. средняя годовая температура воздуха в Нижегородском Правобережье выросла более чем на 1 °С и составила +4,6 °С. Увеличилась и годовая сумма осадков в среднем до 520 мм. При этом все чаще стало происходить нарушение привычного западно-восточного переноса воздушных масс. В последние десять лет потепление климата в регионе продолжилось. С учетом первых двух десятилетий XXI в., по нашим наблюдениям, средняя годовая температура воздуха возросла до +5,5 °С и продолжилась тенденция увеличения годового количества осадков (табл. 1, рис. 2–4) [19, 20].

Таблица 1

Средняя месячная температура и количество осадков по месяцам для Арзамаса

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	За год
Средняя температура, осадки XX в.												
–12	–11	–5	4	12	17	19	17	11	4	–3	–8	3,5 °С
26	20	17	27	45	60	73	52	48	43	37	31	480 мм
Средняя температура, осадки 1981–2010 г.												
–9	–10	–4	6	13	17	19	17	11	5	–3	–8	4,6 °С
33	27	24	28	39	69	69	57	49	49	40	39	523 мм
Средняя температура, осадки 2001–2020 г.												
–8	–7	–2	6	14	17	19	17	11	6	–1	–6	5,5 °С
35	25	27	36	44	68	61	66	48	49	33	33	525 мм

Особенно заметно климатические изменения ощущаются в городе, что, естественно, не может не отражаться на фенологических процессах в живой и неживой природе.

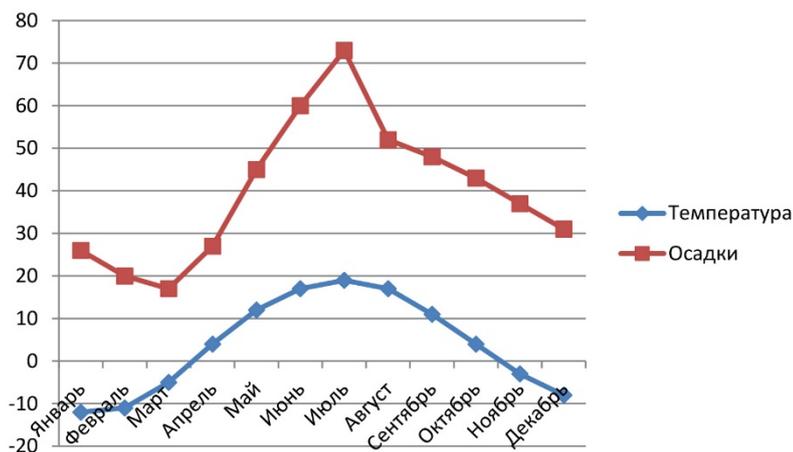


Рис. 2. Средняя месячная температура (°C) и количество осадков (мм) по месяцам для Арзамаса за XX в.

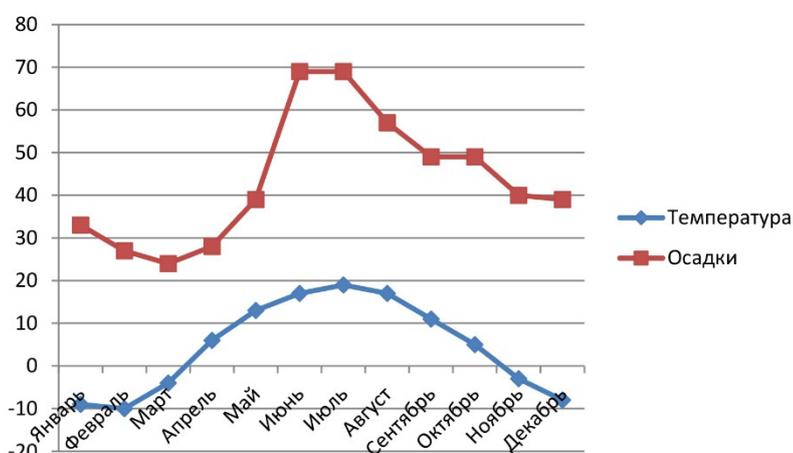


Рис. 3. Средняя месячная температура (°C) и количество осадков (мм) по месяцам для Арзамаса за период с 1981 по 2010 г.

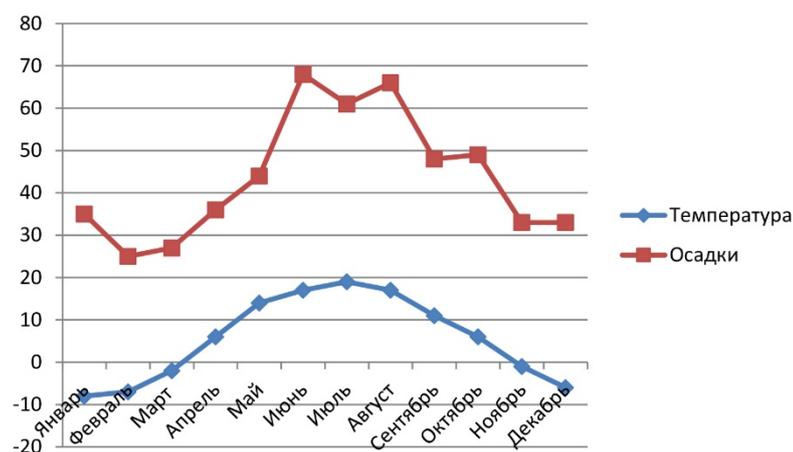


Рис. 4. Средняя месячная температура (°C) и количество осадков (мм) по месяцам для Арзамаса за период с 2001 по 2020 г.

Арзамас, как и любая другая урбанизированная территория, характеризуется своим микроклиматом, и природно-климатические условия города отличаются от фоновых, и тем сильнее, чем крупнее населенный пункт. Арзамас является третьим по величине городом в Нижегородской области и крупным промышленным центром в Правобережье. Интенсивный рост городской инфраструктуры и промышленного потенциала Арзамаса к началу XXI в. на фоне общей тенденции потепления климата привел к изменению климатических показателей города в сторону повышения среднегодовой температуры воздуха более чем на 2 °С и увеличения количества осадков на 40–50 мм за год [16]. Образовавшийся климатический тренд оказывает влияние на экологические условия города в целом.

Поступающие в атмосферу промышленные выбросы и образующаяся в теплый сезон при сухой погоде пыль заметно ослабляют солнечную радиацию, особенно при малой высоте солнца. В городе из-за сложной ориентировки вертикальных стен домов усиливается роль поглощенной солнечной радиации. На радиационный режим города сильно влияют различные аэрозоли, способствующие образованию над городом дымки, которая уменьшает прозрачность атмосферы. Наиболее заметно климатическое своеобразие города проявляется при устойчивых антициклональных типах погоды, повторяемость которой в теплый период в новом столетии заметно возросла.

Арзамас, как и все города подобного масштаба, представляет собой «остров тепла», особенно это заметно в зимний период, когда город становится, в некоторой степени, источником тепла. Тепловые выбросы отопительных систем, неплотно прикрытые форточки и двери, работающий транспорт в совокупности повышают температуру воздуха в городе на 2–3 °С. Зимой при антициклональном состоянии атмосферы разница температур воздуха в Арзамасе и его окрестностях может достигать 5–10 °С. В летний период в силу наличия огромной массы камня и бетона, а также дорог с твердым покрытием город также становится аккумулятором тепла. Стены зданий и заасфальтированные поверхности в солнечные дни накапливают некоторое количество тепла, а ночью отдают его в окружающую среду. Таким образом, солнечная радиация непосредственно поглощается зданиями и другими хозяйственными объектами. Естественные температурные процессы еще более искажаются в условиях города из-за малого испарения. Быстрое удаление осадков делает невозможным создание запасов влаги в почве и, следовательно, испарение с нее [21].

Микроклимат города обусловлен не только антропогенными факторами, но и особенностями рельефа. Учитывая масштабы города и главным образом контрастность рельефа верхней и нижней части Арзамаса, следует отметить существенные различия микроклиматических условий в этих районах города. При этом микроклиматическая неоднородность обуславливает несовпадение по фазе развития фенологических процессов в нижней и верхней части города. Так, существующий перепад высот в 40–60 м между нижней частью Арзамаса и верхней оказывает заметное влияние на температурный фон, особенно при ясной погоде в условиях ночных температурных инверсий. В связи с этим зимой в условиях антициклона в нижней части города может быть холоднее на 5–10 °С и более по сравнению с верхней частью Арзамаса. Соответственно, и вероятность заморозков весной и осенью в нижней части города значительно больше, чем в его верхней части.

Особенности городской застройки оказывают заметное влияние на направление ветров. Причем ветровые румбы в центре города и на его периферии и могут не совпадать. Многоэтажная застройка нарушает циркуляцию воздуха, затрудняет воздухообмен, что существенно отражается на общей экологической обстановке города и, соответственно, на состоянии городской флоры. Скорость ветра в городе всегда значительно ниже, чем на лугу или в поле. Сила ветра, обычно уменьшающаяся внутри городских кварталов, имеет максимум на высоте чуть выше среднего уровня крыш (для Арзамаса это примерно 20–30 м от поверхности земли).

Микроклимат города отличается и несколько большим количеством осадков. В городе, как известно, количество осадков в среднем на 10 % выше, чем в незастроенной местности. В городе благодаря искусственному освещению улиц заметно увеличивается продолжительность светового дня, что наряду с другими экологическими факторами оказывает соответствующее влияние на многие живые организмы [16].

Таким образом, особенности экологии города влияют на развитие всех фенологических процессов, ускоряя тем самым приход весны и задерживая наступление холодного сезона. Период активной вегетации растений в городе увеличивается примерно на неделю, что позволяет практиковать выращивание некоторых более теплолюбивых растений в городской среде. В город на несколько дней раньше приходит весна, соответственно, и фенологические явления наступают быстрее, чем в районе. Безморозный период в городе всегда продолжительнее, чем в его окрестностях. Так, средняя дата схода снежного покрова в Арзамасе, по нашим наблюдениям в XXI в., приходится на 5 апреля, а в его окрестностях на неделю позднее. Последние заморозки на почве в городе заканчиваются к середине мая, а за его пределами вероятность понижения температуры воздуха до 0 °С и ниже сохраняется до начала июня. Например, в 2014 г. последний заморозок на почве в Арзамасе отмечался 8 мая, а в районе – 19 июня. В осенний же сезон понижение температуры воздуха до 0 °С и ниже в окрестностях Арзамаса происходит значительно раньше, чем в самом городе. Так, например, в 2016 г. первый заморозок на почве в Арзамасском районе был зафиксирован 12 сентября, а в самом городе – лишь 17 октября [20]. Или последний заморозок в городе в 2023 г. был зафиксирован 10 мая, а по району – 11 июня. Первый заморозок в районе случился 18 сентября, а в самом городе – 28 сентября.

На фоне более благоприятных климатических условий города фенологические процессы по срокам и скорости заметно отличаются в зависимости от места положения городского района. В нижней части города в результате более холодного микроклимата наблюдается несовпадение фенологических фаз развития практически всех явлений и процессов в живой и неживой природе с верхней частью города. Особенно хорошо это проявляется в весенней сезон [15], когда по сравнению с верхней частью города в нижней происходит запаздывание сроков наступления снеготаяния, цветения первоцветов, распускания листьев на деревьях и др. Данные различия по срокам наступления фенологических фаз в отдельные годы, в зависимости от синоптических условий, могут достигать нескольких суток. Наиболее заметными различия становятся при антициклональном режиме погоды, когда температурные контрасты в нижней и «нагорной» частях города особенно велики.

### Материалы и методы

Для анализа были выбраны ключевые фенологические явления и фено-объекты неживой и живой природы по временам года, соответственно, для верхней части города и нижней части г. Арзамаса.

В весенний сезон отмечались первые проталины, дата начала весны (устойчивый переход средней суточной температуры воздуха через 0 °С в сторону положительных значений), начало цветения мать-и-мачехи (*Tussilago farfara* L.), сход снежного покрова, появление листьев на березе бородавчатой (*Betula pendula* Roth.), начало цветения черемухи обыкновенной (*Prunus padus* L.) и сирени обыкновенной (*Syringa vulgaris* L.).

В летний период фиксировалось начало лета (дата устойчивого перехода средней суточной температуры воздуха через отметку +15 °С в сторону повышения), начало цветения шиповника майского (*Rosa majalis* Herrm.) и начало цветения липы сердцелистной (*Tilia cordata* Mill.).

В осенний период проводился мониторинг даты начала осени (перехода средней суточной температуры воздуха через отметку +15 °С в сторону устойчивого понижения температур), первого заморозка, первого снега, первого снежного покрова, окончания листопада (у большинства местных видов деревьев), начала зимы (устойчивый переход средней суточной температуры воздуха через 0 °С в сторону отрицательных значений при наличии выпавшего снега).

### Результаты исследования

Анализ наблюдений показал существенные различия наступления дат фенологических явлений в нижней и верхней частях города Арзамаса (табл. 2–4). Особенно заметно несовпадение фенологических фаз развития неживой и живой природы в весенний период (табл. 2).

Таблица 2

Фенологические явления весны и даты их наступления  
для г. Арзамаса (верхняя строчка для верхней части города,  
нижняя строчка для нижней части города)

Год	Первые проталины	Начало весны	Начало цветения мать-и-мачехи	Сход снежного покрова	Появление листьев на березе	Начало цветения черемухи	Начало цветения сирени
1	2	3	4	5	6	7	8
2001	06.04	12.03	08.04	19.04	24.04	30.04	07.05
	07.04	14.03	09.04	20.04	26.04	01.05	09.05
2002	07.03	10.03	13.04	14.04	24.04	02.05	10.05
	10.03	13.03	13.04	15.04	26.04	05.05	12.05
2003	14.03	29.03	14.04	20.04	06.05	14.05	22.05
	16.03	01.04	15.04	22.04	07.05	17.05	23.05
2004	01.03	13.03	31.03	14.04	04.05	11.05	23.05
	08.03	15.03	01.04	15.04	06.05	13.05	25.05
2005	05.04	02.04	14.04	19.04	05.05	11.05	20.05
	06.04	04.04	15.04	21.04	04.05	11.05	22.05
2006	30.03	29.03	08.04	17.04	04.05	14.05	24.05
	03.04	31.03	10.04	17.04	05.05	14.05	25.05

## Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8
2007	15.03	04.03	21.03	29.03	28.04	10.05	19.05
	16.03	06.03	23.03	31.03	29.04	13.05	20.05
2008	04.03	24.02	30.03	30.03	16.04	29.04	11.05
	07.03	01.03	01.04	31.03	18.04	01.05	13.05
2009	27.03	29.03	10.04	15.04	04.05	08.05	14.05
	30.03	01.04	13.04	16.04	05.05	09.05	16.05
2010	29.03	28.03	07.04	10.04	25.04	05.05	09.05
	30.03	01.04	07.04	11.04	30.04	07.05	11.05
2011	08.04	03.04	15.04	23.04	04.05	16.05	22.05
	09.04	07.04	16.04	24.04	05.05	17.05	22.05
2012	02.04	30.03	15.04	18.04	23.04	01.05	09.05
	03.04	01.04	15.04	18.04	24.04	01.05	11.05
2013	07.04	01.04	18.04	22.04	05.05	10.05	14.05
	08.04	03.04	19.04	23.04	06.05	10.05	15.05
2014	07.03	09.03	26.03	10.04	30.04	04.05	13.05
	13.03	10.03	01.04	14.04	03.05	08.05	14.05
2015	15.03	27.02	11.04	17.04	01.05	11.05	17.05
	17.03	02.03	11.04	19.04	02.05	12.05	18.05
2016	18.03	27.03	07.04	12.04	26.04	03.05	11.05
	20.03	01.04	08.04	15.04	29.04	05.05	13.05
2017	06.03	01.03	07.04	09.04	30.04	04.05	21.05
	09.03	04.03	07.04	10.04	02.05	05.05	22.05
2018	01.04	04.04	15.04	15.04	03.05	07.05	15.05
	03.04	05.04	16.04	16.04	04.05	09.05	16.05
2019	12.03	09.03	04.04	10.04	27.04	06.05	11.05
	16.03	10.03	05.04	10.04	29.04	08.05	13.05
2020	21.02	17.02	13.03	26.03	04.05	06.05	19.05
	25.02	19.02	14.03	27.03	05.05	07.05	19.05
Разница средних значений (в сутках)							
	2,65	2,85	1,15	1,3	1,75	1,55	1,9

Наступление весны – устойчивый переход средней суточной температуры воздуха через 0 °С в сторону положительных значений – в нижней части города происходит в среднем на 1–3 суток позднее, чем в верхней. Естественно, и процесс активного снеготаяния в нижней части города тоже начинается с запаздыванием на 1–3 суток. Несовпадение фаз начала весенних процессов объясняется следующим образом. В весенний период довольно часто резко увеличивается повторяемость вторжения антициклонов на территорию Арзамасского региона. Как известно, при антициклональном состоянии атмосферы в темное время суток усиливается выхолаживание приземного слоя воздуха и в условиях неодинакового местоположения (рельефа) происходит температурная инверсия. В результате этого, после захода солнца, в нижней части города температура воздуха резко падает. Выхолаживание приземного слоя воздуха в нижней части города продолжается в течение всей ночи, и пониженный фон температуры воздуха сохраняется еще как минимум 3–5 ч после восхода солнца. Срабатывает эффект запаздывания, когда на прогрев подстилающей поверхности и воздуха необходимо определенное время. Следует добавить, что заметная задержка прогрева воздуха связана еще и с тем, что

подстилающая поверхность в этот период (в марте) покрыта снегом и имеет высокую отражательную способность (альбедо). В итоге температурные различия воздуха в нижней и верхней частях города сохраняются до наступления вечерних сумерек. Таким образом, температурные показатели в 21, 24, 3, 6 и 9 ч существенно различаются в нижней и верхней частях города. При этом разница может достигать 5–10 °С. Разумеется, при циклональном характере погоды (плотной облачности) температурные различия отсутствуют и температурный фон практически одинаков и не зависит от местоположения в городе.

Появление первых проталин, их сроков наступления в городе проследить значительно труднее. В данном случае кроме влияния температурного фона приходилось учитывать характер подстилающей поверхности, уклон и экспозицию наблюдаемого участка, близость строений, теплотрасс и т.п. Для объективности данных появление первых проталин в верхней и нижней части города фиксировалось на газонах с минимальной антропогенной нагрузкой, не затронутых во время снегоуборки. Полученные результаты, тем не менее, показывают также запаздывание сроков наступления данного явления в среднем на 1–3 суток.

Аналогичным образом обстоит дело и со сроками разрушения устойчивого снежного покрова в верхней и нижней части города. За дату схода снежного покрова принимался момент, когда более половины видимой окрестности освободилось от снега. Процесс снеготаяния, в первую очередь, зависит от температуры воздуха. Активное разрушение снежного покрова начинается с устойчивым переходом средней суточной температуры воздуха через 0 °С в сторону положительных значений. Соответственно, вследствие того, что весенний температурный режим в верхней части города наступает на 1–3 суток раньше, чем в нижней части города, то и снежный покров примерно на 1–2 суток сходит в верхней части города раньше.

Устойчивый положительный температурный режим воздуха и, следовательно, появление свободных участков от снега обуславливают начало цветения первоцветов, в частности, мать-и-мачехи. Анализ сроков цветения этого первоцвета показывает опережение начала цветения мать-и-мачехи в верхней части города (табл. 2).

Аналогичная ситуация прослеживается и в случае других фенообъектов. Появление листьев на березе, начало цветения черемухи и сирени в верхней и нижней части города происходит с разницей примерно в среднем в 1–3 суток. Более теплые микроклиматические условия верхней части города Арзамаса способствуют более раннему появлению листьев на березах и более раннему цветению черемухи и сирени (табл. 2).

В летний период ситуация имеет иной характер. Даты наступления фенологических явлений в летний сезон в верхней и нижней части города практически совпадают. В отличие от весеннего сезона, летом контрасты микроклиматических условий между верхней и нижней частями города сглаживаются. Меняется характер подстилающей поверхности (отсутствует снежный покров), резко сокращается продолжительность темного времени суток, при котором в ясную погоду происходит выхолаживание приземного слоя воздуха в нижней части города за счет температурной инверсии. Лишь в отдельные годы и с разницей не более двух суток отмечается расхождение сроков наступления тех или иных фенологических явлений. Хотя следует заметить,

опережение на 1–2 дня сроков наступления фенологических явлений характерно опять-таки для верхней части города (табл. 3).

Таблица 3

Фенологические явления летнего сезона и даты их наступления  
для г. Арзамаса (верхняя строчка для верхней части города  
нижняя строчка для нижней части города)

Год	Начало лета	Начало цветения шиповника	Начало цветения липы
2001	05.06	30.05	27.06
	06.06	30.05	28.06
2002	02.06	30.05	02.07
	03.06	01.06	02.07
2003	21.06	30.05	08.07
	21.06	31.05	08.07
2004	06.06	04.06	04.07
	08.06	05.06	05.07
2005	18.05	27.05	28.06
	18.05	29.05	28.06
2006	31.05	03.06	29.06
	31.05	04.06	28.06
2007	16.05	24.05	27.06
	17.05	24.05	01.07
2008	11.06	15.06	29.06
	13.06	15.06	01.07
2009	28.05	30.05	24.06
	28.05	31.05	27.06
2010	03.05	16.05	21.06
	03.05	18.05	22.06
2011	29.05	01.06	29.06
	29.05	01.06	01.07
2012	06.05	21.05	19.06
	05.05	22.05	18.06
2013	25.05	27.05	19.06
	27.05	27.05	18.06
2014	11.05	21.05	18.06
	11.05	22.05	18.06
2015	23.05	30.05	23.06
	23.05	30.05	28.06
2016	26.05	24.05	24.06
	27.05	22.05	29.06
2017	24.06	11.06	09.07
	22.06	11.06	08.07
2018	16.06	30.05	28.06
	16.06	31.05	01.07
2019	27.05	27.05	18.06
	27.05	28.05	18.06
2020	04.06	03.06	02.07
	05.06	04.06	03.07
Разница средних значений (в сутках)			
	0,7	0,85	1,6

В осенний период контрасты микроклиматических условий в нижней и верхней части города усиливаются (табл. 4). Осенью вновь увеличивается продолжительность темного времени суток, когда при антициклональном состоянии атмосферы происходит заметное выхолаживание приземного слоя воздуха в нижней части города. Естественно, при циклональном характере погоды, когда правильный суточный ход температуры воздуха отсутствует или нарушен, контрасты микроклиматических условий в различных местах города полностью сглаживаются. Таким образом, в начале сезона, когда еще велика вероятность антициклональной погоды, различия для таких фенологических явлений, как начало осени и особенно – первый заморозок на почве, хорошо заметны. Начало осени (переход средней суточной температуры воздуха через отметку +15 °С в сторону устойчивого понижения температур) в нижней части города по сравнению с верхней происходит в среднем на 1–2 суток позднее. Особенно существенный временной контраст наблюдается в случае с первым осенним заморозком. В отдельные годы даты наступления этого фенологического явления могут различаться более чем на 10 суток (табл. 4).

Таблица 4

Фенологические явления осени и даты их наступления для г. Арзамаса (первая дата для верхней части города, вторая для нижней части города)

Год	Начало осени	Первый заморозок на почве	Первый снег	Первый снежный покров	Конец листопада	Начало зимы
1	2	3	4	5	6	7
2001	31.08	27.09	13.10	13.10	23.10	27.11
	30.08	27.09	13.10	13.10	24.10	27.11
2002	14.09	25.09	03.10	08.10	24.10	23.11
	12.09	13.09	03.10	08.10	24.10	23.11
2003	04.09	22.09	22.10	22.10	24.10	01.12
	03.09	22.09	22.10	22.10	24.10	01.12
2004	06.09	16.10	11.10	31.10	25.10	26.11
	05.09	13.10	11.10	31.10	25.10	26.11
2005	31.08	04.10	19.10	26.10	23.10	02.12
	25.08	21.09	19.10	26.10	23.10	02.12
2006	06.09	11.10	16.10	30.10	23.10	19.12
	06.09	27.09	16.10	30.10	23.10	19.12
2007	30.08	26.10	15.10	05.11	27.10	10.11
	25.08	12.10	15.10	05.11	28.10	10.11
2008	31.08	27.09	27.09	19.11	18.10	23.12
	27.08	17.09	27.09	19.11	19.10	23.12
2009	19.09	01.10	30.10	30.10	23.10	09.12
	17.09	19.09	30.10	30.10	23.10	09.12
2010	08.09	08.09	13.10	30.10	29.10	28.11
	05.09	05.09	13.10	30.10	29.10	28.11
2011	04.09	17.10	16.10	08.11	30.10	09.11
	05.09	22.09	16.10	08.11	30.10	09.11
2012	23.08	08.10	24.10	25.10	21.10	04.12
	21.08	27.09	24.10	25.10	23.10	04.12
2013	06.09	27.09	01.10	01.10	25.10	28.11
	03.09	27.09	01.10	01.10	26.10	28.11

Окончание табл. 4

1	2	3	4	5	6	7
2014	26.08	19.09	02.10	20.10	23.10	29.11
	26.08	17.09	02.10	20.10	23.10	29.11
2015	16.08	14.10	07.10	08.10	29.10	27.12
	16.08	14.10	07.10	08.10	29.10	27.12
2016	02.09	17.10	22.10	30.10	28.10	28.11
	01.09	12.09	22.10	30.10	28.10	28.11
2017	28.08	28.09	21.10	28.10	25.10	26.11
	26.08	21.09	21.10	28.10	25.10	26.11
2018	18.09	06.10	28.10	28.10	26.10	23.11
	17.09	18.09	28.10	28.10	25.10	23.11
2019	25.08	30.09	22.10	30.10	20.10	30.12
	25.08	21.09	22.10	30.10	21.10	30.12
2020	12.09	17.09	20.10	10.11	23.10	23.11
	09.09	17.09	20.10	10.11	23.10	23.11
Разница средних значений (в сутках)						
	1,9	6,9			0,3	

Заметим, что столь большие временные различия будут характерны для осенних сезонов с преобладанием антициклонального характера погоды (в периоды так называемого «бабьего лета»). Совершенно иначе обстоит дело с фенологическими явлениями, такими как первый снег, первый снежный покров и начало зимы (устойчивый переход средней суточной температуры воздуха через 0 °С в сторону отрицательных значений, при наличии выпавшего снега). Их наступление возможно только при циклональном характере погоды, учитывая, что и фенологическая зима наступает с образованием постоянного снежного покрова. А как уже было отмечено выше, при данной синоптической ситуации погодно-температурные контрасты между отдельными местоположениями города практически отсутствуют. Интересно заметить, что и в случае с окончанием листопада сроки наступления данного фенологического явления для нижней и верхней части города почти совпадают. Здесь кроме прочих погодно-экологических факторов существенную роль играет сила ветра и конфигурация и размеры городской застройки, влияющие на силу и направление ветрового потока (табл. 4).

### Заключение

Из проведенного анализа наших наблюдений мы приходим к выводу, что наступление фенологических процессов существенно зависит от местоположения в городе, обусловленного микроклиматическими особенностями.

Анализ сроков наступления выбранных фенообъектов и явлений наглядно показывает их несовпадение в верхней и нижней части города. В нижней части города вследствие более холодных микроклиматических условий происходит запаздывание большинства фенологических процессов по сравнению с верхней, более теплой частью города. Особенно заметно несовпадение фенологических фаз развития в весенний период, когда при антициклональном характере погоды процессы в неживой природе (активное снеготаяние, появление первых проталин, сроки разрушения устойчивого снежного покрова) в нижней части города происходят в среднем на 1–3 суток позднее, чем в верхней. Это обусловлено более низкими температурными показателями (на 5–10 градусов) в нижней части города.

Аналогичная ситуация прослеживается и в случае исследованных фено-объектов: более теплые микроклиматические условия верхней части города Арзамаса способствуют более раннему началу цветения мать-и-мачехи, появлению листьев на березе, началу цветения черемухи и сирени (в среднем на 1–3 суток).

Даты наступления фенологических явлений в летний сезон в верхней и нижней части города практически совпадают, что обусловлено сглаживанием контрастов микроклиматических условий в различных частях города.

В осенний период возобновляется антициклональный характер погоды, в связи с чем контрасты микроклиматических условий в нижней и верхней части города усиливаются. Особенно заметны различия в наступлении двух фенологических явлений: начало осени и особенно – первый заморозок на почве. Начало осени (переход средней суточной температуры воздуха через отметку +15 °С в сторону устойчивого понижения температур) в нижней части города по сравнению с верхней происходит в среднем на 1–2 суток позднее, а наступление первого осеннего заморозка происходит более чем на 10 суток позднее.

### Список литературы

1. Соколов Л. В. Климат в жизни растений и животных. СПб., 2010. 344 с.
2. Минин А. А. Некоторые аспекты взаимосвязей наземных экосистем с изменяющимся климатом // Успехи современной биологии. 2011. Т. 131, № 4. С. 407–415.
3. Richardson A. D., Keenan T. F., Migliavacca M. [et al.]. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2013. Vol. 169. P. 156–173.
4. Menzel A., Yuan Y., Matiu M. [et al.]. Climate change fingerprints in recent European plant phenology // *Global Change Biology*. 2020. Vol. 26. P. 2599–2612.
5. Estrella N., Sparks T. H., Menzel A. Effects of temperature, phase type and timing, location, and human density on plant phenological responses in Europe // *Climate Research*. 2009. Vol. 39, № 3. P. 235–248.
6. Ault T., Macalady A., Schwartz M. [et al.]. Climatic drivers and constraints of phenological change // *Conference Themes and Plenary Speakers Phenology 2012. Future Climate and the Living Earth (September 10–13, 2012)*. URL: <https://www4.uwm.edu/lets/sci/conferences/phenology2012/presentations/ault.pdf>
7. Kozlov M. B., Berlina H. G. Decline in length of the summer season on the Kola peninsula, Russia // *Climatic Change*. 2002. Vol. 54. P. 387–398.
8. Горышина Т. К. Растения в городе. Л. : Изд-во Ленинградского университета, 1991. 152 с.
9. Переведенцев Ю. П., Верещагин М. А., Наумов Э. П. [и др.]. Современные изменения климата северного полушария Земли // *Ученые записки Казанского государственного университета. Сер.: Естественные науки*. 2005. Т. 147, № 1. С. 90–106.
10. Byshev V. I., Neiman V. G., Romanov Yu. On the essential differences between the large-scale variations of the surface temperature over the oceans and continents // *Oceanology*. 2006. Vol. 46, № 2. P. 147–158.
11. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / Core Writing Team, R. K. Pachauri and L. A. Meyer (eds.)*. IPCC, Geneva, Switzerland, 2015. 151 p.
12. Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации : техническое резюме. М. : Росгидромет, 2014. 93 с.
13. Кузнецова В. П. Фенологические процессы в условиях изменения климата северных территорий (на примере таежной зоны Ханты-Мансийского автономного округа-Югры) : дис. ... канд. геогр. наук. Нижневартовск, 2016. 225 с.

14. Любов М. С., Недосеко О. И. Влияние климатических изменений на динамику фенологических процессов в Нижегородском Правобережье // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2022. № 4. С. 78–81.
15. Любов М. С., Демидова М. А. Влияние городского микроклимата на весенние фенологические процессы // Актуальные вопросы образования, науки и культуры в интересах устойчивого развития : сб. ст. Междунар. науч.-практ. конф. / отв. ред. С. В. Напалков, науч. ред. Т. А. Кончина. Арзамас : Арзамасский филиал ННГУ, 2023. С. 122–126.
16. Любов М. С. Микроклимат города Арзамаса Нижегородской области в условиях глобального изменения климата // Фундаментальные и прикладные аспекты геологии, геофизики и геоэкологии с использованием современных информационных технологий : материалы VI Междунар. науч.-практ. конф. Майкоп : Изд-во «ИП Кучеренко В.О.», 2021. Ч. 2. С. 33–39.
17. Терентьев А. А., Колкутин В. И. Климат конца XX века в средней полосе Нижегородской области. Нижний Новгород, 2004. 372 с.
18. Терентьев А. А., Колкутин В. И., Панюгин А. А. Климат Нижнего Новгорода в XX веке и начале XXI века. Нижний Новгород, 2011. 280 с.
19. Климат Нижнего Новгорода / под ред. Ц. А. Швер, С. В. Рязанова. Л. : Гидрометеоздат, 1991. 167 с.
20. Любов М. С. Климат Арзамасского региона в XXI веке : монография. Арзамас : Арзамасский филиал ННГУ, 2023. 97 с.
21. Любов М. С. Арзамасское краеведение : учеб. пособие. Арзамас : Арзамасский филиал ННГУ, 2020. 108 с.

### References

1. Sokolov L.V. *Klimat v zhizni rasteniy i zhivotnykh* = Climate in the life of plants and animals. Saint Petersburg, 2010:344. (In Russ.)
2. Minin A.A. Some aspects of the relationship between terrestrial ecosystems and a changing climate. *Uspekhi sovremennoy biologii* = Advances in modern biology. 2011;131(4):407–415. (In Russ.)
3. Richardson A.D., Keenana T.F., Migliavacca M. et al. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2013;169:156–173.
4. Menzel A., Yuan Y., Matiu M. et al. Climate change fingerprints in recent European plant phenology. *Global Change Biology*. 2020;26:2599–2612.
5. Estrella N., Sparks T.H., Menzel A. Effects of temperature, phase type and timing, location, and human density on plant phenological responses in Europe. *Climate Research*. 2009;39(3):235–248.
6. Ault T., Macalady A., Schwartz M. et al. Climatic drivers and constraints of phenological change. *Conference Themes and Plenary Speakers Phenology 2012. Future Climate and the Living Earth (September 10–13, 2012)*. Available at: <https://www4.uwm.edu/lets/sci/conferences/phenology2012/presentations/ault.pdf>
7. Kozlov M.B., Berlina H.G. Decline in length of the summer season on the Kola peninsula, Russia. *Climatic Change*. 2002;54:387–398.
8. Goryshina T.K. *Rasteniya v gorode* = Plants in the city. Leningrad: Izd-vo Leningradskogo universiteta, 1991:152. (In Russ.)
9. Perevedentsev Yu.P., Vereshchagin M.A., Naumov E.P. et al. Modern climate changes in the northern hemisphere of the Earth. *Uchenye zapiski Kazanskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Estestvennye nauki* = Proceedings of Kazan State University. Series: Natural sciences. 2005;147(1):90–106. (In Russ.)
10. Byshev V.I., Neiman V.G., Romanov Yu. On the essential differences between the large-scale variations of the surface temperature over the oceans and continents. *Oceanology*. 2006;46(2):147–158.

11. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.). IPCC, Geneva, Switzerland, 2015:151.
12. *Vtoroy otsenochnyy doklad Rosgidrometa ob izmeneniyakh klimata i ikh posledstviyakh na territorii Rossiyskoy Federatsii: tekhnicheskoe rezyume* = Roshydromet's second assessment report on climate change and its consequences in the Russian Federation: technical summary. Moscow: Rosgidromet, 2014:93. (In Russ.)
13. Kuznetsova V.P. Phenological processes in the conditions of climate change in the northern territories (by the example of the taiga zone of the Khanty-Mansiysk Autonomous Area-Yugra): PhD dissertation. Nizhnevartovsk, 2016:225. (In Russ.)
14. Lyubov M.S., Nedoseko O.I. The impact of climate change on the dynamics of phenological processes in the Nizhny Novgorod right bank region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki* = University proceedings. Volga region. Natural sciences. 2022;(4):78–81. (In Russ.)
15. Lyubov M.S., Demidova M.A. The influence of urban microclimate on spring phenological processes. *Aktual'nye voprosy obrazovaniya, nauki i kul'tury v interesakh ustoychivogo razvitiya: sb. st. Mezhdunar. nauch.-prakt. konf.* = Current issues of education, science and culture in the interests of sustainable development: proceedings of the International scientific and practical conference. Arzamas: Arzamasskiy filial NNGU, 2023:122–126. (In Russ.)
16. Lyubov M.S. Microclimate of Arzamas, the city in Nizhny Novgorod region, in the context of global climate change. *Fundamental'nye i prikladnye aspekty geologii, geofiziki i geoekologii s ispol'zovaniem sovremennykh informatsionnykh tekhnologiy: materialy VI Mezhdunar. nauch.-prakt. konf.* = Fundamental and applied aspects of geology, geophysics and geoecology using modern information technologies: proceedings of the 6<sup>th</sup> International scientific and practical conference. Maykop: Izd-vo «IP Kucherenko V.O.», 2021;2:33–39. (In Russ.)
17. Terent'ev A.A., Kolkutin V.I. *Klimat kontsa XX veka v sredney polose Nizhegorodskoy oblasti* = Climate of the end of the 20<sup>th</sup> century in the central part of Nizhny Novgorod region. Nizhniy Novgorod, 2004:372. (In Russ.)
18. Terent'ev A.A., Kolkutin V.I., Panyutin A.A. *Klimat Nizhnego Novgoroda v XX veke i nachale XXI veka* = Climate of Nizhny Novgorod in the 20<sup>th</sup> – early 21<sup>st</sup> centuries. Nizhniy Novgorod, 2011:280. (In Russ.)
19. Shver Ts.A., Ryazanov S.V. (eds.). *Klimat Nizhnego Novgoroda* = Climate of Nizhny Novgorod. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1991:167. (In Russ.)
20. Lyubov M.S. *Klimat Arzamasskogo regiona v XXI veke: monografiya* = Climate of Arzamas region in the 21<sup>st</sup> century: monograph. Arzamas: Arzamasskiy filial NNGU, 2023:97. (In Russ.)
21. Lyubov M.S. *Arzamasskoe kraevedenie: ucheb. posobie* = Arzamas regional studies: textbook. Arzamas: Arzamasskiy filial NNGU, 2020:108. (In Russ.)

### Информация об авторах / Information about the authors

#### Михаил Сергеевич Любов

кандидат педагогических наук, доцент,  
доцент кафедры биологии,  
географии и химии,  
Национальный исследовательский  
Нижегородский государственный  
университет им. Н. И. Лобачевского  
(Арзамасский филиал)  
(Россия, Нижегородская область,  
г. Арзамас, ул. К. Маркса, 36)  
E-mail: lubov.arz@mail.ru

#### Mikhail S. Lyubov

Candidate of pedagogical sciences,  
associate professor, associate professor  
of the sub-department of biology,  
geography and chemistry,  
National Research State University  
of Nizhny Novgorod  
named after N.I. Lobachevsky  
(Arzamas branch)  
(36 K. Marks street, Arzamas,  
Nizhny Novgorod region, Russia)

**Ольга Ивановна Недосеко**

доктор биологических наук, доцент,  
заведующий кафедрой биологии,  
географии и химии,  
Национальный исследовательский  
Нижегородский государственный  
университет им. Н. И. Лобачевского  
(Арзамасский филиал)  
(Россия, Нижегородская область,  
г. Арзамас, ул. К. Маркса, 36)  
E-mail: nedoseko@bk.ru

**Olga I. Nedoseko**

Doctor of biological sciences, associate  
professor, head of the sub-department  
of biology, geography and chemistry,  
National Research State University  
of Nizhny Novgorod  
named after N.I. Lobachevsky  
(Arzamas branch)  
(36 K. Marks street, Arzamas,  
Nizhny Novgorod region, Russia)

**Валерий Александрович Шеманаев**

кандидат педагогических наук, доцент,  
доцент кафедры биологии,  
географии и химии,  
Национальный исследовательский  
Нижегородский государственный  
университет им. Н. И. Лобачевского  
(Арзамасский филиал)  
(Россия, Нижегородская область,  
г. Арзамас, ул. К. Маркса, 36)  
E-mail: v.shemanaev@mail.ru

**Valery A. Shemanaev**

Candidate of pedagogical sciences,  
associate professor, associate professor  
of the sub-department of biology,  
geography and chemistry,  
National Research State University  
of Nizhny Novgorod  
named after N.I. Lobachevsky  
(Arzamas branch)  
(36 K. Marks street, Arzamas,  
Nizhny Novgorod region, Russia)

**Татьяна Ивановна Митичева**

кандидат педагогических наук,  
доцент кафедры общей педагогики  
и педагогики профессионального  
образования,  
Национальный исследовательский  
Нижегородский государственный  
университет им. Н. И. Лобачевского  
(Арзамасский филиал)  
(Россия, Нижегородская область,  
г. Арзамас, ул. К. Маркса, 36)  
E-mail: tanata52@mail.ru

**Tatyana I. Miticheva**

Candidate of pedagogical sciences,  
associate professor of the sub-department  
of general pedagogy and pedagogy  
of vocational education,  
National Research State University  
of Nizhny Novgorod  
named after N.I. Lobachevsky  
(Arzamas branch)  
(36 K. Marks street, Arzamas,  
Nizhny Novgorod region, Russia)

**Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов /**

**The authors declare no conflicts of interests.**

**Поступила в редакцию / Received 20.05.2024**

**Поступила после рецензирования и доработки / Revised 23.06.2024**

**Принята к публикации / Accepted 10.07.2024**

## Отногенетическая характеристика локальных популяций *Linum flavum* L. (Linaceae) в Пензенской области

Ю. А. Фатюнина<sup>1</sup>, А. Е. Щеглов<sup>2</sup>, О. Е. Суркова<sup>3</sup>,  
Л. А. Новикова<sup>4</sup>, С. Н. Артемова<sup>5</sup>

<sup>1,2,4,5</sup>Пензенский государственный университет, Пенза, Россия

<sup>3</sup>Средняя общеобразовательная школа № 71 города Пензы, Пенза, Россия

<sup>1</sup>vyal81@mail.ru, <sup>2</sup>vip.artem458@mail.ru, <sup>3</sup>sur-ok1967@mail.ru,

<sup>4</sup>la\_novikova@mail.ru, <sup>5</sup>art-serafima@yandex.ru

**Аннотация.** *Актуальность и цели.* Сравнение отногенетических показателей локальных популяций редкого для Пензенской области растения льна желтого *Linum flavum* L. имело целью оценку их современного состояния как основу дальнейшего мониторинга и разработки мероприятий по охране вида для сохранения биоразнообразия Пензенской области. *Материалы и методы.* В условиях режима охраны (памятник природы «Урочище Чердак») и в условиях восстановления степных сообществ на залежи (урочище Ухтинские степи) изучена плотность, численность, онтогенетическая структура локальных популяций льна желтого, а также фитоценотическая приуроченность вида и вклад в структуру сообществ на разных стадиях восстановительной сукцессии. *Результаты.* В изученных сообществах настоящих и луговых степей, остепненных и настоящих лугов *Linum flavum* формирует каудексовую факультативно-корнеотпрысковую биоморфу. Проявляет черты эксплерентности. При высокой сомкнутости растительного покрова выступает в роли ассектатора с проективным покрытием 2–4 %, популяции отличаются низкой плотностью (2,5 шт/м<sup>2</sup>). В нарушенных сообществах доминирует и содоминирует (проективное покрытие 20–25 %), увеличивая плотность на порядок за счет особой прегенеративного периода. Онтогенетические спектры в обоих случаях двувёршинные – с максимумом на ювенильных и генеративных особях; в слабо нарушенных сообществах основной вклад в структуру вносят зрелые и старые генеративные особи, а на залежи – ювенильные особи (популяции по классификации «Δ – ω» переходная и молодая соответственно). *Выводы.* Современное состояние обеих локальных популяций устойчивое. Для сохранения популяции *Linum flavum* и других редких видов (*Salvia verticillata* L., *Senecio schvetzovii* Korsh., *Aster amellus* L., *Gypsophila altissima* L.) в окрестностях с. Ухтинки рационально ограничить хозяйственную деятельность путем организации памятника природы «Ухтинские степи».

**Ключевые слова:** онтогенетическая структура, редкие растения, жизненная форма, плотность популяции

**Для цитирования:** Фатюнина Ю. А., Щеглов А. Е., Суркова О. Е., Новикова Л. А., Артемова С. Н. Онтогенетическая структура локальных популяций *Linum flavum* L. (Linaceae) в Пензенской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2024. № 2. С. 32–47. doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-3

## Ontogenetic characteristics of local populations of *Linum flavum* L. (Linaceae) in Penza region

Yu.A. Fatyunina<sup>1</sup>, A.E. Shcheglov<sup>2</sup>, O.E. Surkova<sup>3</sup>, L.A. Novikova<sup>4</sup>, S.N. Artemova<sup>5</sup>

<sup>1,2,4,5</sup>Penza State University, Penza, Russia

<sup>3</sup>Secondary School No.71 of Penza, Penza, Russia

<sup>1</sup>vyal81@mail.ru, <sup>2</sup>vip.artem458@mail.ru, <sup>3</sup>sur-ok1967@mail.ru,  
<sup>4</sup>la\_novikova@mail.ru, <sup>5</sup>art-serafima@yandex.ru

**Abstract.** *Background.* Comparison of ontogenetic indicators of local populations of the yellow flax plant *Linum flavum* L., rare for the Penza region, was aimed at assessing their current state as the basis for further monitoring and development of measures to protect the species to preserve the biodiversity of the Penza region. *Materials and methods.* Under the conditions of the protection regime (the natural monument “Urochische Cherdak”) and in the conditions of the restoration of steppe communities on fallow land (the Ukhtinsky steppes tract), the density, numbers, and ontogenetic structure of local populations of yellow flax were studied, as well as the phytocenotic location of the species and its contribution to the structure of communities at different stages restorative succession. *Results.* In the studied communities of true and meadow steppes, steppe and true meadows, *Linum flavum* forms a caudex facultative-root-sprouting biormorph. Shows traits of exserpence. When the vegetation cover is highly dense, it acts as an assectator with a projective cover of 2–4 %; populations have a low density (2.5 pcs/m<sup>2</sup>). In disturbed communities it dominates and co-dominates (projective cover 20–25%), increasing the density by an order of magnitude due to individuals of the pregenerative period. Ontogenetic spectra in both cases are two-peaked – with a maximum in juvenile and generative individuals; in weakly disturbed communities, the main contribution to the structure is made by mature and old generative individuals, and in fallows – by juvenile individuals (populations according to the “Δ – ω” classification are transitional and young, respectively). *Conclusions.* The current state of both local populations is stable. To preserve the population of *Linum flavum* and other rare species (*Salvia verticillata*, *Senecio schvetzovii*, *Aster amellus*, *Gypsophila altissima*) in the vicinity of the village. In Ukhtinka village it is rational to limit economic activity by organizing the natural monument “Ukhtinskiye stepi”.

**Keywords:** ontogenetic structure, rare plants, biormorph, population density

**For citation:** Fatyunina Yu.A., Shcheglov A.E., Surkova O.E., Novikova L.A., Artemova S.N. Ontogenetic characteristics of local populations of *Linum flavum* L. (Linaceae) in the Penza region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennyye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2024;(2):32–47. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-3

Лен желтый (*Linum flavum* L.) – европейский лесостепной вид, распространен преимущественно в Черноземье [1], в Нечерноземье встречается только по долине р. Ока [2]. За пределами нашей страны известен для Средней и Южной Европы. Вид отмечен для лугов и степей разных типов, лесных опушек, зарослей кустарников, выходов щебня, карбонатных пород [1].

На территории 16 субъектов Российской Федерации вид включен в региональные Красные книги [3–9], в том числе в Пензенской области – со статусом 3 «редкий вид» [10]. Чаще всего виду угрожает уничтожение местообитаний из-за распашки, палов, чрезмерного выпаса [3, 9], добычи строительных материалов [5, 6]. В заповедных условиях на состоянии популяций неблагоприятное влияние оказывают процессы мезофитизации (вытеснение луговыми

травянистыми растениями) и сальватизация (распространение лесостепных кустарников) [4]. Отмечено также негативное влияние на состояние популяций сбора растений на букеты [8].

В Пензенской области *L. flavum* приурочен к настоящим и луговым степям, остепненным лугам, лесным полянам и опушкам, предпочитая черноземные карбонатные почвы, особенно меловые субстраты [11, 12]. Известно 13 местонахождений этого вида [10].

Изучение локальных популяций *L. flavum* в различных местообитаниях, сравнение особенностей онтогенеза растений и онтогенетической структуры популяций в разных условиях позволяет глубже понять биологию и экологию вида для разработки эффективных мер по его охране. В связи с этим цель работы оценить современное состояние локальных популяций *L. flavum* в урочище Ухтинские степи и на территории памятника природы (ПП) «Урочище Чердак» (Пензенская область).

### Материалы и методы

Исследования проводились в урочище Ухтинские степи (Бессоновский район) и на территории памятника природы «Урочище Чердак» (Лунинский район) в 2022–2023 гг.

Изучение онтогенеза и описание онтогенетических состояний проводилось на основе метода, разработанного Т. А. Работновым [13], дополненного А. А. Урановым [14]. Всего изучено около 50 растений разных онтогенетических состояний в урочище Ухтинские степи и около 30 растений в ПП «Урочище Чердак». Для уточнения жизненной формы наряду с особями, собранными на исследуемых территориях, изучили гербарный материал растений *L. flavum* (125 листов), хранящийся в Гербарии им. И. И. Спрыгина Пензенского государственного университета (РКМ).

Для изучения онтогенетической структуры локальных популяций было заложено по 13 учетных площадей  $2 \times 2$  м ( $4 \text{ м}^2$ ) в каждом из урочищ. В урочище Чердак 11 учетных площадей находятся на территории памятника природы, и еще 2 – близ южной границы за его пределами. На каждой из учетных площадей учтено число особей: ювенильного, имматурного (первой подгруппы, второй подгруппы), виргинильного, генеративного (молодых, зрелых и старых), субсенильного онтогенетических состояний с учетом признаков, выявленных ранее (характер нарастания побега, высота и число побегов, число листьев, их размеры, число цветков, соотношение отмерших и вновь образующихся частей органов) [15].

Популяции *L. flavum* характеризовали, используя классификацию Л. А. Животовского «дельта – омега» ( $\Delta - \omega$ ), рассчитывали индекс возобновляемости [16]. Статистическая обработка включала определение средней арифметической и ошибки репрезентативности.

Для выявления фитоценотической приуроченности *L. flavum* были выполнены геоботанические описания на учетных площадях размером  $10 \times 10$  м ( $100 \text{ м}^2$ ): определили общее проективное покрытие (ОПП), в том числе участие каждого вида (абсолютное проективное покрытие – АПП), а также удельное проективное покрытие (УПП), если общую сомкнутость растительного покрова принять за 100 %. Принадлежность фитоценоза к растительной ассоциации определяли на основании эколого-фитоценотической классификации

растительности на доминантной основе [17]. Латинские названия растений приводятся в соответствии со стандартами, принятыми в базе данных International Plant Names Index (IPNI).

Оба урочища расположены в ландшафтной провинции лесостепь Приволжской возвышенности. ПП «Урочище Чердак» (площадь 11,5 га) находится на северо-востоке Пензенской области, в 3 км к северу от с. Большой Вьяс в 5 км от границы с Республикой Мордовия. Как особо охраняемая природная территория функционирует с 2000 г. В геоморфологическом отношении территория представляет собой денудационный уступ, отделяющий верхнее плато Приволжской возвышенности с олигоцен-миоценовой поверхностью выравнивания от нижнего плато с плиоцен-плейстоценовой поверхностью выравнивания. Положение на границе разновозрастных геологических структур (песчано-щебнистых отложений палеогенового моря высокого плато и кремнисто-карбонатных пород мелового моря низкого плато) обусловили высокое ландшафтное разнообразие. Степной участок урочища Чердак расположен на нижнем пологом склоне останцово-водораздельной поверхности высокого плато (196–220 м, средний уклон 6°), переходящем в склон речной долины р. Вьяс (левый приток р. Суры). Высокая эрозионная расчлененность речной долины р. Вьяс в верхнем течении и мягкие формы эрозионного рельефа свидетельствуют о сложном геологическом строении с участием карбонатных пород. Коренными породами являются морские карбонатно-глинистые отложения верхнего мела, представленные нерасчлененными толщами маастрихского, кампанского и сантонского отделов: известковистые глины, мергель, светло-серый и белый мел. Маломощные четвертичные отложения представлены делювиальными суглинками, на которых формируются смытые черноземы.

Флора и растительность ПП «Урочище Чердак» хорошо изучены. Выявлено 190 видов сосудистых растений, из которых 18 – виды Красной книги Пензенской области, в том числе один – вид Красной книги Российской Федерации [18–20].

Несмотря на небольшую площадь участка, характер растительности сильно меняется в зависимости от крутизны и экспозиции склона. По результатам исследования 2014 г. [19] в верхней части склона южной экспозиции развивалась **перистоковыльно-разнотравная** ассоциация луговых степей, с преобладанием среди разнотравья *Vupleurum falcatum*, *Echinops ruthenicus*; в средней части – **тырсово-разнотравная** ассоциация луговых степей с доминированием *Centaurea ruthenica*, *E. ruthenicus*; в нижней – разнотравная ассоциация луговых степей с преобладанием *E. ruthenicus*, *L. flavum*. Склон западной экспозиции в верхней части был покрыт **тырсово-разнотравной** ассоциацией луговых степей, где среди разнотравья доминировали *Artemisia campestris*, *E. ruthenicus*, *Falcaria vulgaris*. Склон северной экспозиции в верхней части занимала **перистоковыльно-береговокострецово-разнотравная** ассоциация луговых степей с доминированием среди разнотравья *Fragaria viridis*, которая ниже по склону сменялась **береговокострецово-бобовой** ассоциацией остепненных лугов с преобладанием *Astragalus cicer*.

Урочище Ухтинские степи расположено на западной окраине с. Ухтинка севернее г. Пензы, на южной экспозиции левобережного склона долины р. Пензятка. Урочище включает Ухтинский овраг и примыкающую к нему

с востока залежь общей площадью около 50 га. Эрозионные процессы, сформировавшие овраг, по-прежнему активны, о чем свидетельствует увеличение длины его отвершков как вверх (эрозионный тип), так и вглубь в результате вымывания мелкозема подземными водами (эндовидный тип). Участок образован коренными породами верхнего мела (иссинская толща), представленными в основном карбонатными глинами, перекрытыми древним делювием – суглинками с лессоидами и прослоями песка и щебня. Благодаря значительному присутствию мелкодисперстных частиц развита суффозия, что ведет к росту оврага эндовидного типа. На склонах происходят активные оползневые процессы. На примыкающей к оврагу залежи выражена плоскостная эрозия, приведшая в условиях распашки к резкому уменьшению мощности гумусового горизонта черноземов, из-за чего, видимо, участок был исключен из хозяйственного использования.

Окружающие овраг и залежь территории распашаны; залежь с востока непосредственно примыкает к жилой застройке. Крутые склоны оврага служили убежищем для ряда степных и луговых видов, уничтоженных при распашке остальных участков; некоторые виды, среди которых и *L. flavum*, сейчас восстанавливают свои позиции на залежи. В настоящее время залежь испытывает незначительное антропогенное воздействие в виде рекреационной нагрузки.

Растительность и флора данного участка слабо изучены. Вызывает интерес присутствие здесь наряду со *L. flavum* таких редких для Пензенской области видов растений, как *Salvia verticillata* L., *Senecio schvetzovii* Korsh., *Asteramellus* L., *Gypsophila altissima* L.

### Результаты и обсуждение

*Особенности формирования жизненной формы. L. flavum* – стержнекорневой каудексообразующий поликарпик [1]. Каудекс начинает формироваться в онтогенезе очень рано – при переходе к имматурному первой подгруппы онтогенетическому состоянию, обычно на втором году жизни. В условиях Ухтинских степей среди изученных нами особей *L. flavum* всех онтогенетических состояний – от имматурных первой подгруппы до старых генеративных – варибельности биоморфы обнаружено не было. В урочище Чердак были обнаружены единичные старые генеративные растения *L. flavum* с несколькими (1–3) корневыми отпрысками. Они характеризуются нормальной жизненностью, большим числом боковых побегов на мощном многоглавом каудексе. Дочерние побеги, формирующиеся на корневых отпрысках, сохраняют связь с материнским растением, удалены от него на 8–10 см и имеют облик молодых генеративных особей (рис. 1).

При изучении гербарного материала генеративных растений *L. flavum*, хранящегося в Гербарии имени И. И. Спрыгина ПГУ (РКМ) было установлено, что корневые отпрыски формируются у 12 % (из 108 шт.) экземпляров зрелых и старых генеративных растений, собранных в разные годы с территории современных Оренбургской, Самарской, Ульяновской, Пензенской областей и Республики Мордовия. Таким образом, жизненная форма *L. flavum* может быть определена как каудексовая факультативно-корнеотпрысковая. Выявление причин, инициирующих образование у части генеративных растений *L. flavum* корневых отпрысков вообще и в условиях урочища Чердак

в частности, требуют дальнейших исследований. Насколько типична корнеотпрысковость для *L. flavum* в данном местообитании точно установить не удалось, так как это требует подкапывания большого числа экземпляров редкого для области вида с сопутствующим риском их повреждения. Но по косвенным признакам можно предположить, что в поддержании численности популяции корнеотпрысковость не играет большой роли, так как связь между дочерней и материнской особью сохраняется долго (не менее 2–3-х лет) и глубокого омоложения дочерних особей не происходит. Тем не менее на крутых склонах урочища Чердак со скелетными почвами формирование корневых отпрысков, видимо, позволяет противостоять эрозии почвы, а также ослаблять конкуренцию побегов при обильном ветвлении из спящих почек на каудексе.



Рис. 1. Старое генеративное растение *L. flavum* с корневым отпрыском (показано стрелкой) в урочище Чердак

*Фитоценотическая приуроченность.* *L. flavum* в исследуемых местообитаниях входит в состав настоящих и луговых степей, а также остепненных и настоящих лугов (табл. 1, 2).

Таблица 1

Фитоценотическая приуроченность и плотность локальной популяции *L. flavum* в урочище Ухтинские степи

Название ассоциации	ОПП, %	АПП <i>L. flavum</i> , %	УПП <i>L. flavum</i> %	Плотность, (в т.ч. g-особей), шт/м <sup>2</sup>
1	2	3	4	5
1. Шалфеевомутовчато-желтольновоя разнотравных луговых степей	55	20	36	24,5 (6,0)
2. Типчаково-желтольновоя разнотравных луговых степей	45	14	31	31,8 (1,3)
3. Желтольновоя разнотравных луговых степей	20	10	50	55,0 (3,8)

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5
4. Желтольново-наземнойниковая длиннокорневищно-злаковых остепненных лугов	45	13	29	59,8 (4,8)
5. Обыкновеннорепешоково-желтольновое разнотравных луговых степей	40	20	53	21,0 (6,5)
6. Итальяноострово-тырсовая дерновиннозлаковых настоящих степей	60	2	3	7,0 (0,8)
7. Тырсово-итальяноостровое разнотравных луговых степей	70	3	4	15,0 (2)
8. Нутовоастроголово-узколистнопогремковая разнотравных настоящих лугов	40	5	13	11,5 (3,5)
9. Обыкновеннорепешоково-мутовчатопалфеевое разнотравных настоящих степей	80	4	5	15,8 (3,3)
10. Тырсово-итальяноостровое разнотравных луговых степей	55	6	11	28,0 (3,5)
11. Узколистномятликово-желтольновое разнотравных луговых степей	45	20	44	22,5 (3,5)
12. Узколистномятликово-желтольновое разнотравных луговых степей	30	7	23	13,8 (1,3)
13. Желтольновое разнотравных луговых степей	25	10	40	18,5 (3,8)

Таблица 2

Фитоценотическая приуроченность и плотность локальной популяции *L. flavum* в памятнике природы «Урочище Чердак»

Название ассоциации	ОПП, %	АПП <i>L. flavum</i> , %	УПП <i>L. flavum</i> , %	Плотность, (в т.ч. g-особей), шт/м <sup>2</sup>
1	2	3	4	5
1. Бобово-береговокострецовое дерновинно-злаковых луговых степей	75	3	4	2,3 (0,3)
2. Бобово-безостокострецовое с шиповником длиннокорневищно-злаковых остепненных лугов	80	3	4	0,8 (0,8)
3. Бобово-перистоковыльная дерновинно-злаковых луговых степей	60	3	5	1,8 (1,3)
4. Бобово-перистоковыльно-обыкновеннорепешоковое разнотравных луговых степей	80	4	5	2,3 (1,5)
5. Русскомордовниковое разнотравных настоящих степей	55	3	5	1,8 (0,8)
6. Русскомордовниковое разнотравных настоящих степей	55	2	4	4,0 (1,0)
7. Желтольново-обыкновеннорепешоковое с шиповником разнотравных настоящих лугов	50	6	12	4,5 (2,0)

## Окончание табл. 2

1	2	3	4	5
8. Бобово-обыкновеннорепешоково-безостокострецовая длиннокорневищно-злаковых остепненных лугов	70	3	4	0,8 (0,8)
9. Бобово-безостокострецово-зеленоземляничная разнотравных остепненных лугов	65	4	6	1,3 (1,3)
10. Бобово-обыкновеннорепешоково-безостокострецовая длиннокорневищно-злаковых остепненных лугов	70	2	3	1,3 (1,3)
11. Шалфеевомутовчато-желтольновоя разнотравных луговых степей	40	10	25	7,8 (3,5)
12. Желтольново-нувоастроголово-безостокострецовая длиннокорневищно-злаковых остепненных лугов	80	8	10	2,0 (1,5)
13. Желтольново-наземнойвейниковая длиннокорневищно-злаковых остепненных лугов	70	8	11	3,0 (2,5)

Настоящие степи с *L. flavum* в окрестностях с. Ухтинки развиваются по бровке и в верхних частях склона оврага. Они представлены ассоциациями дерновинно-злаковых степей со *Stipa capillata* L. (УП № 6) и разнотравных степей с доминированием *Salvia verticillata* (УП № 9). ОПП варьирует от 60 до 80 %, абсолютное участие *L. flavum* 2–4 АПП %, относительное – 3–5 % УПП. На территории урочища Чердак настоящие степи также формируются на наиболее приподнятом и сильно дренируемом участке останца и представлены ассоциацией разнотравных степей с доминированием *Echium russicum* J. E. Gmel (УП № 5, УП № 6). Растительный покров более разреженный (ОПП 55 %), абсолютное и относительное участие *L. flavum* не превышает 3 и 5 % соответственно. Таким образом, роль льна желтого в этих сообществах может быть оценена как роль ассектатора.

Луговые степи с *L. flavum* близ с. Ухтинка представлены разнотравными вариантами (6 ассоциаций). При высокой сомкнутости растительного покрова (ОПП 70 %), обусловленной доминированием *Aster amellus* при участии *Stipa capillata*, *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub (УП № 7), доля *L. flavum* не превышает 3 % АПП (4 % УПП). На залежи уменьшение сомкнутости растительного покрова до 20–55 % приводит к усилению роли *L. flavum* в нем до 6–20 % АПП и до 11–50 % УПП. Вид становится содоминантом вместе с *Salvia verticillata* (УП № 1), *Agrimonia eupatoria* L. (УП № 5), *Poa angustifolia* L. (УП № 11, УП № 12). В наиболее разреженных фитоценозах (УП № 3, УП № 13; ОПП 21–25 %) *L. flavum* доминирует, при этом его участие возрастает до 50 % УПП.

Луговые степи урочища Чердак с *L. flavum* представлены дерновинно-злаковыми и разнотравными вариантами. Первые формируются в верхней и средней части склона северной экспозиции и образованы *Bromopsis riparia* (УП № 1) и *Stipa pennata* L. (УП № 3) при существенной роли бобовых *Astragalus cicer* L., *Onobrychis arenaria* Kit. (DC). При высокой сомкнутости (ОПП 60–75 %) участие *L. flavum* также не превышает 3 % АПП (4–5 % УПП). Разнотравные луговые степи развиваются в основании холма, рядом с проселочной

дорогой, которая с запада граничит с территорией памятника природы. Здесь более разреженный растительный покров (ОПП 40 %), *L. flavum* содоминирует вместе со *Salvia verticillata* (УП № 11) – его участие возрастает до 10 % АПП и до 25 % УПП.

Луга с *L. flavum* в урочище Ухтинские степи развиваются на залежи и представлены двумя ассоциациями: ассоциацией с доминированием *Rhinanthus angustifolius* C.C. Gmel. и *Astragalus cicer* L. разнотравных настоящих лугов (УП № 8) и **желтольново-наземной** ассоциацией длиннокорневищных остепненных лугов (УП № 4). ОПП в них 40–45 %, доля *L. flavum* в них колеблется в диапазоне 5–13 % АПП и 13–29 % УПП.

В урочище Чердак также формируются настоящие и остепненные луга с участием *L. flavum*. Первые (УП № 7) формирует *Agrimonia eupatoria*; они характеризуются разреженным ярусом из *Rosa majalis* Herzm. высотой до 70 см. При сомкнутости растительного покрова 50 % ОПП доля *L. flavum* составляет 6 % АПП и 12 % УПП.

Остепненные луга непосредственно на территории памятника природы представлены тремя ассоциациями (УП № 2, УП № 8, УП № 9, УП № 10), где доминантом является *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, из разнотравья выделяются *Agrimonia eupatoria*, *Fragaria viridis* (Duch.) Weston, из бобовых – *Medicago romanica* Prodan, *Onobrychis arenaria*. Иногда присутствует *Rosa majalis* (УП № 2). Сомкнутость растительного покрова высокая (ОПП 65–80 %), а участие льна не превышает 2–4 % АПП и 3–6 % УПП. Южнее границы ООПТ по обочинам грунтовой дороги развиваются нарушенные длиннокорневищно-злаковые остепненные луга с *Bromopsis inermis* (УП № 12) и *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. (УП № 13), ОПП 70–80 %. Доля *L. flavum* в них увеличивается до 8 % АПП (10–11 % УПП).

Таким образом, в изученных сообществах *L. flavum* проявляет черты эксплерентной эколого-фитоценотической стратегии – увеличивает свое присутствие на нарушенных территориях, реагируя на уменьшение сомкнутости растительного покрова и снижение напряженности конкуренции.

Таким образом, в урочище Ухтинские степи *L. flavum* участвует в формировании 10 ассоциаций: 6 – луговых степей, 2 – настоящих степей и по 1 – остепненных и настоящих лугов. В урочище Чердак обнаружено 11 ассоциаций с *L. flavum*: 5 – остепненных лугов, 4 – луговых степей, и по 1 – настоящих степей и настоящих лугов. Несмотря на небольшую площадь памятника природы, условия формирования сообществ здесь более разнообразны из-за более дифференцированного рельефа (крутизна и экспозиция склонов останца). Определенную роль в поддержании разнообразия растительного покрова вносит установленный здесь режим охраны.

**Особенности онтогенеза.** В урочище Чердак были обнаружены особи *L. flavum* четырех онтогенетических периодов девяти онтогенетических состояний: латентного (семена), прегенеративного (ювенильные, имматурные первой подгруппы, имматурные второй подгруппы, виргинильные), генеративного (молодые, зрелые и старые генеративные), постгенеративного (субсенильные). Таким образом, онтогенез *L. flavum* в этих условиях полный завершённый. В локальной популяции *L. flavum* урочища Ухтинские степи не было обнаружено особей субсенильного состояния, видимо, по причине ее молодости.

*Онтогенетическая структура локальных популяций.* Изученные локальные популяции *L. flavum* резко отличаются друг от друга по числу особей отдельных онтогенетических состояний и по онтогенетической структуре в целом (рис. 2).

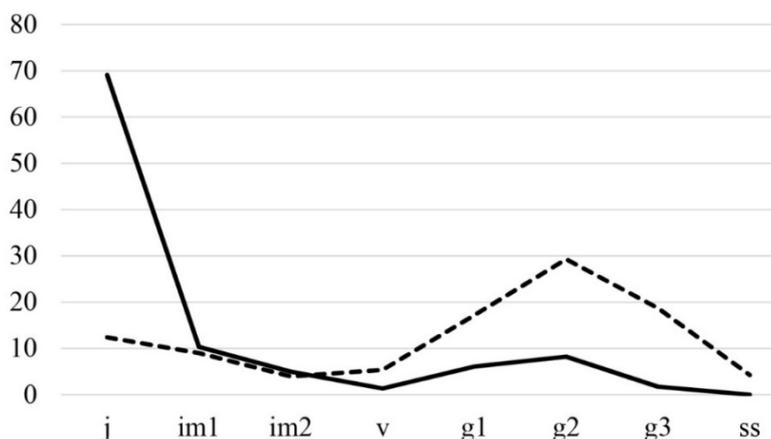


Рис. 2. Онтогенетические спектры локальных популяций *L. flavum* в урочище Ухтинские степи (сплошная линия) и в урочище Чердак (пунктир)

Усредненный онтогенетический спектр локальной популяции *L. flavum* в урочище Ухтинские степи двувёршинный. Основной максимум приходится на ювенильные особи. Их число в разных ассоциациях варьирует от 3,3 до 53,3 шт./м<sup>2</sup> (в среднем 18,3 шт./м<sup>2</sup>), что составляет от 26,5 до 89,1 % особей (в среднем 69,1 %). Это свидетельствует об успешном семенном размножении. Большинство ювенильных особей погибает в первый же год жизни, поэтому наблюдается уменьшение числа иматурных особей первой подгруппы в среднем до 1,8 шт./м<sup>2</sup> (с вариацией от 0,0 до 7,0 шт./м<sup>2</sup>), что составляет в среднем 10,3 % (с вариацией от 0,0 до 39,2 %). Число иматурных особей второй подгруппы варьирует от 0,0 до 4,0 шт./м<sup>2</sup> (в среднем 1,1 шт./м<sup>2</sup>), таким образом их участие составляет в среднем 5,0 % (с колебаниями в разных ассоциациях от 0,0 до 17,3 %). Наименьший вклад в структуру популяции вносят виргинильные растения: их число на квадратный метр варьирует от 0 до 1,5 экземпляров (в среднем 0,3), что составляет от 0,0 до 4,7 % (в среднем 1,3 %). Это обусловлено небольшой продолжительностью данного онтогенетического состояния.

Дополнительный максимум на большинстве учетных площадей (62 %) наблюдается на зрелых генеративных особях, что обусловлено увеличением продолжительности жизни в этом возрастном состоянии по сравнению с предшествующими, наиболее полной реализацией растениями этого возраста своих адаптивных возможностей. Число зрелых генеративных особей колеблется от 0,3 до 5,0 шт./м<sup>2</sup> (в среднем 1,6 шт./м<sup>2</sup>), вклад в структуру сообщества – от 1,5 до 23,8 % (в среднем 8,2 %).

В нескольких ассоциациях (38 % УП) дополнительный максимум был отмечен на молодых генеративных особях. Их число варьирует от 0,0 до 4,0 шт./м<sup>2</sup> (в среднем 1,4 шт./м<sup>2</sup>), что составляет от 0 до 16,3 % всех особей (в среднем 6,1 %).

Доля старых генеративных особей в Ухтинских степях варьирует от 0,0 до 6,8 %, в среднем 1,7 % (0,0–1,5 шт./м<sup>2</sup>, в среднем 0,4 шт./м<sup>2</sup>).

Онтогенетический спектр локальной популяции *L. flavum* в урочище Чердак также двувёршинный, однако основной максимум образован зрелыми генеративными особями, дополнительный (относительно скромный) – ювенильными особями.

Число ювенильных особей в среднем составляет 0,4 шт./м<sup>2</sup> (0,0–2,5 шт./м<sup>2</sup>), т.е. в 45 раз меньше, чем в ухтинской локальной популяции. На их долю приходится в среднем 12,4 % всех особей. Ювенильные особи отсутствуют на 58,3 % учетных площадей. Иматурные особи первой подгруппы также не обнаружены более чем на половине учетных площадей. Их число варьирует от 0,0 до 2,5 шт./м<sup>2</sup>, в среднем 0,3 шт./м<sup>2</sup>, что составляет 0,0–33,3 %, в среднем 9,0 % всех особей. Иматурные особи второй подгруппы не выявлены на 66,7 % учетных площадей. Их число изменяется от 0,0 до 1,3 шт./м<sup>2</sup>, в среднем 0,2 шт./м<sup>2</sup>, т.е. 0,0–16,1 % всех особей, в среднем 3,9 %. Виргинильные особи отсутствуют на 58,3 % учетных площадей. Их насчитывается в среднем 0,2 шт./м<sup>2</sup> (0,0–0,8 шт./м<sup>2</sup>), вклад в онтогенетическую структуру составляет в среднем 1,3 % (0,0–4,7 %).

Таким образом, на 91,7 % учетных площадей отсутствуют особи хотя бы одного онтогенетического состояния прегенеративного периода онтогенеза; причем на трети всех УП совсем не обнаружено прегенеративных растений. Следовательно, если учитывать среднюю продолжительность жизни особей каждого из этих онтогенетических состояний, последние как минимум 3 года в данной популяции семенное размножение было затруднено.

На 42,7 % учетных площадей преобладают зрелые генеративные особи. Их число варьирует от 0,0 до 0,8 шт./м<sup>2</sup>, в среднем 0,5 шт./м<sup>2</sup>, или 11,1–60,0 % всех особей (в среднем 29,3 %). На 16,7 % учетных площадей преобладают молодые генеративные особи. Их число колеблется от 0,0 до 1,5 шт./м<sup>2</sup>, в среднем 0,4 шт./м<sup>2</sup>, что составляет 0,0–42,9 % всех особей (в среднем 17,2 %). На 41 % учетных площадей генеративные особи разных возрастных состояний представлены одинаковым числом особей. Число старых генеративных особей варьирует от 0,0 до 0,8 шт./м<sup>2</sup>, в среднем 0,3 шт./м<sup>2</sup>; их вклад в структуру сообщества колеблется от 0,0 до 66,6 %, в среднем 18,7 %. По числу генеративных особей на 1 м<sup>2</sup> локальная популяция урочища Чердак в 2,6 раза уступает ухтинской ( $1,3 \pm 0,2$  шт./м<sup>2</sup> и  $3,4 \pm 0,5$  шт./м<sup>2</sup> соответственно).

В отличие от Ухтинских степей здесь на 16,7 % учетных площадей обнаружены субсенильные особи до 1,0 шт./м<sup>2</sup>, в среднем 0,1 шт./м<sup>2</sup>, их вклад в структуру популяции 4,2 %, но на отдельных учетных площадях повышается до 28,6 %.

Выявленные нами онтогенетические спектры пензенских локальных популяций *L. flavum* отличаются от таковых на территории Самарской области. Так, в памятнике природы «Самарская Лука» они центрические с максимумом на зрелых генеративных особях (31,8 %), значительном участии старых и молодых генеративных особей (25,6 и 18,3 % соответственно), заметной ролью виргинильных растений (17,7 %) и очень скромным вкладом в структуру популяции проростков, ювенильных и иматурных особей (1,3, 1,0 и 2,4 % соответственно) [21]. Из другой части Самарской области описаны правосторонние онтогенетические спектры, с максимумом на старых генеративных особях [7].

Таким образом, для вида характерна лабильность базовых онтогенетических спектров в зависимости от условий обитания.

По классификации « $\Delta - \omega$ » ухтинская популяция *L. flavum* принадлежит к группе молодых ( $\Delta -0,09$ ;  $\omega - 0,22$ ), что коррелирует с высоким индексом возобновляемости (84 %). Локальная популяция в урочище Чердак относится к группе переходных ( $\Delta -0,38$ ;  $\omega - 0,65$ ), индекс возобновляемости 31 %.

Выявленные закономерности обуславливают различия в плотности изученных локальных популяций.

**Плотность.** Важнейшим показателем состояния популяции является плотность. Изученные локальные популяции *L. flavum* заметно отличаются по этому признаку. В Ухтинских степях плотность варьирует от 7 до 59,8 шт./м<sup>2</sup>, в среднем  $24,9 \pm 4,4$  шт./м<sup>2</sup>. Это на порядок больше, чем в урочище Чердак (0,8–7,8 шт./м<sup>2</sup>, в среднем  $2,5 \pm 0,6$  шт./м<sup>2</sup>). Главным образом, это обусловлено количеством особей прегенеративного периода. Обнаруженная нами в локальной популяции урочища Чердак плотность особей *L. flavum* сходна с таковой в устойчивых и благополучных популяциях этого вида в Самарской [7] и Липецкой [8] областях.

### Заключение

В Пензенской области *L. flavum* образует две жизненные формы: каудексовую стержнекорневую и каудексовую факультативно-корнеотпрысковую. В исследованных местообитаниях он входит в состав настоящих и луговых степей, а также остепненных и настоящих лугов (в общей сложности не менее 20 ассоциаций), проявляя черты эксплерентной эколого-фитоценотической стратегии. В слабонарушенных сообществах с высокой сомкнутостью растительного покрова, сильным задернением почвы вид играет роль ассектатора с абсолютным проективным покрытием 2–4 % (3–5 % УПП). При возникновении нарушений способен осваивать временно неиспользуемые другими видами ресурсы, играть роль содоминанта и доминанта, увеличивая свое присутствие до 10–20 % АПП и 25–50 % УПП.

Учитывая площади местообитаний в урочище Чердак (с прилегающими к памятнику природы с юга территориями) и близ с. Ухтинка и среднюю плотность популяций (2,5 шт./м<sup>2</sup> и 24,9 шт./м<sup>2</sup> соответственно), популяции можно оценить как многочисленные (не менее 250 тысяч и 6 млн особей соответственно). Основной способ самоподдержания численности популяций семенной.

Как в памятнике природы «Урочище Чердак», так и в Ухтинских степях *L. flavum* формирует полночленные популяции с двувёршинными онтогенетическими спектрами с максимумами на зрелых генеративных и ювенильных особях. Однако в условиях режима охраны основной максимум приходится на зрелые генеративные особи, а в местообитании, значительную часть которого занимает залежь, – на ювенильные растения (переходная и молодая популяции по классификации « $\Delta - \omega$ » соответственно).

Таким образом, современное состояние изученных локальных популяций *L. flavum* можно оценить как устойчивое. В урочище Ухтинские степи при сохранении нынешнего способа природопользования и вектора восстановительных процессов растительного покрова на залежи можно прогнозировать постепенное уменьшение роли *L. flavum* в фитоценозах до свойственной ему в слабонарушенных лугах и степях функции ассектатора. При этом мы

прогнозируем сдвиг онтогенетического спектра данной локальной популяции вправо за счет усиления значения зрелых, старых генеративных и субсенильных особей. Вместе с тем вызывает опасение местоположение залежи непосредственно вблизи зоны активной застройки с. Ухтинка – вовлечение изученного участка в процесс застройки уничтожит большую часть локальной популяции *L. flavum*. А поскольку наряду с *L. flavum* здесь обнаружены популяции и других редких видов растений Пензенской области (*Salvia verticillata*, *Senecio schvetzovii*, *Astera mellus*, *Gypsophila altissima*), рационально для их сохранения ограничить хозяйственную деятельность путем введения режима охраны и организации особо охраняемой природной территории в ранге регионального памятника природы под названием «Ухтинские степи».

Для прогноза дальнейшего состояния локальной популяции *L. flavum* в урочище Чердак необходимо выявить изменения состояния растительного покрова после введения здесь режима абсолютной заповедности. Необходимо оценить темпы мезофитизации и силватизации охраняемых степных сообществ в условиях Пензенской области, которые могут стать угрожающим фактором существованию популяций *L. flavum*.

### Список литературы

1. Юзепчук С. В. Семейство Linaceae // Флора СССР. Т. XIX. М.-Л. : АН СССР, 1949. С. 135–139.
2. Октябрева Н. Б. Лен желтый // Красная книга Московской области. М. : ПФ Верховье, 2018. С. 593.
3. Зернов А. С. Лен желтый // Красная книга Карачаево-Черкесской Республики. Черкесск : Нартиздат, 2013. С. 102.
4. Казакова М. В. Лен желтый // Красная книга Рязанской области. Ижевск : ООО «Принт», 2021. С. 377.
5. Колчанов Р. А. Лен желтый // Красная книга Белгородской области. Белгород, 2007. С. 172.
6. Левин В. К. Лен желтый // Красная книга Республики Мордовия. Редкие виды растений, лишайников и грибов. Саранск : Мордовское книжное издательство, 2003. С. 152.
7. Митрошенкова А. Е., Ильина В. Н., Сенатор С. А. Лен желтый // Красная книга Самарской области. Т. 1. Редкие виды растений и грибов. Самара : Изд-во Самарской государственной областной академии (Наяновой), 2017. С. 156.
8. Недосекина Т. В. Лен желтый // Красная книга Липецкой области. Растения, грибы, лишайники. Липецк : Веда социум, 2014. С. 368–369.
9. Теймуров А. А. Лен желтый // Красная книга Курской области: редкие и исчезающие виды животных, растений и грибов. Калининград ; Курск : ИД РОСТ-ДОАФК, 2017. С. 218.
10. Леонова Н. А. Заплатин П. И. Лен желтый // Красная книга Пензенской области. Грибы, лишайники, мхи и сосудистые растения. Пенза : ОАО ИПК Пензенская правда, 2013. Т. 3. С. 181.
11. Солянов А. А. Флора Пензенской области. Пенза : ПГПУ, 2001. С. 80.
12. Васюков В. М., Саксонов С. В. Конспект флоры Пензенской области // Флора Волжского бассейна. Тольятти : Анна, 2020. Т. IV. С. 128.
13. Работнов Т. А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. 1960. Т. 2. С. 141–149.
14. Уранов А. А. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.

15. Фатюнина Ю. А., Артемова С. Н., Щеглов А. Е. Демографические особенности ценопопуляции *Linum flavum* L. (Linaceae) в урочище Ухтинские степи (Пензенская область) // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2023. № 17 (2). С. 165–177.
16. Османова Г. О., Животовский Л. А. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений // Известия РАН. Серия биологическая. 2020. № 2. С. 144–152.
17. Ипатов В. С., Мирин Д. М. Описание фитоценоза: метод. рекомендации / под ред. В. С. Ипатова. СПб. : Изд-во СПбГУ, 2000. 55 с.
18. Письмаркина Е. В. Материалы к флоре особо охраняемых природных территорий Пензенской области: памятник природы «Урочище Чердак» // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2016. Т. 10, № 3. С. 39–45.
19. Новикова Л. А., Леонова Н. А. Современное состояние кальцефитной растительности Пензенской области // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2014. Т. 16, № 5. С. 158–163.
20. Об утверждении Перечня объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации : приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 23.05.2023 № 320 (Зарегистрирован 21.07.2023 № 74362). URL: <http://publication.pravo.gov.ru/document/0001202307210008?index=10>
21. Климачева Е. А. Онтогенетическая структура ценотических популяций некоторых редких растений Яблоневого геосистемы (Самарская Лука) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 27, № 4 (1). С. 266–270.

### References

1. Yuzepchuk S.V. Linaceae family. *Flora SSSR. T. XIX = Flora of the USSR. Volume 19.* Moscow-Leningrad: AN SSSR, 1949:135–139. (In Russ.)
2. Oktyabreva N.B. *Linum flavum. Krasnaya kniga Moskovskoy oblasti = The Red book of Moscow region.* Moscow: PF Verkhov'e, 2018:593. (In Russ.)
3. Zernov A.S. *Linum flavum. Krasnaya kniga Karachaevo-Cherkesskoy Respubliki = The Red book of Karachai-Cherkess.* Cherkessk: Nartizdat, 2013:102. (In Russ.)
4. Kazakova M.V. *Linum flavum. Krasnaya kniga Ryazanskoy oblasti = The Red book of Ryazan region.* Izhevsk: ООО «Print», 2021:377. (In Russ.)
5. Kolchanov R.A. *Linum flavum. Krasnaya kniga Belgorodskoy oblasti = The Red book of Belgorod region.* Belgorod, 2007:172. (In Russ.)
6. Levin V.K. *Linum flavum. Krasnaya kniga Respubliki Mordoviya. Redkie vidy rasteniy, lishaynikov i gribov = The Red book of the Republic of Mordovia. Rare species of plants, lichens and fungi.* Saransk: Mordovskoe knizhnoe izdatel'stvo, 2003:152. (In Russ.)
7. Mitroshenkova A.E., Il'ina V.N., Senator S.A. *Linum flavum. Krasnaya kniga Samar-skoy oblasti. T. 1. Redkie vidy rasteniy i gribov = The Red book of Samara region. Volume 1. Rare species of plants and mushrooms.* Samara: Izd-vo Samarskoy gosudarstvennoy oblastnoy akademii (Nayanovoy), 2017:156. (In Russ.)
8. Nedosekina T.V. *Linum flavum. Krasnaya kniga Lipetskoy oblasti. Rasteniya, griby, lishayniki = The Red book of Lipetsk region. Plants, mushrooms, lichens.* Lipetsk: Veda sotsium, 2014:368–369. (In Russ.)
9. Teymurov A.A. *Linum flavum. Krasnaya kniga Kurskoy oblasti: redkie i ischezayushchie vidy zivotnykh, rasteniy i gribov = The Red book of Kursk region: rare and endangered species of animals, plants and mushrooms.* Kaliningrad; Kursk: ID ROST-DOAFK, 2017:218. (In Russ.)
10. Leonova N.A., Zaplatin P.I. *Linum flavum. Krasnaya kniga Penzenskoy oblasti. Griby, lishayniki, mkhi i sosudistye rasteniya = The Red book of Penza region. Fungi, lichens, mosses and vascular plants.* Penza: OAO IPK Penzenskaya pravda, 2013;3:181. (In Russ.)
11. Solyanov A.A. *Flora Penzenskoy oblasti = Flora of Penza region.* Penza: PGPU, 2001:80. (In Russ.)

12. Vasyukov V.M., Saksonov S.V. Abstract of flora of Penza region. *Flora Volzhskogo basseyna* = Flora of the Volga basin. Tolyatti: Anna, 2020;IV:128. (In Russ.)
13. Rabotnov T.A. Methods for determining age and life span in herbaceous plants. *Polevaya geobotanika* = Field geobotany. 1960;2:141–149. (In Russ.)
14. Uranov A.A. Age spectrum of the cenopopulation as a function of time and energy wave processes. *Biologicheskie nauki* = Biological sciences. 1975;(2):7–34. (In Russ.)
15. Fatyunina Yu.A., Artemova S.N., Shcheglov A.E. Demographic features of the cenopopulation of *Linum flavum* L. (Linaceae) in the Ukhta steppe area (Penza region). *Fitoraznoobrazie Vostochnoy Evropy* = Phytodiversity of Eastern Europe. 2023;(17):165–177. (In Russ.)
16. Osmanova G.O., Zhivotovskiy L.A. Ontogenetic spectrum as an indicator of the state of plant coenopopulation. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya* = Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Biological series. 2020;(2):144–152. (In Russ.)
17. Ipatov V.S., Mirin D.M. *Opisanie fitotsenoza: metod. rekomendatsii* = Description of phytocenosis: method recommendations. Saint Petersburg: Izd-vo SPbGU, 2000:55. (In Russ.)
18. Pis'markina E.V. Materials on the flora of specially protected natural areas of the Penza region: natural monument “Urochische Cherdak”. *Fitoraznoobrazie Vostochnoy Evropy* = Phytodiversity of Eastern Europe. 2016;10(3):39–45. (In Russ.)
19. Novikova L.A., Leonova N.A. Current state of calciphyte vegetation in Penza region. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* = Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 2014;16(5):158–163. (In Russ.)
20. *Ob utverzhdenii Perechnya ob"ektov rastitel'nogo mira, zanesennykh v Krasnuyu knigu Rossiyskoy Federatsii: prikaz Ministerstva prirodnykh resursov i ekologii Rossiyskoy Federatsii ot 23.05.2023 № 320 (Zaregistririvan 21.07.2023 № 74362)* = On approval of the list of plant world objects entered into the Red Book of the Russian Federation: note from the Ministry of Natural Resources and Ecology of the Russian Federation from May 23, 2023 No.320 (Registered on July 21, 2023 No.74362). (In Russ.). Available at: <http://publication.pravo.gov.ru/document/0001202307210008?index=10>
21. Klimacheva E.A. Ontogenetic structure of cenotic populations of some rare plants of the Apple geosystem (Samara Luka). *Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii* = Samara Luka: issues of regional and global ecology. 2018;27(4):266–270. (In Russ.)

### Информация об авторах / Information about the authors

**Юлия Александровна Фатюнина**

кандидат биологических наук, доцент,  
доцент кафедры общей биологии  
и биохимии,  
Пензенский государственный  
университет  
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)  
E-mail: vyal81@mail.ru

**Yuliya A. Fatyunina**

Candidate of biological sciences,  
associate professor, associate professor  
of the sub-department of general biology  
and biochemistry,  
Penza State University  
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

**Артем Евгениевич Щеглов**

магистрант,  
Пензенский государственный  
университет  
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)  
E-mail: vip.artem458@mail.ru

**Artem E. Shcheglov**

Master's degree student,  
Penza State University  
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

***Оксана Евгеньевна Суркова***

учитель биологии,  
Средняя общеобразовательная  
школа № 71 города Пензы  
(Россия, г. Пенза, ул. Можайского, 1)  
E-mail: sur-ok1967@mail.ru

***Oksana E. Surkova***

Teacher of biology,  
Secondary School No.71  
of Penza  
(1 Mozhaiskogo street, Penza, Russia)

***Любовь Александровна Новикова***

доктор биологических наук, доцент,  
профессор кафедры общей биологии  
и биохимии,  
Пензенский государственный  
университет  
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)  
E-mail: la\_novikova@mail.ru

***Lyubov A. Novikova***

Doctor of biological sciences,  
associate professor,  
professor of the sub-department  
of general biology and biochemistry,  
Penza State University  
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

***Серафима Николаевна Артемова***

кандидат географических наук, доцент,  
доцент кафедры географии,  
Пензенский государственный  
университет  
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)  
E-mail: art-serafima@yandex.ru

***Serafima N. Artemova***

Candidate of geographical sciences,  
associate professor, associate professor  
of the sub-department of geography,  
Penza State University  
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

**Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов /**

**The authors declare no conflicts of interests.**

**Поступила в редакцию / Received 13.02.2024**

**Поступила после рецензирования и доработки / Revised 24.06.2024**

**Принята к публикации / Accepted 06.09.2024**

УДК 58+581.6  
doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-4

## Особенности распределения цианобактериально-водорослевой флоры в пределах горной катены

Ж. Ф. Пивоварова<sup>1</sup>, З. З. Багаутдинова<sup>2</sup>, А. Г. Благодатнова<sup>3</sup>

<sup>1,3</sup>Новосибирский государственный педагогический университет,  
Новосибирск, Россия

<sup>2</sup>Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия

<sup>1</sup>pivovarova4117@mail.ru, <sup>2</sup>zulfir-a@yandex.ru, <sup>3</sup>ablagodatnova@yandex.ru

**Аннотация.** *Актуальность и цель.* Цианобактериально-водорослевая флора горных систем Сибири еще относительно слабо изучена. Тем более нет работ по особенностям ее формирования в пределах горных катен. Целью работы является выяснение особенностей формирования цианобактериально-водорослевой флоры в пределах горных катен. *Материалы и методы.* Исследования проведены в течение 2011–2013 гг. в окрестностях села Карам Казачинско-Ленского района Иркутской области, расположенного в пределах Северо-Байкальского и Патомского нагорий. На данной территории выделена катена протяженностью около 600 м. В трансэллиптической части катены наблюдаются выходы материнской породы, каменистые россыпи. В аккумулятивном участке нанорельеф почти не выражен, хорошо оформлены две синузии ветренищевая и лютиковая. Сбор проб проведен по общепринятой альгологической методике. Анализ флоры вели с учетом видов и внутривидовых таксонов, с использованием коэффициента Чекановского – Серенсена и мер включения. *Результаты.* Всего в почвах исследованного профиля обнаружен 61 вид (69 видов и внутривидовых таксонов) водорослей и цианопротокариот, относящихся к 6 отделам, 12 порядкам, 21 семейству и 33 родам. Высокий процент числа видов в десяти ведущих семействах свидетельствует минимум как о бореальном характере флоры. Анализ флоры показал аллохтонный характер аккумулятивного участка катены и автохтонность трансэлевой флоры. *Выводы.* Катена как геохимический стоковый бассейн, обладая различными экологическими условиями на отдельных ее участках, существенным образом влияет на формирование цианобактериально-водорослевой флоры.

**Ключевые слова:** почвенные водоросли, почвенная флора, цианобактерии, катена, Восточная Сибирь

**Финансирование:** работа поддержана бюджетным проектом FWNR-2022-0020.

**Для цитирования:** Пивоварова Ж. Ф., Багаутдинова З. З., Благодатнова А. Г. Особенности распределения цианобактериально-водорослевой флоры в пределах горной катены // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2024. № 2. С. 48–60. doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-4

## The features of cyanobacterial-algal flora distribution within the mountain catena

Zh.F. Pivovarova<sup>1</sup>, Z.Z. Bagautdinova<sup>2</sup>, A.G. Blagodatnova<sup>3</sup>

<sup>1,3</sup>Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia

<sup>2</sup>Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch  
of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

<sup>1</sup>pivovarova4117@mail.ru, <sup>2</sup>zulfir-a@yandex.ru, <sup>3</sup>ablagodatnova@yandex.ru

© Пивоварова Ж. Ф., Багаутдинова З. З., Благодатнова А. Г., 2024. Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 License / This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 License.

**Abstract.** *Background.* The cyanobacterial-algal flora of the mountain systems in Siberia is still relatively poorly studied. Furthermore, there is a lack of research on the characteristics of its formation within mountain catena. The purpose of this study is to research the peculiarities of the formation of cyanobacterial-algal flora within mountain catena. *Materials and methods.* The research was conducted during the period of 2011–2013 in the vicinity of the village of Karam in the Kazachinsko-Lensky district of Irkutsk region, located within the North Baikal and Patom Highlands. In this area, a catena, approximately 600 meters long, has been identified. In the transeluvial part of the catena, there are outcrops of the parent rock as well as stony deposits. In the accumulative section, the micro-relief is almost not expressed, with well-defined two sinuosity – windward and lee. Sample collection was carried out according to the standard algological methodology. The flora analysis was conducted considering species and infraspecific taxa, using the Czekanowski-Sorensen coefficient and inclusion measures. *Results.* In total of 61 species (69 species and infraspecific taxa) of algae and cyanobacteria belonging to 6 divisions, 12 orders, 21 families, and 33 genera were found in the soils of the studied profile. A high percentage of the number of species within the top ten leading families indicates the boreal nature of the flora. The analysis of the flora indicated the allochthonous nature of the flora in the accumulated section of the catena and the autochthony of the flora in the transeluvial part. *Conclusions.* The catena, as a geochemical drainage basin, with varying ecological conditions in its individual sections, significantly influences the formation of cyanobacterial-algal flora.

**Keywords:** soil algae, soil flora, cyanobacteria, catena, Eastern Siberia

**Financing:** the research was financed by the project FWR-2022-0020.

**For citation:** Pivovarova Zh.F., Bagautdinova Z.Z., Blagodatnova A.G. The features of cyanobacterial-algal flora distribution within the mountain catena. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2024;(2):48–60. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-4

## Введение

Вопросам изучения почвенных водорослей в России уделяется достаточное внимание. Не считая многочисленных статейных материалов, есть монографические работы по водорослям экосистем Крайнего Севера [1], зональных почв степи и лесостепи [2], цианобактерий Арктики и Субарктики [3] и ряд других работ. Среди статей следует особо отметить работу Л. Н. Новичковой-Ивановой (2012) [4], где дан глубокий анализ альгофлоры почв и ее генезис Степной области Евразии. Однако по Сибирскому региону такого рода работ крайне мало. В 1975 г. появляются работы по почвенным водорослям Таймыра [5] степных районов Прибайкалья [6], наземных экосистем Байкальской Сибири [7]. Впервые проведено альгологическое изучение карбонатного и силикатного каменистого субстрата Приольхонья и хребта Хамар-Дабана в Прибайкалье [8] и ряд других статей. Тем более таких работ крайне мало по почвенным водорослям горных экосистем. Фундаментальное монографическое исследование проведено Л. Н. Новичковой-Ивановой (1980) [9] в сопредельной Сахаро-Гобийской пустынной области (с крайне суровыми экологическими условиями) с глубоким анализом флоры и фитоценотической организации почвенных группировок, с установлением возможных генетических связей. Коллективом авторов [10] опубликовано интересное многоаспектное монографическое исследование останца Ончалаан как натурной модели формирования биогеннозосток стокных ландшафтов Убсунурской котловины Тувы. Многолетние исследования Ж. Ф. Пивоваровой (2019а) [11] позволили на основе ботанико-географического районирования горных криоаридных степей Северо-Востока

Азии, гор юга Сибири и сопредельных горных территорий выяснить специфику альгофлоры столь обширных регионов и возможные пути флорогенеза. Все вышеизложенное позволяет заключить, что еще много неисследованных регионов, к числу которых относится и Казачинско-Ленский район Иркутской области, где авторы подошли к исследованию с позиций катенного распределения альгофлоры и цианопрокариот.

### Материалы и методы

Исследования проведены в окрестностях села Карам Казачинско-Ленского района Иркутской области с 2011 по 2013 г. Территория находится в основном в пределах Северо-Байкальского и Патомского нагорий, разделенных долиной реки Витим, правого притока Лены в пределах таежной зоны. Весь регион находится в зоне резко континентального климата с широко развитыми процессами почвенного криогенеза. Из-за устойчивых низких зимних температур и почти полного отсутствия снега развивается многолетняя мерзлота. Средняя температура июля  $+16...+18$  °С. Почти вся годовая сумма осадков (около 400 мм) выпадает летом в виде фронтальных дождей и влаги, испарившейся с поверхности Байкала. Регион расположен в зоне темнохвойной тайги с преобладанием еловых (*Picea obovata* Ledeb.) и кедровых (*Pinus sibirica* DuRoi) лесов. Реже встречаются лиственничные (*Larix sibirica* Ledeb.) и сосновые светлохвойные леса (*Pinus sylvestris* L.). По горам могут встречаться березовые леса [12]. На исследуемой территории в пределах горного склона северной экспозиции выделена катена, как основная пространственно-функциональная единица ландшафта. Заложен геоботанический профиль протяженностью примерно 600 м, на котором выделено два участка. Плакорный, элевый участок, к сожалению, по техническим причинам обследовать не удалось. Следующий вниз по катене расположен трансэлювиальный участок на слабоподзолистых относительно бедных почвах с выходом коренных пород и каменистых россыпей. В пределах трансэлювиального участка катены сформирован еловый лес с редкой примесью березы. Травяной покров представлен ветреницевой группировкой с ОПП около 5 %. В аккумулятивном участке катены на торфяно-подзолистых почвах были выделены две группировки: ветреницевая и лютиковая с ОПП около 10–15 %. Кроме *Anemone sylvestris* L. и *Ranunculus reptans* L., которые являются доминантными видами, встречаются *Vicia cracca* L., *Heraclium dissectum* Lebed., *Sanguisorba officinalis* L. В трансэлювиальной зоне катены температура почвы в среднем около 30 °С, а в аккумулятивной зоне – около 24 °С. Почвы достаточно сухие с резким дефицитом влаги (9–10 %). Ph солев. 7,9 в трансэлювиальной зоне и 7,4 – в аккумулятивной. В целом экологические условия для развития как высшей растительности, так и водорослей весьма суровые [12].

Почвенные пробы для определения видового состава водорослей отбирались в течение 2 лет. Отбор проб проводили в пределах выбранных серийных группировок высших растений в слое 0–5 см с учетом всех правил альгологических сборов [1, 13–15]. Всего было собрано 110 смешанных почвенных образцов с разных местообитаний, каждый из которых состоял из 10 индивидуальных проб объемом 10 см<sup>3</sup>.

Флористический анализ вели с учетом видов и внутривидовых категорий. Таксономическая структура альгофлоры проанализирована с использованием классических работ [16]. При сравнении флористических списков использовали коэффициент Чекановского – Серенсена и для разновеликих флор меры включения [17].

### Результаты и обсуждение

Всего в почвах исследованного профиля обнаружен 61 вид (69 видов и внутривидовых таксонов) водорослей и цианобактериально-водорослевой флоры высших категорий таксономической структуры позволил сделать некоторое заключение (табл. 1). Ведущее место в структуре флоры занимают представители отдела *Cyanoprokaryota*, включая в себя значительно больше половины всего видового спектра флоры. Этот же отдел является и наиболее дифференцированным относительно представленности семейств и родов. Три других отдела *Xanthophyta*, *Bacillariophyta* и *Chlorophyta* находятся на паритетной основе, включая в себя более третьей части всей флоры.

Таблица 1

Таксономическая структура цианобактериально-водорослевой флоры в почвах исследованного профиля

Таксон	Порядков	Семейств	Родов	Видов	% видов от всей флоры	Пропорции флоры**		
						1	2	3
<i>Bacillariophyta</i>	1	3	5	8	11,6	1,7	2,7	2,7
<i>Cyanoprokaryota</i>	3	8	15	34 (42)*	60,9	1,9	5,3	2,8
<i>Chlorophyta</i>	3	4	4	8	11,6	1,0	2,0	2,0
<i>Euglenophyta</i>	1	1	1	1	1,4	1,0	1,0	1,0
<i>Xanthophyta</i>	3	4	7	9	13,1	1,8	2,3	1,3
<i>Rhodophyta</i>	1	1	1	1	1,4	1,0	1,0	1,0
Всего	12	21	33	61 (69)	100	1,4	2,4	1,8

П р и м е ч а н и я: \* здесь и далее в скобках указано число видов и внутривидовых таксонов; за скобками – число видов; \*\* в пропорциях флоры: 1 – насыщенность семейств родами; 2 – семейств видами; 3 – родов видами.

В пропорциях флор по насыщенности семейств родами каждый из отделов *Bacillariophyta*, *Cyanoprokaryota* и *Xanthophyta* практически в два раза превышают остальные отделы. По насыщенности семейств видами отдел *Cyanoprokaryota* значительно превышает все остальные отделы.

Спектр порядков в отделах флоры носит более ровный характер и представлен 1 или 3 порядками. Основу спектра порядков составляют представители цианобактериально-водорослевой флоры (табл. 2).

Первые три ведущих порядка *Oscillatoriales*, *Chroococcales*, *Nostocales* составляют более 60 % всей флоры (60,8 %), что характерно как для высоких широт, так и для экстремальных мест обитания, почв, подверженных криогенезу. Порядки *Chroococcales* и *Nostocales* отмечены как ведущие в почвах горных тундр Северного Урала [18] моновидовых порядков 33 %.

Таблица 2

## Спектр порядков цианобактериально-водорослевой флоры исследованного профиля

Порядки	Место	Число видов и внутривидовых таксонов	% от всей флоры
<i>Oscillatoriales</i>	1	14 (17)	24,6
<i>Chroococcales</i>	2	12 (15)	21,7
<i>Nostocales</i>	3	8 (10)	14,5
<i>Raphales</i>	4	8	11,6
<i>Heterococcales</i>	5	5	7,2
<i>Chlorococcales</i>	6	4	5,8
<i>Chlamydomonadales</i>	7–8	3	4,3
<i>Heteroconiales</i>	7–8	3	4,3
<i>Euglenales</i>	9–12	1	1,5
<i>Tribonematales</i>	9–12	1	1,5
<i>Zygnematales</i>	9–12	1	1,5
<i>Bangiales</i>	9–12	1	1,5
Всего		69	100

Семейственный спектр водорослей и цианопрокариот исследованного почвенного профиля представлен 21 семейством, из которых 30 % (7 семейств) являются одновидовыми. Это характеризует флору как относительно бедную. 6 ведущих семейств составляют примерно 56 %, а 10 ведущих семейств – 75,0 % от общего числа видов (табл. 3). При составлении ранжированного ряда первенство отдается тому семейству, в состав которого входит большее число родов [19].

Таблица 3

## Спектр ведущих семейств цианобактериально-водорослевой флоры исследованного профиля

Семейство	Число видов	% от общего числа видов	Место	Число родов
<i>Microcystaceae</i>	12 (15)	21,7	1	6
<i>Nostocaceae</i>	4 (6)	8,7	2	1
<i>Phormidiaceae</i>	4 (5)	7,2	3–5	3
<i>Schizothrichaceae</i>	5	7,2	3–5	1
<i>Pseudoanabenaceae</i>	3 (5)	7,2	3–5	1
<i>Eunotiaceae</i>	4	5,8	6	1
<i>Nitzschiaceae</i>	3	4,3	7–8	3
<i>Pleurochloridaceae</i>	3	4,3	7–8	3
<i>Heteroconiaceae</i>	3	4,3	7–8	2
<i>Chlamydomonadaceae</i>	3	4,3	7–8	1
Всего	44 (52)	75,0		22

Из 10 ведущих семейств на долю отдела Cyanoprokaryota приходится более половины видов. Лидирующие позиции со значительным отрывом от остальных занимает семейство *Microcystaceae*. Известно, что *Nostocaceae*, *Schizothrichaceae*, *Nitzschiaceae*, *Pleurochloridaceae*, *Chlamydomonadaceae* спектра ведущих семейств исследованного профиля также входят в состав

почв Большеземельской тундры [18]. Семейства *Phormidiaceae* и *Pseudoanabaenaceae*, как отмечает Е. А. Патова [20], обычно лидируют в арктических регионах. Высокое положение семейств *Nostocaceae*, *Schizothrichaceae* характерно для горных лесных, степных экосистем [13, 21, 22]. По мнению Е. Н. Петровой, М. Д. Сивкова [23] представители семейства *Microcystaceae* принимают участие в начальных этапах освоения горно-тундровых почв. Сравнение ведущих порядков и семейств исследованного профиля и выше перечисленных регионов позволяет провести некоторую аналогию. Можно предположить, что исследованный горный профиль с достаточно суровыми экологическими условиями находится на начальных этапах освоения субстрата цианобактериально-водорослевой флорой [24, 25]. Высокий процент числа видов в десяти ведущих семействах свидетельствует минимум как о бореальном характере флоры.

В родовом спектре 10 ведущих родов объединяют 39 видов, что составляет около 56 % всего видового списка (табл. 4) и диагностирует цианобактериально-водорослевую флору как бореальную, не только на семейственном, но и на родовом уровне [16].

Таблица 4

Спектр ведущих родов цианобактериально-водорослевой флоры исследованного профиля

Род	Число видов	% от общего числа видов	Место
<i>Anabaena</i>	4 (6)	8,7	1
<i>Schizothrix</i>	5	7,2	2–3
<i>Leptolyngbya</i>	3 (5)	7,2	2–3
<i>Eunotia</i>	4	5,8	4–5
<i>Microcystis</i>	3 (4)	5,8	4–5
<i>Synechocystis</i>	3	4,3	6–10
<i>Tolypothrix</i>	3	4,3	6–10
<i>Chlamydomonas</i>	3	4,3	6–10
<i>Gloeocapsa</i>	3	4,3	6–10
<i>Chlorella</i>	3	4,3	6–10
Всего	34 (39)	56,2	

Часть родов находится в связанных рангах. При построении ранжированных рядов в этом случае первенство отдано родам, виды которых несут (по отношению к сравниваемому таксону) большую фитоценотическую нагрузку. Этот подход применен в работах по высшим растениям И. М. Красноровым [26], В. М. Шмитдом [27], по водорослям Ж. Ф. Пивоваровой [22, 28].

С точки зрения анализа флор высших растений такая насыщенность видами родов рассматривается как рода олиговидовые. Однако в горных экосистемах в экстремальных условиях для водорослевой флоры рода, содержащие 5–6 видов, могут рассматриваться как многовидовые. С наибольшим числом видов во флоре превалируют растения родов *Anabaena*, *Schizothrix* и *Leptolyngbya*, объединяя почти четверть всего видового состава флоры. Одновидовые рода составляют 48,5 % всего родового спектра. Высокий процент одновидовых родов также свидетельствует, с одной стороны, о начальных стадиях сукцессии (эцезисе), а с другой – об аллохтонном процессе формирования флоры водорослей [16]. Большое число одновидовых родов также является

отличительной чертой экосистем, находящихся в экстремальных условиях [1, 4, 11, 18, 29].

Таким образом, для таксономической структуры цианобактериально-водорослевой флоры исследованного профиля характерно превалирование видов отдела *Cyanoprokaryota*, высокий процент одновидовых семейств и родов свидетельствует об аллохтонном характере образования флоры катены и о достаточно молодом ее возрасте [16], доминировании семейства *Microcystaceae*, родов *Anabaena*, *Schizothrix* и *Leptolyngbya*, включающих в себя почти четверть всей флоры. В пределах каждой позиции катены, вероятно, таксономическая структура альгофлоры будет иметь свою специфику.

Рассматривая в сравнительном аспекте таксономическую структуру флоры в пределах катены, следует отметить ряд особенностей. Число таксономических единиц, таких как порядков, семейств и родов, практически одинаково (табл. 5).

Таблица 5

Таксономический состав цианобактериально-водорослевой флоры исследованного профиля

Участок катены	Порядок	Семейство	Род	Вид
Трансэлювиальный	9	16	24	44 (47)
Аккумулятивный	10	17	25	33 (38)

Однако в аккумулятивной зоне обнаружены все шесть отделов почвенной флоры. Значительно отличается число видов и их представленность. С увеличением проективного покрытия высших растений вниз по катене число видов водорослей и цианопрокариот уменьшается. В работе Л. Н. Новичковой-Ивановой [9] указан тот факт, что с увеличением проективного покрытия высших растений конкурентная роль водорослей падает. На том и другом отрезке катены ведущую роль сохраняют цианопрокариоты, причем, как и следовало ожидать, на трансэлювиальном участке их долевое участие в сложении флоры значительно выше (табл. 6).

Таблица 6

Соотношение отделов водорослей и цианопрокариот в почвах исследованного профиля

Отдел	Трансэлювиальный		Аккумулятивный	
	число видов	% от флоры	число видов	% от флоры
<i>Cyanoprokaryota</i>	26 (29)	61,7	18 (22)	57,9
<i>Bacillariophyta</i>	7	14,9	5	13,2
<i>Xanthophyta</i>	6	12,8	6	15,8
<i>Euglenophyta</i>	–	–	1	2,6
<i>Chlorophyta</i>	5	10,6	3	7,9
<i>Rhodophyta</i>	–	–	1	2,6
Всего	44 (47)	100	33 (38)	100

Это вполне объяснимо тем, что трансэлювиальный участок катены отличается более экстремальными условиями обитания: есть выходы материнских

пород, наличие каменистых россыпей, относительно суше и прогрев поверхности субстрата выше.

Весьма показателен спектр ведущих семейств, сравниваемых участков катены (табл. 7). Пять ведущих семейств на трансэлювиальном и аккумулятивном участке катены объединяют от 24 до 20 видов флоры, что составляет от 50,0 до 52,7 % соответственно. Одновидовых семейств в трансэлювиальной зоне всего 6,5 %, а в аккумулятивной – почти 11 %.

Таблица 7

Спектр ведущих семейств цианобактериально-водорослевой флоры исследованных участков катены

Семейство	Участок катены	
	трансэлювиальный	аккумулятивный
<i>Microcystaceae</i>	9 (19,1)	9 (23,7)
<i>Schizothrichaceae</i>	5 (10,6)	1 (2,7)
<i>Phormidiaceae</i>	4 (8,5)	1 (2,7)
<i>Nitzschiaceae</i>	3 (6,4)	3 (7,9)
<i>Pseudoanabenaceae</i>	3 (6,4)	3 (7,9)
<i>Nostocaceae</i>	1 (6,5)	4 (10,5)
<i>Heterocloniaceae</i>	2 (4,3)	2 (5,3)

Список ведущих семейств практически идентичный, с явным превалированием семейства *Microcystaceae* на том и другом участке катены. Остальные семейства только меняют свое положение в ранжированном ряду. Следует отметить явное лидерство в трансэлювиальной зоне еще и семейства *Schizothrichaceae* и только его присутствие в аккумулятивной зоне катены. Эти два семейства (*Microcystaceae*, *Schizothrichaceae*) являются обычными для экстремальных мест обитания, для горных систем, на каменистых субстратах. Кроме того, по данным Н. М. Зимониной [30], многие виды *Nitzschiaceae* участвуют в формировании водорослевых группировок голого грунта. Таким образом, спектр ведущих семейств достаточно хорошо отражает специфику субстрата.

Спектр ведущих родов (за исключением рода *Gloeocapsa*) тоже весьма сходен (табл. 8).

Пять ведущих родов включают немного больше одной трети флоры на каждом участке катены.

Таблица 8

Спектр ведущих родов цианобактериально-водорослевой флоры исследованных участков катены

Род	Участок катены	
	трансэлювиальная	аккумулятивная
<i>Schizothrix</i>	5 (10,9)	1 (2,7)
<i>Leptolyngbya</i>	3 (6,5)	3 (8,1)
<i>Anabaena</i>	3 (6,5)	3 (8,1)
<i>Synechocystis</i>	3 (6,5)	2 (5,4)
<i>Microcystis</i>	3 (6,5)	1 (2,7)
<i>Gloeocapsa</i>	–	3 (8,1)

Явно отличается положение рода *Schizothrix* в трансэлювиальном участке катены, что вполне соответствует экологическим условиям среды. Интересно другое. Число одновидовых родов резко отличается. На трансэлювиальном участке катены их 9, что составляет 37,5 %, в то время как на аккумулятивном участке их 19 – практически в 2 раза больше (70 %).

Это позволяет сделать вывод о том, что цианобактериально-водорослевая флора аккумулятивного участка катены аллохтонного происхождения. Она формируется за счет тройного стока (твёрдого, жидкого и биостока) с вышележащих участков катены. Катена в данной ситуации действительно представляет собой биогеохимический стоковый бассейн [31].

На видовом уровне связь цианобактериально-водорослевых флор исследованных участков катены проявляет определенную степень общности и специфичности. Так, только в трансэлювиальном участке катены обнаружен 31 вид, в то время как в аккумулятивной зоне – 22. Общих для той и другой флоры 15 видов. Коэффициент общности Чекановского – Серенсена составил 56,6 % – фактически чуть больше половины флоры. Специфика флоры трансэлювиального участка значительно выше, чем аккумулятивного, и составляет соответственно 51,6 % против 31,8 %. Меры включения показали, что флора трансэлювиального участка катены входит во флору аккумулятивной зоны всего на 0,48. Флора аккумулятивной зоны включена во флору трансэлювиальной зоны уже на 0,68. Это еще раз подтверждает аллохтонность формирования флоры аккумулятивного участка катены и автохтонность трансэлювиальной флоры.

### Заключение

Таким образом, суровость условий горных экосистем определяет явное доминирование представителей семейства *Microcystaceae*, при этом ключевые позиции в спектре ведущих семейств занимают виды *Nostocaceae*, *Schizothrichaceae*, *Pseudoanabaceae*, *Phormidiaceae*, включая в себя значительную часть флоры, что указывает на ее бореальный характер. Высокий процент одновидовых родов свидетельствует об аллохтонном характере формирования всей изученной флоры.

Катены, являясь геохимическим стоковым бассейном, играют существенную роль в формировании и топографии флоры в ее пределах. Меры включения четко показывают автохтонный характер формирования цианобактериально-водорослевой флоры в трансэлювиальном участке катены и явно аллохтонный ее характер в аккумулятивной зоне.

### Список литературы

1. Гецен М. В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера (на примере Большеземельской тундры). Л., 1985. 165 с.
2. Кузяхметов Г. Г. Водоросли зональных почв степи и лесостепи. Уфа : РИО БашГУ, 2006. 286 с.
3. Давыдов Д. А. Специфика цианопрокариот Евразийской Арктики на примере флоры архипелага Шпицберген : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2022. 32 с.
4. Новичкова-Иванова Л. Н. Водоросли экосистем степей Евразии // Общество. Среда. Развитие (TerraHumana). 2012. № 2. С. 213–220.

5. Дорогостайская Е. В., Сдобникова Н. В. Почвенные водоросли тундр Западного Таймыра // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. 1973. № 2. С. 128–138.
6. Андреева В. М., Сдобникова Н. В. О почвенных водорослях степных районов Прибайкалья // Новости систематики низших растений. Л., 1975. Т. 12. С. 81–82.
7. Егорова И. Н., Судакова Е. А. Водоросли в наземных экосистемах Байкальской Сибири // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге : материалы II Всерос. конф. (г. Сыктывкар, 5–9 октября 2009). Сыктывкар, 2009. С. 182–186.
8. Сафонова Т. А. Синезеленые водоросли (Cyanoprocarayota) на каменистых субстратах Прибайкалья // Turczaninovia. 2002. № 1 (5). С. 68–75.
9. Новичкова-Иванова Л. Н. Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л., 1980. 255 с.
10. Стебаев И. В., Сагды Ч. Т., Курбатская С. С., Пивоварова Ж. Ф. Останец Ончалаан как натурная модель развития биогеоценозов стоковых серий ландшафтов Убсунурской котловины. 2-е изд., испр. и доп. Кызыл : ТувГУ, 2017. 168 с.
11. Пивоварова Ж. Ф. Пространственно-функциональная почвенных водорослей горных степей Азиатской России и сопредельных территорий. Новосибирск : НГПУ, 2019. 220 с.
12. Антипина А., Глушкова Е. Характеристика северного склона хребта Чан (село Карам Иркутской области) // Молодежь XXI века: образование, наука, инновации. Новосибирск, 2012. С. 245.
13. Голлербах М. М., Штина Э. А. Почвенные водоросли. Л., 1969. 142 с.
14. Хазиев Ф. Х., Кабиров Р. Р. Количественные методы почвенно-альгологических исследований. Уфа, 1986. 172 с.
15. Кузяхметов Г. Г. Пространственная организация почвенных альгоценозов степи и лесостепи : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Сыктывкар, 2000. 37 с.
16. Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.
17. Семкин Б. И., Комарова Т. А. Анализ фитоценологических описаний с использованием мер включения // Ботанический журнал. 1977. Т. 62, № 1. С. 54–63.
18. Гецен М. В., Стенина А. С., Патова Е. Н. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург : УИФ Наука, 1994. 147 с.
19. Заки М. А., Шмидт В. М. О систематической структуре флор Южного Средиземноморья // Вестник ЛГУ. Сер. биол. 1972. Вып. 2, № 9. С. 57–69.
20. Патова Е. А. Суанорphyta в водоемах и почвах восточноевропейских тундр. Сыктывкар, 2004. Т. 89. 1419 с.
21. Пивоварова Ж. Ф., Илюшенко А. Е., Благодатнова А. Г. [и др.]. Почвенные водоросли антропогенно нарушенных экосистем. Новосибирск : Изд-во НГПУ, 2014. 146 с.
22. Пивоварова Ж. Ф. Цианобактериально-водорослевые группировки как отражение специфики криоаридных горных степей // Горные экосистемы и их компоненты : материалы VII Всерос. конф. с междунар. участием. Махачкала, 2019. С. 84–85.
23. Петрова Е. Н., Сивков М. Д. Цианобактерии криогенных пятен горно-тундровых почв // Автотрофные микроорганизмы. М., 2010. С. 80.
24. Стебаев И. В., Пивоварова Ж. Ф. Адаптационно-ценотическая специфика основных элементов биоты Убсунурской котловины, являющейся идеальной натурной моделью для биосферного мониторинга в резконтинентальных условиях // Информационные проблемы изучения биосферы. Убсунурская котловина – природная модель биосферы. Пушино, 1989. С. 7–11.
25. Стебаев И. В., Пивоварова Ж. Ф. Возникновение и развитие биогеоценозов на скалах // Журнал общей биологии. 1995. № 5. С. 715–729.
26. Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск : Наука, Сиб. отд-ние, 1976. 90 с.

27. Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 156 с.
28. Пивоварова Ж. Ф. Почвенные водоросли горных степей Азиатской части СССР. Л., 1988. 32 с.
29. Пивоварова Ж. Ф., Благодатнова А. Г., Багаутдинова З. З. Жизненная стратегия цианобактериально-водорослевых группировок в освоении экстремальных мест обитания // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2022. № 2. С. 70–83. doi: 10.21685/2307-9150-2022-2-7
30. Зимонина Н. М. Почвенные водоросли нефтезагрязненных земель. Киров, 1998. 170 с.
31. Глазовская М. А. Геохимические основы типологии и методики исследования природных ландшафтов. М., 1964. 229 с.

### References

1. Gollerbakh M.M., Shtina E.A. *Pochvennye vodorosli* = Soil algae. Leningrad, 1969:142. (In Russ.)
2. Semkin B.I., Komarova T.A. Analysis of phytocenotic descriptions using inclusion measures. *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical journal. 1977;62(1):54–63. (In Russ.)
3. Getsen M.V. *Vodorosli v ekosistemakh Kraynego Severa (na primere Bol'shezemel'skoy tundry)* = Algae in the ecosystems of the Far North (using the example of Bolshezemelskaya tundra). Leningrad, 1985:165. (In Russ.)
4. Kuzyakhmetov G.G. *Vodorosli zonal'nykh pochv stepi i lesostepi* = Algae of zonal soils of the steppe and forest-steppe. Ufa: RIO BashGU, 2006:286. (In Russ.)
5. Davydov D.A. Specificity of Cyanoprokaryotes of the Eurasian Arctic by the example of the Spitsbergen archipelago flora: DSc abstract. Novosibirsk, 2022:32. (In Russ.)
6. Novichkova-Ivanova L.N. Algae of the Eurasian steppe ecosystems. *Obshchestvo. Sreda. Razvitie (TerraHumana)* = Society. Wednesday. Evolution (TerraHumana). 2012;(2):213–220. (In Russ.)
7. Dorogostayskaya E.V., Sdobnikova N.V. Soil algae of the tundra of Western Taimyr. *Biogeotsenozy Taymyrskoy tundry i ikh produktivnost'* = Biogeocenoses of the Taimyr tundra and their productivity. 1973;(2):128–138. (In Russ.)
8. Andreeva V.M., Sdobnikova N.V. On the soil algae of the steppe regions of the Baikal region. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy* = News of taxonomy of lower plants. Leningrad, 1975;12:81–82. (In Russ.)
9. Egorova I.N., Sudakova E.A. Algae in terrestrial ecosystems of Baikal Siberia. *Vodorosli: problemy taksonomii, ekologii i ispol'zovanie v monitoringe: materialy II Vseros. konf. (g. Syktyvkar, 5–9 oktyabrya 2009)* = Algae: problems of taxonomy, ecology and use in monitoring: proceedings of the 2<sup>nd</sup> All-Russian conference (Syktyvkar, October 5-9, 2009). Syktyvkar, 2009:182–186. (In Russ.)
10. Safonova T.A. Blue-green algae (Cyanoprokaryota) on rocky substrates of the Baikal region. *Turczaninovia*. 2002;(1):68–75. (In Russ.)
11. Novichkova-Ivanova L.N. *Pochvennye vodorosli fitotsenozov Sakharo-Gobiyskoy pustynnoy oblasti* = Soil algae of phytocenoses of the Sahara-Gobi desert region. Leningrad, 1980:255. (In Russ.)
12. Stebaev I.V., Sagdy Ch.T., Kurbatskaya S.S., Pivovarov Zh.F. *Ostanets Onchalaan kak naturnaya model' razvitiya biogeotsenozov stokovykh seriy landshaftov Ubsunurskoy kotloviny. 2-e izd., ispr. i dop.* = The Onchalaan Remnant as a natural model of development of biogeocenoses of the runoff series of landscapes of the Ubsunur Basin. The 2<sup>nd</sup> edition, revised and supplemented. Kyzyl: TuvGU, 2017:168. (In Russ.)
13. Pivovarov Zh.F. *Prostranstvenno-funktsional'naya pochvennykh vodorosley gornyykh stepey Aziatskoy Rossii i sopredel'nykh territoriy* = Spatial and functional soil algae of the mountain steppes of Asian Russia and adjacent territories. Novosibirsk: NGPU, 2019:220. (In Russ.)

14. Antipina A., Glushkova E. Characteristics of the northern slope of the Chan ridge (Karam village, Irkutsk region). *Molodezh' XXI veka: obrazovanie, nauka, innovatsii* = Youth of the 21<sup>st</sup> century: education, science, innovations. Novosibirsk, 2012:245. (In Russ.)
15. Khaziev F.Kh., Kabirov R.R. *Kolichestvennye metody pochvenno-al'gologicheskikh issledovaniy* = Quantitative methods of soil-algological research. Ufa, 1986:172. (In Russ.)
16. Kuzyakhmetov G.G. Spatial organization of soil algocenoses of the steppe and forest-steppe: DSc abstract. Syktyvkar, 2000:37. (In Russ.)
17. Tolmachev A.I. *Vvedenie v geografiyu rasteniy* = Introduction to plant geography. Leningrad, 1974:244. (In Russ.)
18. Getsen M.V., Stenina A.S., Patova E.N. *Al'goflora Bol'shezemel'skoy tundry v usloviyakh antropogennogo vozdeystviya* = Algal flora of Bolshezemelskaya tundra under anthropogenic impact. Ekaterinburg: UIF Nauka, 1994:147. (In Russ.)
19. Zaki M.A., Shmidt V.M. On the systematic structure of the floras of the Southern Mediterranean. *Vestnik LGU. Ser. biol.* = Bulletin of LSU. Biological series. 1972;2(9):57–69. (In Russ.)
20. Patova E.A. *Cyanophyta v vodoemakh i pochvakh vostochnoevropeyskikh tundr* = Cyanophyta in water bodies and soils of the Eastern European tundra. Syktyvkar, 2004;89:1419. (In Russ.)
21. Pivovarova Zh.F., Ilyushenko A.E., Blagodatnova A.G. et al. *Pochvennye vodorosli antropogenno narushennykh ekosistem* = Soil algae of anthropogenically disturbed ecosystems. Novosibirsk: Izd-vo NGPU, 2014:146. (In Russ.)
22. Pivovarova Zh.F. Cyanobacterial-algal communities as a reflection of the specificity of cryoarid mountain steppes. *Gornye ekosistemy i ikh komponenty: materialy VII Vseros.konf. s mezhdunar. Uchastiem* = Mountain ecosystems and their components: proceedings of the 7<sup>th</sup> All-Russian conference with international participation. Makhachkala, 2019:84–85. (In Russ.)
23. Petrova E.N., Sivkov M.D. Cyanobacteria of cryogenic spots of mountain tundra soils. *Avtotrofnye mikroorganizmy* = Autotrophic microorganisms. Moscow, 2010:80. (In Russ.)
24. Stebaev I.V., Pivovarova Zh.F. Adaptation-cenotic specificity of the main elements of the biota of the Ubsunur Basin, which is an ideal natural model for biosphere monitoring in sharply continental conditions. *Informatsionnye problemy izucheniya biosfery. Ubsunurskaya kotlovina – prirodnyaya model' biosfery* = Information problems of studying the biosphere. Ubsunur basin – a natural model of the biosphere. Pushchino, 1989: 7–11. (In Russ.)
25. Stebaev I.V., Pivovarova Zh.F. The emergence and development of biogeocenoses on rocks. *Zhurnal obshchey biologii* = Journal of general biology. 1995;(5):715–729. (In Russ.)
26. Krasnoborov I.M. *Vysokogornaya flora Zapadnogo Sayana* = High mountain flora of the Western Sayan. Novosibirsk: Nauka, Sib. otd-nie, 1976:90. (In Russ.)
27. Shmidt V.M. *Matematicheskie metody v botanike* = Mathematical methods in botany. Leningrad, 1984:156. (In Russ.)
28. Pivovarova Zh.F. *Pochvennye vodorosli gornyykh stepey Aziatskoy chasti SSSR* = Soil algae of the mountain steppes of the Asian part of the USSR. Leningrad, 1988:32. (In Russ.)
29. Pivovarova Zh.F., Blagodatnova A.G., Bagautdinova Z.Z. Life strategy of cyanobacterial-algal communities in the development of extreme habitats. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki* = University proceedings. Volga region. Natural sciences. 2022;(2):70–83. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2022-2-7

30. Zimonina N.M. *Pochvennye vodorosli neftezagryaznennykh zemel'* = Soil algae of oil-contaminated lands. Kirov, 1998:170. (In Russ.)
31. Glazovskaya M.A. *Geokhimicheskie osnovy tipologii i metodiki issledovaniya prirodnykh landshaftov* = Geochemical foundations of typology and methods of studying natural landscapes. Moscow, 1964:229. (In Russ.)

### **Информация об авторах / Information about the authors**

#### **Жанна Филипповна Пивоварова**

доктор биологических наук, профессор,  
профессор кафедры биологии  
и экологии,  
Новосибирский государственный  
педагогический университет  
(Россия, г. Новосибирск, Виллойская, 28)  
E-mail: pivovarova4117@mail.ru

#### **Zhanna F. Pivovarova**

Doctor of biological sciences, professor,  
professor of the sub-department  
of biology and ecology,  
Novosibirsk State Pedagogical University  
(28 Vilyuyskaya street, Novosibirsk, Russia)

#### **Зульфира Зиннуровна Багаутдинова**

младший научный сотрудник,  
Институт цитологии  
и генетики СО РАН  
(Россия, г. Новосибирск,  
пр. Академика Лаврентьева, 10)  
E-mail: zulfir-a@yandex.ru

#### **Zulfira Z. Bagautdinova**

Junior research assistant,  
Institute of Cytology and Genetics  
of the Siberian Branch  
of the Russian Academy of Sciences  
(10 Akademika Lavrentieva avenue,  
Novosibirsk, Russia)

#### **Анастасия Геннадьевна Благодатнова**

кандидат биологических наук,  
доцент кафедры биологии и экологии,  
Новосибирский государственный  
педагогический университет  
(Россия, г. Новосибирск, Виллойская, 28)  
E-mail: ablagodatnova@yandex.ru

#### **Anastasiya G. Blagodatnova**

Candidate of biological sciences,  
associate professor of the sub-department  
of biology and ecology,  
Novosibirsk State Pedagogical University  
(28 Vilyuyskaya Street, Novosibirsk, Russia)

**Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов /**

**The authors declare no conflicts of interests.**

**Поступила в редакцию / Received 10.06.2024**

**Поступила после рецензирования и доработки / Revised 04.07.2024**

**Принята к публикации / Accepted 06.09.2024**

УДК 595.7:574.3

doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-5

## Карабидофауна промышленных зон города Тула

М. С. Дубинин<sup>1</sup>, А. А. Короткова<sup>2</sup>

<sup>1,2</sup>Тульский государственный педагогический университет имени Л. Н. Толстого,  
Тула, Россия

<sup>1</sup>dubinin91@yandex.ru, <sup>2</sup>korotkova123@mail.ru

**Аннотация.** *Актуальность и цели.* Промышленные зоны представляют собой особый тип антропогенно нарушенных экосистем. Видовой состав и морфоэкологическая организация жужелиц на таких территориях может отличаться от естественных экосистем. Целью данного исследования явилось изучение видового биоразнообразия жужелиц и набора их жизненных форм в промышленных зонах в г. Тула. *Материалы и методы.* Материалом для исследования послужили 1675 экземпляров жужелиц, собранных в 2017–2021 гг. в санитарно-защитных зонах двух металлургических комбинатов, а также на контрольных территориях. *Результаты.* В районах металлургических предприятий и на контрольных территориях было выявлено 38 видов *Carabidae*, относящихся к 18 родам. Наибольшим видовым обилием карабидофауны отличается контрольная территория, расположенная в луговой экосистеме. На данном участке отмечено 30 видов (78,95 %). Контрольная территория в лесной экосистеме включает в себя 26 видов (68,42 %), модельный участок вблизи завода Тулачермет – 22 вида (57,89 %), Косогорского металлургического завода – 19 видов (50,00 %). На исследуемых территориях выявлено 9 жизненных форм жужелиц, представляющих 2 класса – зоофаги (7 групп) и миксофитофаги (2 группы). Среди хищных форм доминируют стратобионты подстильно-почвенные зарывающиеся (7 видов, 18,42 %), среди миксофитофагов – геохортобионты гарпалоидные (11 видов, 28,95 %). Спектр жизненных форм на контрольной территории на лугу включает 9 групп, на контрольной территории в лесу – 8 групп, вблизи Косогорского металлургического завода – 6 групп, в районе Тулачермета – 5 групп. *Выводы.* В промышленных зонах г. Тула наблюдается снижение видового состава жужелиц по сравнению с контрольными территориями. Вблизи металлургических предприятий отмечается нарушение в структурных характеристиках карабидофауны, что подтверждается значениями индексов биоразнообразия. Также в районах металлургических предприятий наблюдаются изменения в наборе жизненных форм, а именно снижение их количества и соотношения.

**Ключевые слова:** карабидофауна, жужелицы, жизненные формы, техногенное воздействие, промышленные зоны

**Для цитирования:** Дубинин М. С., Короткова А. А. Карабидофауна промышленных зон города Тула // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2024. № 2. С. 61–72. doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-5

## Carabidfauna of industrial zones of Tula

M.S. Dubinin<sup>1</sup>, A.A. Korotkova<sup>2</sup>

<sup>1,2</sup>Tula State Pedagogical University named after L.N. Tolstoy, Tula, Russia

<sup>1</sup>dubinin91@yandex.ru, <sup>2</sup>korotkova123@mail.ru

**Abstract.** *Background.* Industrial zones are a special type of anthropogenically disturbed ecosystems. The species composition and morphoecological organization of ground beetles in such areas may differ from natural ecosystems. The purpose of the research is to study the species biodiversity of ground beetles and the range of their life forms in industrial zones in the city of Tula. *Materials and methods.* The material for the study was 1675 specimens of ground beetles collected in 2017–2021 in the sanitary protection zones of two metallurgical plants, as well as in control areas. *Results.* In the areas of metallurgical enterprises and in control areas, 38 species of Carabidae belonging to 18 genera were identified. The control area, located in the meadow ecosystem, has the highest species abundance of carabid fauna. 30 species (78.95 %) were recorded in this area. The control area in the forest ecosystem includes 26 species (68.42 %), model areas near the Tulachermet plant – 22 species (57.89 %), Kosogorsky Metallurgical Plant – 19 species (50.00 %). In the study areas, 9 life forms of ground beetles were identified, representing 2 class – zoophages (7 groups) and mixophytophages (2 groups). Among the predatory forms, litter-soil burrowing stratobionts dominate (7 species, 18.42 %), among mixophytophages – harpaloid geochortobionts (11 species, 28.95 %). The spectrum of life forms in the control area in the meadow includes 9 groups, in the control area in the forest – 8 groups, in the Kosogorsk Metallurgical Plant – 6 groups, in the Tulachermet area – 5 groups. *Conclusions.* In the industrial zones of Tula, a decrease in the species composition of ground beetles is observed compared to control areas. Near metallurgical enterprises, there is a disturbance in the structural characteristics of the carabid fauna, which is confirmed by the values of biodiversity indices. Also, in the areas of metallurgical enterprises, changes are observed in the spectrum of life forms, namely a decrease in their number and ratio.

**Keywords:** carabid fauna, ground beetles, life forms, technogenic impact, industrial zones

**For citation:** Dubinin M.S., Korotkova A.A. Carabidfauna of industrial zones of Tula. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2024;(2):61–72. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-5

### Введение

Жужелицы *Carabidae* характеризуются значительным видовым разнообразием, широким распространением и высокой численностью, а также чутко реагируют на изменения в окружающей среде. В естественных экосистемах видовой состав и набор жизненных форм *Carabidae* стабильны и напрямую зависят от климатических условий, особенностей ландшафта и растительного покрова. Однако непрекращающееся в современном мире техногенное, в том числе в результате промышленной деятельности предприятий, воздействие на биосферу, сказывающееся на всех компонентах экосистем, провоцирует изменения указанных параметров *Carabidae* [1–6].

Тула – промышленный город. Его промышленность представлена главным образом металлургическими, машиностроительными и химическими предприятиями. Промышленные зоны занимают около 30 % территории города и располагаются во всех его районах, в том числе и в центральной части [7]. Они представляют собой антропогенно нарушенные экосистемы, так как испытывают сильное техногенное воздействие, которое оказывает влияние на живые организмы, в том числе на представителей карабидофауны.

Целью данного исследования явилось изучение видового биоразнообразия жуужелиц и набора их жизненных форм в промышленных зонах в г. Тула.

### Материалы и методы

Материалом для исследования послужили 1675 экземпляров жуужелиц, собранных в санитарно-защитных зонах двух металлургических комбинатов, а также на контрольных территориях (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика модельных участков и контрольных территорий

Модельный участок		Экосистема
МУ 1	Косогорский металлургический завод	луг
МУ 2	Тулачермет	лес
КТ 1	Контрольная территория 1	луг
КТ 2	Контрольная территория 2	лес

Первый модельный участок определен на территории санитарно-защитной зоны ПАО «Косогорский металлургический завод». Это одно из ведущих предприятий отрасли в Тульской области. Его основная деятельность связана с производством чугуна и ферромарганца. Выплавка последнего позволяет отнести завод к первому классу опасности согласно официальной классификации предприятий [8]. Сам исследуемый участок располагается на территории суходольного луга в черте областного центра вблизи поселка Косая гора. Общее проективное покрытие (ОПП) травостоя колеблется от 75 до 90 %, высота – от 5 до 35 см. Средняя флористическая насыщенность – 35 видов на 100 м<sup>2</sup>. Почвенный покров на этом модельном участке представлен серыми лесными почвами.

Второй модельный участок расположен на территории санитарно-защитной зоны завода АО «Тулачермет». Предприятие входит в состав промышленно-металлургического холдинга и специализируется на производстве разных типов чугуна, синтикома, щебня, граншлака и др. Большой объем выплавки чугуна, доля которого на российском рынке составляет более 40 %, позволяет предприятию (также как и предыдущее) отнести к первому классу опасности [8]. Модельный участок располагается на территории лесной экосистемы в черте города с восточной его стороны. Присутствуют древесные, кустарниковые и травянистые формы растений. Сомкнутость древостоя достигает 65–75 %. Травостой мозаичный, общее проективное покрытие колеблется – от 10 до 60 %. Средняя флористическая насыщенность – 8 видов на 100 м<sup>2</sup>. Почвенный покров на этом модельном участке представлен серыми лесными почвами.

В качестве контрольных территорий были выбраны участки, расположенные в аналогичных с модельными участками луговых и лесных экосистемах, схожими по видовому составу растительности и типу почв. Контрольные территории выделены на значительном расстоянии от автомобильных и железных дорог, а также от промышленных предприятий и застроек, что исключает возможность какого-либо антропогенного воздействия на насекомых.

Исследование энтомофауны проводилось в вегетационные периоды с мая по сентябрь 2017–2021 гг. При сборе материала использовались

стандартные почвенные ловушки Барбера. Ловушки устанавливались в линию по 10 штук через 2,5 м и снимались каждые 10 сут. В качестве фиксирующей жидкости использовался 4 % раствор формалина. Определение жизненных форм проводилось по общепринятой классификации Шаровой [9]. Видовое разнообразие карабидофауны оценивалось с помощью индекса  $\alpha$ -разнообразия Шеннона, который учитывает количество и относительное обилие таксонов.

### Результаты и обсуждение

В результате исследования на модельных участках и на контрольных территориях было выявлено 38 видов *Carabidae*, относящихся к 18 родам. Наибольшим видовым обилием карабидофауны отличается контрольная территория КТ-1, расположенная в луговой экосистеме. На данном участке отмечено 30 видов (78,95 %), относящихся к 15 родам (83,33 %) (табл. 2). Модельный участок МУ-1, расположенный на лугу в районе Косогорского металлургического завода, отличается меньшим разнообразием карабидокомплекса и представлен 19 видами (50,00 %) жужелиц, относящихся к 8 родам (44,44 %).

Таблица 2

Видовое разнообразие карабидофауны на модельных участках и контрольных территориях в г. Тула

Модельный участок*	Экосистема	Количество родов		Количество видов	
		Абсолютное	Относительное, %	Абсолютное	Относительное, %
МУ 1	луг	8	44,44	19	50,00
МУ 2	лес	8	44,44	22	57,89
КТ 1	луг	15	83,33	30	78,95
КТ 2	лес	14	77,78	26	68,42

\* – обозначения модельных участков такое же как и в табл. 1.

На лесных участках наибольшим видовым обилием жужелиц отличается контрольная территория КТ-2, где обнаружено 26 видов (68,42 %), относящихся к 14 родам (77,78 %). На модельном участке МУ-2 вблизи Тулачермета выявлено 22 вида (57,89 %) жужелиц, относящихся к 8 родам (44,44 %). Большее значение индекса Шеннона указывает на большее разнообразие в сообществе (табл. 3).

Таблица 3

Значения индексов видового разнообразия для карабидофауны на модельных участках и контрольных территориях в г. Тула

Место исследования*	Экосистема	Индекс Шеннона	Показатель выравненности Пиелу	Индекс Симпсона
МУ 1	луг	1,82	0,62	0,33
МУ 2	лес	2,18	0,71	0,37
КТ 1	луг	2,47	0,73	0,11
КТ 2	лес	2,31	0,71	0,13
		Среднее: 2,19	Среднее: 0,69	Среднее: 0,23

\* – обозначения модельных участков такое же как и в табл. 1.

Значения индекса Шеннона на исследуемых территориях лежат в интервале от 1,82 до 2,47 при среднем значении 2,19. Наибольшие показатели отмечаются на контрольных территориях КТ-1 и КТ-2. В луговой экосистеме индекс разнообразия имеет значение 2,47, в лесной – 2,31. Вблизи металлургических предприятий показатели индекса Шеннона снижены по сравнению с контролем. На модельном участке МУ-2 значение индекса составляет 2,18, а на модельном участке 1 – 1,82. Причем низкое биоразнообразие *Carabidae* вблизи промышленных предприятий, в том числе и в районе Косогорского металлургического завода, ранее уже отмечалось [10]. Таким образом, на контрольных участках можно наблюдать большее видовое обилие жуужелиц по сравнению с местами исследования в промышленных зонах.

На основании расчетов индекса Шеннона была рассчитана величина выравниваемости Пиелу, которая показывает степень равномерности распределения представленных видов в сообществе (табл. 3). Высокие значения величины Пиелу демонстрируют сбалансированность сообщества. Низкие же ее показатели могут свидетельствовать о значительном доминировании одних видов над другими. В данном случае величина Пиелу колеблется от 0,62 до 0,73 при среднем 0,69, что указывает на достаточно равномерное распределение выявленных видов *Carabidae* в каждом из исследуемых сообществ.

Для определения степени выраженности доминирования определенных видов в структуре сообщества был рассчитан индекс доминирования Симпсона (табл. 3). Достоинство данного индекса заключается в том, что он практически не зависит от видового обилия. В наших исследованиях значения индекса Симпсона для контрольных территорий незначительны (0,11 и 0,13). Таким образом, структура доминирования карабидофауны на этих участках достаточно выровнена, что согласуется с ранее полученными показателями величины Пиелу. Однако для обоих модельных участков исследований вблизи металлургических предприятий значения индекса Симпсона сильно отличаются от контрольных и относительно высоки (0,33 и 0,37). Из этого следует вывод, что на данных территориях выражено доминирование определенных видов *Carabidae* в структуре сообщества. Таким образом, опираясь на значения индексов биоразнообразия, выравниваемости и доминирования, можно заключить, что на участках вблизи металлургических предприятий наблюдается нарушение в структурных характеристиках карабидофауны по сравнению с контрольными территориями.

Важным экологическим параметром карабидокомплекса является набор жизненных форм. Используя общепринятую классификацию Шаровой [9], нами было выявлено 9 жизненных форм жуужелиц, представляющих 2 класса – зоофаги и миксофитофаги (табл. 4). На исследуемых территориях по видовому обилию преобладают зоофаги – 26 видов (68,42 %), которые представляют 7 жизненных форм. Миксофитофагов среди жуужелиц на исследуемых территориях отмечено 12 видов (31,58 %) и 2 жизненные формы.

Среди хищных форм доминируют стратобионты подстильно-почвенные зарывающиеся (7 видов, 18,42 %) и стратобионты поверхностно-подстилочные (6 видов, 15,79 %) (рис. 1), что в целом является типичным явлением для экосистем Тульской области [2, 11]. Жуужелицы этой жизненной формы распространены как в луговых, так и в лесных экосистемах. Наиболее распространенными видами стратобионтов подстильно-почвенных зарывающихся является *Poecilus cupreus* (L.), а стратобионтов поверхностно-подстилочных – *Anchomenus dorsalis* (Pontop.).

Жизненные формы жуужелиц на модельных участках  
и контрольных территориях в г. Тула

Вид	Жизненная форма			Встречаемость, (%)			
	Тип питания	Ярус	Подъярус (способ передвижения)	МУ 1	МУ 2	КТ 1	КТ 2
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Cylindera germanica</i>	з	эг	л			2,03	
<i>Cicindela campestris</i>	з	эг	л			12,51	0,23
<i>Leistus ferrugineus</i>	з	сб	п-пд			0,32	0,23
<i>Notiophilus palustris</i>	з	сб	п-пд				0,23
<i>Carabus cancellatus</i>	з	эг	х	1,72	14,36	0,21	13,07
<i>Carabus granulatus</i>	з	эг	х	0,86	35,11	0,32	25,46
<i>Carabus nemoralis</i>	з	эг	х	2,59	19,15	0,32	16,06
<i>Carabus coriaceus</i>	з	эг	х				0,46
<i>Asaphidion flavipes</i>	з	эг	б			0,32	
<i>Bembidion properans</i>	з	сб	п-пд	0,86	0,53	0,32	
<i>Bembidion punctulatum</i>	з	сб	п-пд		1,06	0,21	0,23
<i>Poecilus cupreus</i>	з	сб	п-пз	56,03	3,72	14,87	10,55
<i>Poecilus versicolor</i>	з	сб	п-пз	0,86	1,06	5,03	8,03
<i>Poecilus lepidus</i>	з	сб	п-пз	0,86	1,06		6,42
<i>Poecilus punctulatus</i>	з	сб	п-пз		0,53	0,32	
<i>Pterostichus niger</i>	з	сб	п-пз		1,60	0,11	0,92
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	з	сб	п-пз				1,15
<i>Pterostichus melanarius</i>	з	сб	п-пз	0,86	1,06	0,11	2,29
<i>Sericoda quadripunctata</i>	з	сб	п-пд				0,46
<i>Platynus assimilis</i>	з	сб	пд	0,86		0,11	7,57
<i>Anchomenus dorsalis</i>	з	сб	п-пд	1,72	0,53	0,86	
<i>Amara aenea</i>	м	гх	г	1,72	1,60	17,43	0,69
<i>Amara communis</i>	м	гх	г	2,59	1,06	17,65	
<i>Amara familiaris</i>	м	сб	ск	5,17		1,28	0,69
<i>Amara equestris</i>	м	гх	г			0,32	
<i>Curtonotus aulicus</i>	м	гх	г				0,23
<i>Harpalus rufipes</i>	м	гх	г	6,90	2,66	1,71	
<i>Harpalus rubripes</i>	м	гх	г		1,60	1,18	
<i>Harpalus anxius</i>	м	гх	г	0,86	1,60	1,28	2,75
<i>Harpalus latus</i>	м	гх	г	2,59	4,26	6,74	0,46
<i>Harpalus luteicornis</i>	м	гх	г	5,17	1,60	4,17	0,92
<i>Harpalus affinis</i>	м	гх	г	6,90	4,26	4,92	0,23
<i>Harpalus distinguendus</i>	м	гх	г	0,86	1,06	4,92	
<i>Licinus depressus</i>	з	сб	пд			0,11	
<i>Badister bullatus</i>	з	сб	пд			0,11	
<i>Badister sodalis</i>	з	сб	пд				0,23
<i>Microlestes maurus</i>	з	сб	пд-т		0,53	0,21	0,23

Окончание табл. 4

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Microlestes minutulus</i>	з	сб	пд-т				0,23
Общее число видов				19	22	30	26
Общее число особей				116	188	935	436
Всего особей:				1675			

Примечание: з – зоофаги; м – миксофитофаги; эг – эпигеобионты; сб – стратобионты; гх – геохортобионты; л – летающие; п-пд – поверхностно-подстилочные; х – ходящие; б – бегающие; п-пз – подстилично-почвенные зарывающиеся; пд – подстилочные; г – гарпалоидные; ск – скважники; пд-т – подстильно-трещинные. Обозначения модельных участков такое же как и в табл. 1.

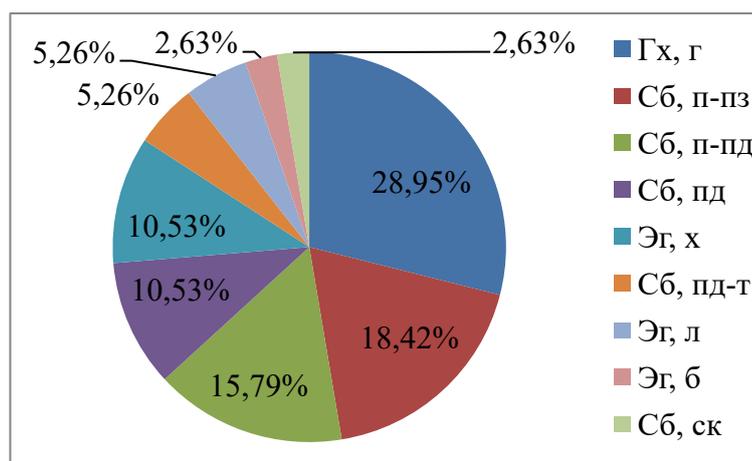


Рис. 1. Соотношение жизненных форм жувелиц на модельных участках и контрольных территориях г. Тула и Тульской обл.:

Гх, г – геохортобионты гарпалоидные; Сб, п-пз – стратобионты почвенные зарывающиеся; Сб, п-пд – стратобионты поверхностно-подстилочные; Сб, пд – стратобионты подстилочные; Эг, х – эпигеобионты ходящие; Сб, пд-т – стратобионты подстильно-трещинные; Эг, л – эпигеобионты летающие; Эг, б – эпигеобионты бегающие; Сб, ск – стратобионты скважники

Чуть меньшим числом видов на исследуемых территориях представлены стратобионты подстилочные и эпигеобионты ходящие. Данные жизненные формы насчитывают по четыре вида жувелиц, что составляет 10,53 % от общего видового обилия. Стратобионты подстильно-трещинные и эпигеобионты летающие включают в себя по два вида (5,26 %). Эпигеобионты бегающие представлены одним видом (2,63 %) – *Asaphidion flavipes* (L.).

Миксофитофаги представлены всего двумя жизненными формами. Большинство из них являются геохортобионтами гарпалоидными, которые в своем составе насчитывают 11 видов (28,95 %). Чаще всего встречаются жувелицы из родов *Amara* и *Harplus*. Стратобионты скважники на исследуемых участках представлены одним видом (2,63 %) – *Amara familiaris* (Duft.).

Анализируя спектр жизненных форм жувелиц на отдельных участках, можно заметить следующие закономерности. Так, их количество на участках в промышленных зонах меньше, чем на контрольных территориях, причем вне

зависимости от экосистемы места исследования (рис. 2). Наибольшее количество жизненных форм (9) *Carabidae* выделено на контрольной территории КТ 1, расположенной в луговой экосистеме. Преобладают геохортобионты гарпалоидные, которые представлены 10 видами (33,33 %).

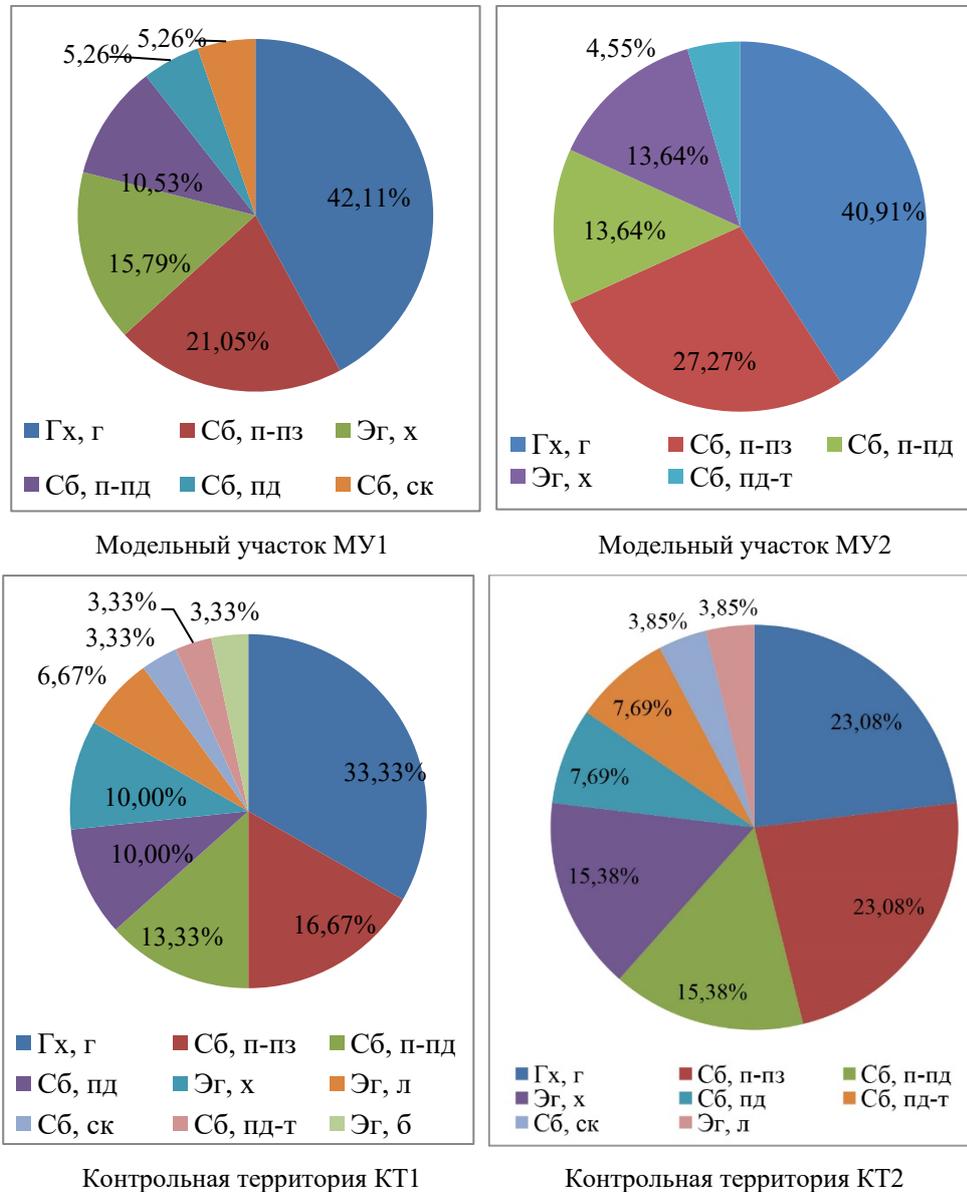


Рис. 2. Соотношение жизненных форм жуужелиц в луговых экосистемах на модельных участках и контрольных территориях г. Тула:  
 Гх, г – геохортобионты гарпалоидные; Сб, п-пз – стратобионты почвенные зарывающиеся; Сб, п-пд – стратобионты поверхностно-подстилочные;  
 Сб, пд – стратобионты подстилочные; Эг, х – эпигеобионты ходящие;  
 Сб, пд-т – стратобионты подстилично-трещинные; Эг, л – эпигеобионты летающие;  
 Эг, б – эпигеобионты бегающие; Сб, ск – стратобионты скважинки

Чуть меньше жизненных форм (8) жужелиц отмечено на контрольной территории КТ2 в лесной экосистеме. Доминируют геохортобионты гарпалоидные и стратобионты почвенные зарывающиеся. Каждая группа включает по шесть видов, что составляет 23,08 %.

Иная ситуация наблюдается на территориях промышленных зон. Набор жизненных форм на модельном участке МУ1 в санитарно-защитной зоне Косогорского металлургического завода включает шесть групп, четыре из которых относятся к зоофагам и две – к миксофитофагам. Среди зоофагов преобладают стратобионты почвенные зарывающиеся (21,05 %). Несколько меньшее видовое обилие отмечено для эпигеобионтов ходящих (15,79 %). Среди миксофитофагов доминируют геохортобионты гарпалоидные, на долю которых приходится 42,11 % от общего видового обилия карабидофауны на модельном участке МУ1. В данном случае можно говорить о нарушении спектра жизненных форм вблизи завода по сравнению с контрольными территориями. Наблюдается сокращение количества жизненных форм жужелиц, а также снижение видового обилия отдельных групп. Например, отсутствуют стратобионты подстильно-трещинные, а также уменьшается количество видов стратобионтов поверхностно-подстильных. К обеим группам относятся в основном жуки средних и мелких размеров. Уменьшение числа более мелких видов карабид, а также увеличение доли миксофитофагов и геохортобионтов гарпалоидных, в частности при промышленном загрязнении, согласуется с известными данными [5, 12, 13]. В целом же миксофитофаги являются более устойчивыми к различным типам антропогенного воздействия, чем зоофаги [2, 11].

Вблизи Тулачермета (МУ 2) наблюдаются похожие изменения в спектре жизненных форм, которые были отмечены на модельном участке МУ1. Здесь установлено пять жизненных форм жужелиц, что является минимальным показателем среди всех мест исследований. Зоофаги представлены четырьмя группами, а миксофитофаги – одной группой. Среди хищных форм преобладают стратобионты почвенные зарывающиеся (27,27 %). Миксофитофаги представлены только геохортобионтами гарпалоидными (40,91 % общего видового обилия). На данном модельном участке промзоны выявлена аналогичная закономерность – снижение видового обилия жужелиц мелких размеров, относящихся к стратобионтам поверхностно-подстильным и стратобионтам подстильно-трещинным.

### **Заключение**

В результате исследования карабидофауны в промышленных зонах г. Тула установлено снижение видового обилия жужелиц по сравнению с контрольными территориями. Вблизи металлургических предприятий отмечается нарушение структуры карабидофауны по сравнению с контрольными территориями, что подтверждается значениями индексов биоразнообразия (Шеннона, Пиелу и Симпсона). Также в районах металлургических предприятий наблюдаются изменения в наборе жизненных форм, а именно снижение их количества и соотношения. Уменьшается количество видов зоофагов и увеличивается видовое обилие миксофитофагов по сравнению с контрольными территориями. В частности, снижается доля видов мелких и средних размеров из групп стратобионтов подстильно-трещинных и стратобионтов поверхностно-подстильных. Очевидно, жужелицы этих жизненных форм хуже

адаптируются к техногенному воздействию, чем более крупные по размерам геохортобионты гарпалоидные.

### Список литературы

1. Бутовский Р. О. Устойчивость комплексов почвообитающих членистоногих к антропогенным воздействиям : дис. ... д-ра биол. наук. М., 2001. 401 с.
2. Короткова А. А. Системные механизмы адаптации энтомокомплекса в урбанистических условиях : дис. ... д-ра биол. наук. Тула, 2004. 361 с.
3. Киселев С. В. Экологические аспекты энтомофауны промышленных зон г. Тулы : дис. ... канд. биол. наук. Тула, 2005. 178 с.
4. Булухто Н. П., Короткова А. А., Бутовский Р. О. Жужелицы города Щекино в условиях различной антропогенной нагрузки // Экологически устойчивое развитие. Рациональное использование природных ресурсов : материалы по результатам Междунар. науч.-практ. семинара. Тула, 2009. С. 59–63.
5. Автаева Т. А. Жужелицы как биоиндикаторы загрязнения почв в условиях г. Грозного. LAP LAMBERT Academic Publishing, 2012. С. 164.
6. Евдокимова Г. А., Зенкова И. В. Влияние выбросов алюминиевого завода на биоту почв Кольского полуострова // Почвоведение. 2003. № 8. С. 973–979.
7. Горбунов, Е. Л. Физическая география Тульской области. Тула : Пересвет, 2002. 224 с.
8. Санитарно-эпидемиологические правила и нормативы СанПиН 2.2.1/2.1.1.1200-03 «Санитарно-защитные зоны и санитарная классификация предприятий, сооружений и иных объектов» (новая редакция). URL: <http://base.garant.ru/12158477/b89690251be5277812a78962f6302560/#friends> (дата обращения: 07.06.2024).
9. Шарова И. Х. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) : монография. М. : Наука, 1981. 360 с.
10. Гонгальский К. Б. Почвенные беспозвоночные как биоиндикаторы промышленного воздействия в лесных экосистемах центра Европейской России : дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 162 с.
11. Дорофеев Ю. В. Структура населения жужелиц (COLEOPTERA, CARABIDAE) урбанизированного ландшафта Северной лесостепи Центральной России : дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 377 с.
12. Конева Г. Г. Почвенная мезофауна как индикатор воздействия металлургических комбинатов на природные сообщества Кольского Севера : дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 130 с.
13. Оливерисува Л. Н. Биологическая индикация состояния природных комплексов лесной зоны в сфере воздействия металлургического завода : автореф. ... канд. биол. наук. М. : МГУ, 1983. 24 с.

### References

1. Butovskiy R.O. Resistance of soil-dwelling arthropod complexes to anthropogenic impacts: DSc dissertation. Moscow, 2001:401. (In Russ.)
2. Korotkova A.A. Systemic mechanisms of adaptation of the insect complex in urban conditions: DSc dissertation. Tula, 2004:361. (In Russ.)
3. Kiselev S.V. Ecological aspects of the entomofauna of industrial zones of Tula: PhD dissertation. Tula, 2005:178. (In Russ.)
4. Bulukhto N.P., Korotkova A.A., Butovskiy R.O. Ground beetles of the city of Shchekino under various anthropogenic loads. *Ekologicheski ustoychivoe razvitie. Ratsional'noe ispol'zovanie prirodnnykh resursov: materialy po rezul'tatam Mezhdunar. nauch.-prakt. Seminara* = Environmentally sustainable development. Rational use of natural

- resources: proceedings of the International scientific and practical seminar. Tula, 2009:59–63. (In Russ.)
5. Avtaeva T.A. *Zhuzhelitsy kak bioindikatory zagryazneniya pochv v usloviyakh g. Groznogo* = Ground beetles as bioindicators of soil pollution in Grozny. LAP LAMBERT Academic Publishing, 2012:164. (In Russ.)
  6. Evdokimova G.A., Zenkova I.V. The Impact of Aluminum Plant Emissions on the Soil Biota of the Kola Peninsula. *Pochvovedenie* = Soil Science. 2003;(8):973–979. (In Russ.)
  7. Gorbunov E.L. *Fizicheskaya geografiya Tul'skoy oblasti* = Physical geography of Tula region. Tula: Peresvet, 2002:224. (In Russ.)
  8. *Sanitarno-epidemiologicheskie pravila i normativy SanPiN 2.2.1/2.1.1.1200-03 «Sanitarno-zashchitnye zony i sanitarnaya klassifikatsiya predpriyatiy, sooruzheniy i inykh ob'ektov» (novaya redaktsiya)* = Sanitary and epidemiological rules and regulations SanPiN 2.2.1/2.1.1.1200-03 “Sanitary protection zones and sanitary classification of enterprises, structures and other objects” (new edition). (In Russ.). Available at: <http://base.garant.ru/12158477/b89690251be5277812a78962f6302560/#friends> (accessed 07.06.2024).
  9. Sharova I.Kh. *Zhiznennye formy zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae): monografiya* = Life forms of ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*): monograph. Moscow: Nauka, 1981:360. (In Russ.)
  10. Gongal'skiy K.B. Soil invertebrates as bioindicators of industrial impact in forest ecosystems of central European Russia: PhD dissertation. Moscow, 2004:162. (In Russ.)
  11. Dorofeev Yu.V. The structure of the ground beetle population (*Coleoptera, Carabidae*) of the urbanized landscape of the Northern forest-steppe of Central Russia: PhD dissertation. Moscow, 1995:377. (In Russ.)
  12. Koneva G.G. Soil mesofauna as an indicator of the impact of metallurgical plants on natural communities of the Kola North: PhD dissertation. Moscow, 1995:130. (In Russ.)
  13. Oliveriusova L.N. Biological indication of the state of natural complexes of the forest zone in the sphere of influence of the metallurgical plant: PhD abstract. Moscow: MGU, 1983:24. (In Russ.)

### Информация об авторах / Information about the authors

#### **Максим Сергеевич Дубинин**

преподаватель кафедры биологии  
и экологии,  
Тульский государственный  
педагогический университет  
имени Л. Н. Толстого  
(Россия, г. Тула, пр-т Ленина, 125)  
E-mail: dubinin91@yandex.ru

#### **Maksim S. Dubinin**

Lecturer of the sub-department  
of biology and ecology,  
Tula State Pedagogical University  
named after L.N. Tolstoy  
(125 Lenina avenue, Tula, Russia)

#### **Анна Альбертовна Короткова**

доктор биологических наук, профессор,  
заведующий кафедрой биологии  
и экологии,  
Тульский государственный  
педагогический университет  
имени Л. Н. Толстого  
(Россия, г. Тула, пр-т Ленина, 125)  
E-mail: korotkova123@mail.ru

#### **Anna A. Korotkova**

Doctor of biological sciences, professor,  
head of the sub-department  
of biology and ecology,  
Tula State Pedagogical University  
named after L.N. Tolstoy  
(125 Lenina avenue, Tula, Russia)

**Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов /  
The authors declare no conflicts of interests.**

**Поступила в редакцию / Received 18.06.2024**

**Поступила после рецензирования и доработки / Revised 04.07.2024**

**Принята к публикации / Accepted 27.08.2024**

УДК 591.426+591.531.213(471.4)

doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-6

## Структура сообществ эктопаразитов рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки

М. С. Малявина<sup>1</sup>, Д. Г. Смирнов<sup>2</sup>

<sup>1,2</sup>Пензенский государственный университет, Пенза, Россия

<sup>1</sup>mariamalavina3@gmail.com, <sup>2</sup>eptesicus@mail.ru

**Аннотация.** *Актуальность и цели.* Эктопаразиты рукокрылых обладают векторным трансмиссивным потенциалом и являются природными резерватами многих опасных зоонозных агентов, что определяет актуальность изучения структуры их сообществ и поиска факторов, определяющих их формирование. Целью исследования было изучение структуры эктопаразитарных сообществ рукокрылых, зимующих на территории Самарской Луки, и оценка зараженности животных эктопаразитами. *Материалы и методы.* Работы проводили в искусственных подземельях, расположенных на территории Национального парка «Самарская Лука». Рукокрылых после поимки тщательно осматривали и очесывали, собранных членистоногих помещали в 70 % раствор этанола. Постоянные препараты готовили по стандартным методикам, используя в качестве осветлителя раствор калиевой щелочи. Для оценки зараженности рукокрылых эктопаразитов рассчитывали стандартные индексы: экстенсивность инвазии (ЭИ, %), интенсивность инвазии (ИИ, экз.), индекс обилия паразитов (ИО, экз.). В составе сообщества выделяли виды-ядра, сателлиты и случайные виды. Сравнение паразитоценозов осуществляли с помощью индекса сходства Жаккара ( $C_j$ ). Видовое разнообразие и выравнивание плотности видов в сообществах определяли с помощью индексов Шеннона ( $H$ ) и Пиелу ( $E$ ). *Результаты.* Определены видовая и поло-возрастная структуры эктопаразитических сообществ и проведена оценка зараженности эктопаразитами семи видов рукокрылых, зимующих на территории Самарской Луки: *Myotis nattereri*, *M. mystacinus*, *M. brandtii*, *M. daubentonii*, *M. dasycneme*, *Plecotus auritus*, *Eptesicus nilssonii*. На перечисленных видах рукокрылых отмечено паразитирование 16 видов кровососущих членистоногих четырех систематических категорий: мухи-паучницы сем. Nycteribiidae, блохи сем. Ischnopsyllidae, гамазовые клещи сем. Spinturnicidae и Macronyssidae. *Выводы.* Большую долю в сообществах эктопаразитов зимующих рукокрылых занимают крупные кровососущие членистоногие (Nycteribiidae, Spinturnicidae). Макрониссиды в условиях Самарской Луки, по-видимому, массово гибнут из-за неблагоприятного для их размножения и развития температурного режима. Формирование зимнего облика сообществ эктопаразитов определяется в основном летними взаимодействиями рукокрылых, обмен эктопаразитами в зимний период незначителен.

**Ключевые слова:** фауна эктопаразитов, Nycteribiidae, Ischnopsyllidae, Spinturnicidae, Macronyssidae, рукокрылые, зимовка, Самарская Лука

**Благодарности:** авторы выражают благодарность руководству и сотрудникам Национального парка «Самарская Лука» и Жигулевского государственного биосферного заповедника за помощь в организации исследования. Особенно авторы признательны старшему научному сотруднику Жигулевского заповедника Владимиру Петровичу Вехнику за содействие и помощь в сборе материала.

**Для цитирования:** Малявина М. С., Смирнов Д. Г. Структура сообществ эктопаразитов рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2024. № 2. С. 73–92. doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-6

## Winter appearance of ectoparasite communities living bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in the artificial caves of the Samara Luka

M.S. Malyavina<sup>1</sup>, D.G. Smirnov<sup>2</sup>

<sup>1,2</sup>Penza State University, Penza, Russia

<sup>1</sup>mariamalavina3@gmail.com, <sup>2</sup>eptesicus@mail.ru

**Abstract.** *Background.* Ectoparasites living bats are natural reserves of many dangerous zoonotic agents, which determines the relevance of studying the structure of their communities and searching for factors that determine them. The purpose of the study is to investigate the structure of ectoparasitic communities of bats wintering on the territory of Samara Luka and to assess the infestation of animals with ectoparasites. *Materials and methods.* This research was conducted in artificial caves located on the territory of the Samara Luka National Park. After capture, the bats were carefully examined for the presence of ectoparasites, the collected arthropods were placed in a 70% ethanol solution. Then the arthropods were fixed according to standard methods, using a solution of potassium alkali as a bleach. To assess the infestation of bats, standard parasitological indices were calculated: the extent of invasion (EI, %), the intensity of invasion (II, ex.), the index of parasite abundance (IO, ex.). Core species, satellites, and random species were identified in the communities. The comparison of communities was carried by the Jaccard similarity index ( $C_j$ ). Species diversity and equalization of species density in communities were determined by the Shannon ( $H$ ) and Pielou ( $E$ ) indices. *Results.* The species and sex-age structures of ectoparasitic communities were determined and the ectoparasite infestation of 7 bat species wintering on the territory of Samara Luka was assessed: *Myotis nattereri*, *M. mystacinus*, *M. brandtii*, *M. daubentonii*, *M. dasycneme*, *Plecotus auritus*, *Eptesicus nilssonii*. The listed species of bats are parasitized by 16 species of blood-sucking arthropods belonging to 4 systematic categories: bat flies (Nycteribiidae), fleas (Ischnopsyllidae) and gamasid mites (Spinturnicidae and Macronyssidae). *Conclusions:* Large blood-sucking arthropods (Nycteribiidae, Spinturnicidae) occupy a huge share in the communities of ectoparasites of wintering bats, while macronyssids in the conditions of the Samara Luka apparently die, because the uncomfortable temperature slows down their life cycle. The formation of the winter appearance of ectoparasite communities is mainly determined by the summer interactions of bats, the contamination of parasitic fauna in winter is insignificant.

**Keywords:** fauna of ectoparasites, Nycteribiidae, Ischnopsyllidae, Spinturnicidae, Macronyssidae, bats, wintering, Samara Luka

**Acknowledgements:** The authors extend gratitude to the management and staff of the Samara Luka National Park and the Zhigulevsky State Biosphere Reserve for their assistance in organizing the study. The authors are especially grateful to Vladimir Petrovich Vekhnik, senior researcher at the Zhigulevsky Reserve, for his assistance and help in collecting the material.

**For citation:** Malyavina M.S., Smirnov D.G. Winter appearance of ectoparasite communities living bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in the artificial caves of the Samara Luka. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2024;(2):73–92. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-6

### Введение

В настоящее время эктопаразитарные сообщества млекопитающих активно изучают многие российские и зарубежные исследователи [1–6]. Актуальность рассмотрения видовой структуры и установления различий комплексов эктопаразитов разных видов животных обусловлена их значением для жизни и здоровья человека. Многие кровососущие членистоногие обладают трансмиссивным потенциалом и являются векторами опасных патогенных микроорганизмов [7, 8]. Такими же способностями обладают эктопаразиты рукокрылых [9–11], к которым относятся членистоногие пяти систематических категорий: гамазовые клещи сем. *Macronyssidae* и *Spinturnicidae*, блохи сем. *Ischnopsyllidae*, мухи-паучницы сем. *Nycteribiidae* и клопы сем. *Cimicidae* [12, 13]. Следует признать, что большая часть работ по изучению эктопаразитов рукокрылых посвящена определению видового состава сообществ и морфологическому описанию отдельных видов, а также выявлению их способности к носительству опасных зоонозных агентов, но они не раскрывают структуры паразитарных сообществ и часто даже не содержат оценки зараженности животных. Кроме того, большое количество работ по эктопаразитам, результаты которых представлены в различных публикациях, проведено в теплое время года, что, вероятно, связано с простотой исполнения методик летних отловов животных. В то же время из-за сложностей поиска мест зимовок и специфичности проведения в них исследований, работ по изучению состава и структуры сообществ эктопаразитов рукокрылых в зимний период крайне скудны [14–16]. В связи с этим большой интерес представляет изучение структуры паразитарных сообществ именно у оседлых видов рукокрылых в период их зимней спячки.

Искусственные подземелья, расположенные на территории Самарской Луки, ежегодно становятся зимними убежищами крупных скоплений рукокрылых. По данным учетов [17, 18], только в одной штольне Попова ежегодно отмечается зимовка около 9 тыс. особей рукокрылых, принадлежащих к восьми видам: *Myotis nattereri* (Kuhl, 1817), *M. mystacinus* (Kuhl, 1817), *M. brandtii* (Eversmann, 1845), *M. daubentonii* (Kuhl, 1817), *M. dasycneme* (Boie, 1825), *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758), *Eptesicus nilssonii* (Keyserling, Blasius, 1839) и *E. serotinus* (Schreber, 1774). В последние несколько лет численность рукокрылых, населяющих штольню, увеличивается и достигла 16 тыс. особей (данные авторов по результатам зимних учетов в 2023 г.). Поскольку искусственные подземелья Самарской Луки являются местом крупнейших зимовок рукокрылых, исследование паразитарных сообществ как центров сезонной концентрации разных таксономических групп эктопаразитов на разных видах прокормителей является актуальным. Целью данного исследования было изучение структуры эктопаразитарных сообществ рукокрылых, зимующих на территории Самарской Луки, и оценка зараженности животных эктопаразитами.

### Материалы и методы

При выполнении учетных работ по выявлению численности зимующих рукокрылых в искусственных подземельях Самарской Луки в ноябре–декабре 2021 г. были проведены сборы эктопаразитов, которые составили основу данного исследования. При этом большая часть собранного материала была получена из штольни Попова, расположенной в одноименной горе (рис. 1), в которой отмечена высокая численность рукокрылых. Рукокрылые зачастую находятся на потолке пещеры, поэтому для поимки зверьков были использованы телескопические удилыща, с помощью которых снимали спящих животных. Падающих с высоты рукокрылых ловили с помощью мата, изготовленного из металлического обруча и нескольких слоев марлевой ткани. За указанный период на наличие эктопаразитов было обследовано 63 особи 7 видов рукокрылых.

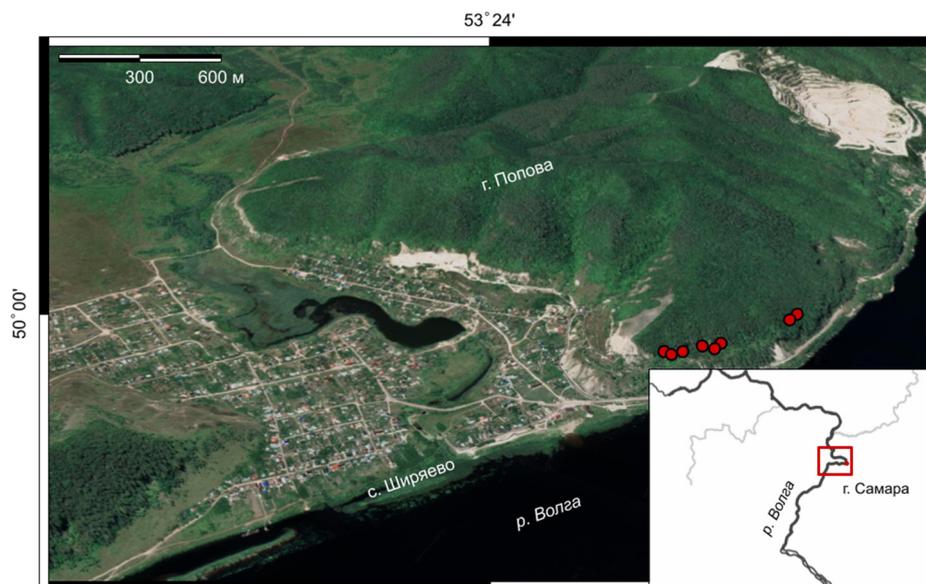


Рис. 1. Район проведения исследований по изучению эктопаразитофауны рукокрылых в местах их массовых зимовок на территории Национального парка «Самарская Лука» в период с ноября по декабрь 2021 г. (точками обозначены входы в штольню Попова)

Очесывание зверьков проводили сразу после отлова, поскольку гораздо удобнее осматривать еще спящее, малоподвижное животное. Сборы паразитов осуществляли с помощью скальпеля и пинцета, внимательно просматривая все тело животного: морду, туловище, летательную перепонку. Для поимки паразитов, прячущихся глубоко в шерсти летучих мышей, тщательно ее продували – под воздействием потока воздуха паразиты обычно перемещаются на голые участки тела, где их гораздо проще ловить. Собранных с каждой особи членистоногих помещали в пластиковую пробирку с индивидуальным номером, заполненную 70 % раствором этилового спирта. Всего для определения видового состава паразитофауны с рукокрылых было собрано 335 экземпляров беспозвоночных (гамазовых клещей, блох и мух-паучниц).

Собранный материал затем обрабатывали в лаборатории кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета (ПГУ) для изготовления постоянных препаратов и проведения видовой идентификации паразитов. Гамазовых клещей (Spinturnicidae) и блох (Ischnopsyllidae) фиксировали в жидкости Фора-Берлезе, предварительно высветляя их в 10 % растворе едкого кали в течение суток. Мух-паучниц (Nycteribiidae) определяли под биноклем с помощью препаровальной иглы на часовом стекле. Для выяснения видовой принадлежности паразитов использовали общепринятые определители и таксономические публикации [12, 19–24]. Приготовленные препараты эктопаразитов хранятся на кафедре «Зоология и экология» ПГУ.

Для оценки зараженности рукокрылых эктопаразитами рассчитывали стандартные паразитологические индексы: экстенсивность инвазии (ЭИ, %), интенсивность инвазии (ИИ, экз.), индекс обилия паразитов (ИО, экз.). Классические индексы, применяемые для оценки зараженности хозяев в паразитологии, хорошо описывают общие тенденции численности и трофических предпочтений паразитов, однако не могут охарактеризовать структуру эктопаразитарных сообществ. В связи с этим был применен комплекс методов оценки структуры сообществ, широко применяемых в экологии. Так, видовое разнообразие и выравнивание плотности видов в сообществах определяли с помощью индексов Шеннона ( $H$ ) и Пиелу ( $E$ ).

В составе сообществ эктопаразитов мы различали виды ядра, сателлиты и случайные [25]. В связи с сезонными колебаниями численности паразитов отнесение видов к группам ядра или сателлитов затруднительно, поэтому необходимо корректировать присвоенный отдельным видам статус в сообществах паразитов рукокрылых в зависимости от периода исследования. Ввиду отсутствия специальных коэффициентов для оценки доминирования паразитов рукокрылых в зимний сезон мы предлагаем устанавливать принадлежность видов к группам на основании показателей экстенсивности (ЭИ) и интенсивности инвазии (ИИ). Видам паразитов со значениями  $ЭИ \geq 30\%$  и  $ИИ \geq 2$  присваивали статус видов ядра;  $ЭИ$  от 15 до 30 % и  $ИИ \geq 2$  – сателлитов;  $ЭИ$  менее 15 % и  $ИИ$  менее 2 – случайных видов. Сравнение паразитических сообществ проводили, рассчитывая коэффициент сходства Жаккара ( $C_J$ ). При этом уровень сходства считали высоким при значениях  $C_J > 0.67$ , средним – при  $C_J > 0.34$ , низким – при  $C_J < 0.34$  [26].

Сравнение численности клещей различных возрастных групп в популяциях макронисид проводили с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) через построение таблицы апостериорных парных сравнений, основанной на тесте Тьюки – Крамера (при  $p < 0,05$ ). Предварительно рассчитывали критерий Левена для подтверждения значительного равенства средних значений в сравниваемых рядах (показатели считали статистически значимыми при  $p \geq 0,05$ ). Различия считали статистически значимыми при  $p < 0,05$ . Статистическую обработку данных осуществляли с помощью пакетов GoogleSheets, PAST 4.09 [27] и STATISTICA® для Windows v. 6.0.

## Результаты

### *Видовой состав эктопаразитарных сообществ и оценка зараженности*

Всего у 7 видов рукокрылых, зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки, было обнаружено 16 видов эктопаразитов: 3 вида Nycteribiidae,

2 вида Ischnopsyllidae и 11 видов гамазовых клещей (4 вида Spinturnicidae и 7 видов Macronyssidae). Некоторые виды макрониссид в ходе исследования не были выявлены из-за сложности определения крупных, наполненных кровью клещей (19 экз.). Полный список видов эктопаразитов и их хозяев представлен в табл. 1.

Общая доля макрониссид (70,74 % от всех собранных членистоногих) в паразитарных сообществах значительно снижается по сравнению с летним периодом (до 99 %), что может объясняться особенностями их жизненных циклов. Макрониссиды только у *M. dasycneme* составили большую часть от всего комплекса паразитов, при этом наиболее многочисленными были *M. flavus* (64,94 % от всех собранных с животных этого вида паразитов) и *M. corethroproctus* (22,99 %). Для клещей-спинтурниксов также была отмечена более низкая (12,24 %) по сравнению с результатами летних исследований численность [28].

Доля макроскопических паразитов у зимующих рукокрылых, наоборот, увеличивается за счет представителей сем. Nycteribiidae (10,75 % в сборах). Причем наибольшая часть никтерибиид (25 особей *P. monoceros*) была обнаружена на *M. daubentonii*. Эти находки не согласуются с исследованиями эктопаразитофауны рукокрылых Уральского региона, где *P. monoceros* паразитируют практически исключительно на *M. dasycneme* и встречаются на *M. daubentonii* крайне редко [29]. Блохи, найденные авторами на зимующих рукокрылых, представлены всего лишь двумя особями двух видов – *M. trisellis* и *I. variabilis*, обнаруженными на *M. dasycneme*.

Паразитарный груз, приходящийся на особь обследованных животных, распределяется неравномерно. Количество кровососущих членистоногих, найденных одновременно на одном хозяине, колеблется от 1 до 75. При этом наиболее многочисленны в выборке те рукокрылые, на которых отмечено не более 10 особей паразитов (83,6 % из всех очесанных рукокрылых). Доля рукокрылых, пораженных более, чем 10 паразитами, сравнительно небольшая и составляет 8,2 %. На некоторых рукокрылых из группы мелких ночниц (2 особи *M. brandtii* и 5 особей *M. mystacinus*) паразитов обнаружено не было. Общая экстенсивность инвазии (ЭИ) у обследованных особей всех видов составила 88,9 %.

Количество видов эктопаразитов, зафиксированное на одной особи хозяина, не превышает 4. Причем одновременное нахождение на одном животном четырех видов паразитов было отмечено лишь дважды (на *M. nattereri* и *M. dasycneme*). На трех рукокрылых найдено по три вида паразитов. Одновременно двумя видами паразитов инвазировано 16 зверьков, что составляет 25,4 % от всех осмотренных рукокрылых. Наиболее часто (в 55,6 % случаев) встречается кормление на животном паразитов только одного вида, что резко отличает паразитофауну зимующих животных. В летнее время большая часть исследуемых рукокрылых содержит как минимум 2–3 вида паразитов одновременно (данные авторов).

Наибольшие показатели индекса обилия паразитов (ИО) и интенсивности инвазии (ИИ) зафиксированы для *M. dasycneme* (рис. 2). Однако, несмотря на наибольшее количество паразитов, приходящихся на одно животное (до 75 эктопаразитов), среднее значение экстенсивности заражения (ЭИ) паразитами одного вида составляет лишь 21,4 %. Наибольшее значение экстенсивности инвазии (55,6 %) отмечено для *S. plecotinus*, паразитирующего

на *Pl. auritus*. Этот клещ отличается высокой специфичностью к хозяину и составляет ядро эктопаразитофауны *Pl. auritus*. Однако в незначительном количестве этот паразит нередко встречается и на других видах рукокрылых [12, 30]. Так, авторами этот вид был обнаружен, например, на *M. brandtii*.

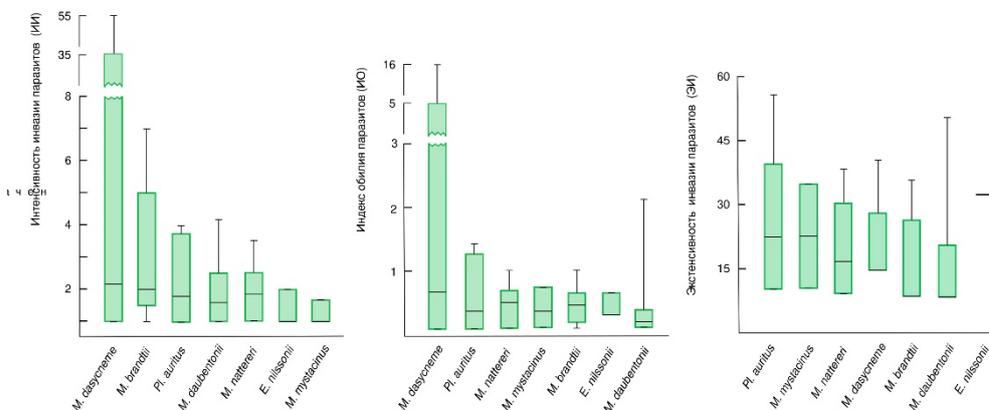


Рис. 2. Показатели индекса обилия паразитов (ИО), экстенсивности (ЭИ) и интенсивности инвазии (ИИ) эктопаразитами рукокрылых, зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки (усы – максимальные и минимальные значения; границы боксов – верхний (75 %) и нижний (25 %) квартили; горизонтальная линия – медиана)

Наименьшие значения экстенсивности инвазии (ЭИ) и индекса обилия паразитов (ИО) отмечены для *M. daubentonii*. Максимальное количество паразитов, зафиксированных на одном животном у этого вида, составило 13 особей. Примечательно, что 10 из них – мухи-паучницы *N. pedicularia*. Этот факт развеивает представление о том, что в связи с большим потреблением крови количество макроскопических эктопаразитов, кормящихся на одном хозяине, не может быть сопоставимым с численностью микроскопических членистоногих. Например, представителей сем. Macronyssidae, число которых на зимующем животном редко превышает 50 особей, в среднем составляет 4–5 клещей. Наименьшие показатели интенсивности инвазии (ИИ) зафиксированы для видов, паразитирующих на *M. mystacinus*. На четырех зараженных зверьках отмечено только 8 клещей-макрониссусов. К сожалению, из этого числа клещей у пяти особей идентифицировать видовую принадлежность не удалось ввиду сложности изготовления препаратов из крупных, наполненных кровью паразитов.

Данные о паразитах *E. nilssonii* представлены в работе исключительно для дополнения имеющихся сведений о видовом составе эктопаразитофауны, поскольку выборка этого вида является недостаточной для того, чтобы оценить зараженность животных эктопаразитами и охарактеризовать структуру их инфрасообщества. Излишнее беспокойство особей *E. nilssonii* на зимовках, снижающее успешность прохождения гибернации и повышающее риск гибели зверьков, ведет к отмечаемому в последние годы резкому снижению его численности и, как следствие, к небольшому числу обследованных особей в нашем исследовании. По данным зимних учетов рукокрылых, проведенных в 2023 г., численность *E. nilssonii* в искусственных подземельях Самарской Луки составила 350 особей, что оказалось в 3 раза

меньше, чем в 2014 г. По этой причине сбор эктопаразитов проводили только с окольцованных животных, уже разбуженных для осмотра и регистрации факта возврата.

### Структура и сравнительная характеристика сообществ

В составе сообществ эктопаразитов мы различали группы видов ядра, сателлитов и случайные виды. Присвоенные каждому отдельному виду эктопаразита статусы представлены в табл. 2. Поскольку в зимний период отмечается заметное увеличение удельной доли макропаразитов (Nycteribiidae и Spinturnicidae) в эктопаразитарных сообществах рукокрылых, возрастает и их вклад в формирование общего облика сообщества (в группу видов ядра паразитофауны *M. daubentonii* входит *N. pedicularia*, *Pl. auritus* – *S. plecotinus*).

Наиболее высокие показатели индекса Шеннона ( $H$ ) зарегистрированы для сообществ паразитов *M. nattereri*, *M. daubentonii* и *M. brandtii*, что объясняется более богатым, чем у других рукокрылых, видовым составом эктопаразитов и выравненностью их по относительному обилию (табл. 3). Самые высокие значения индекса Пиелу ( $E$ ) отмечены для сообществ паразитов *M. brandtii* и *M. mystacinus*. Это обусловлено вкладом относительно хорошо выровненных по обилию случайных видов.

Сравнение сообществ эктопаразитов по фаунистическому составу (рис. 3) и обилию видов показало максимальное сходство между сообществами паразитов ночниц *M. daubentonii* и *M. nattereri* ( $C_J = 0,63$ ), для которых из 10 паразитирующих на них видов отмечено шесть общих (*S. myotis*, *M. flavus*, *M. kolenatii*, *M. corethroproctus*, *M. ellipticus* и *M. diversipilis*). В эту же кладу входит сообщество паразитов *Pl. auritus*, в котором присутствуют три общих с вышеуказанными ночницами вида паразитов (*M. kolenatii*, *M. ellipticus* и *M. diversipilis*). Отдельные ветви дендрограммы составляют сообщества паразитов *E. nilssonii* и *M. mystacinus* ( $C_J = 0,2$ ), для которых отмечено наименьшее количество видов паразитов и только один вид (*M. crosbyi*) является общим.

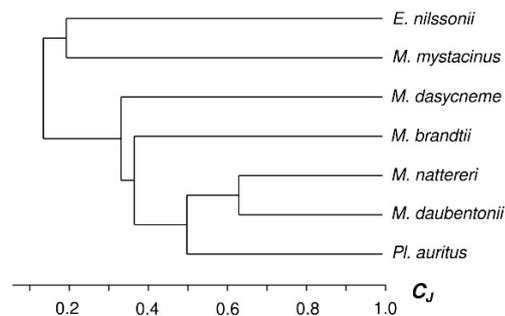
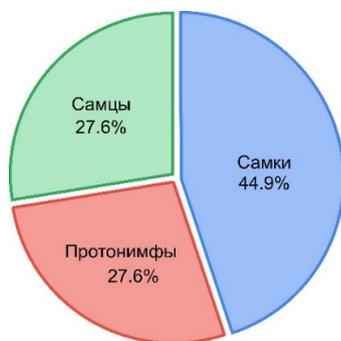


Рис. 3. Дендрограмма сходства (метод UPGMA) сообществ эктопаразитов по видовому составу у различных видов рукокрылых, зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки, по индексу Жаккара ( $C_J$ ).

### Возрастная структура паразитарных сообществ

Крупные паразиты (Nycteribiidae, Spinturnicidae, Ischnopsyllidae) зимующих рукокрылых представлены исключительно взрослыми особями. Отдельного рассмотрения заслуживает возрастная структура популяций макрониссид, так как особенности жизненного цикла этих паразитов еще до конца не изучены и могут различаться в зависимости от места обитания прокормителей.

Согласно результатам настоящего исследования, наибольшую долю в сообществах эктопаразитов рукокрылых, зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки, составляют самки. Самцов и протонимф в пробах отмечено равное количество (рис. 4). Таким образом, общее количество протонимф довольно велико и составляет четверть от всех найденных макрониссид.



$F = 8.22, p < 0.001$

Рис. 4. Возрастная и половая структура популяций *Macronyssidae* в составе сообществ эктопаразитов рукокрылых в зимний период

Таблица 1

Количество особей различных видов эктопаразитов, обнаруженных у рукокрылых, зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки

Виды эктопаразитов	<i>Pl. auritus</i>	<i>M. nattereri</i>	<i>M. daubentonii</i>	<i>M. mystacinus</i>	<i>M. dasycneme</i>	<i>M. brandtii</i>	<i>E. nilssonii</i>
<b>Сем. Nictერიbiidae</b>							
<i>Penicillidia monoceros</i> (Speiser, 1900)	–	–	–	–	6	–	–
<i>Basilina nattereri</i> (Kolenati, 1857)	–	5	–	–	–	–	–
<i>Nycteribia pedicularia</i> (Latreille, 1805)	–	–	25	–	–	–	–
<b>Сем. Ischnopsyllidae</b>							
<i>Ischnopsyllus variabilis</i> (Wagner, 1898)	–	–	–	–	1	–	–
<i>Myodopsylla trisellis</i> (Jordan, 1929)	–	–	–	–	1	–	–
<b>Сем. Spinturnicidae</b>							
<i>Spinturnix plecotinus</i> (Koch, 1839)	13	–	–	–	–	5	–
<i>Spinturnix bregetovae</i> (Stanyukovich, 1995)	–	–	1	–	–	–	–
<i>Spinturnix mystacinus</i> (Kolenati, 1857)	–	–	–	–	–	3	–
<i>Spinturnix myoti</i> (Kolenati, 1856)	–	7	1	–	8	–	–
<b>Сем. Macronyssidae</b>							
<i>Macronyssus flavus</i> (Kolenati, 1857)	4	1	4	–	113	5	2
<i>Macronyssus kolenatii</i> (Oudemans, 1902)	11	1	2	1	4	2	–
<i>Macronyssus corethroproctus</i> (Oudemans, 1902)	–	1	1	–	40	7	–
<i>Macronyssus crosbyi</i> (Ewing & Stover, 1915)	–	–	–	2	–	–	1
<i>Macronyssus ellipticus</i> (Kolenati, 1857)	1	10	3	–	1	11	–
<i>Macronyssus granulatus</i> (Kolenati, 1856)	–	–	–	–	–	–	1
<i>Macronyssus diversipilis</i> (Vitzthum, 1920)	1	5	2	–	–	–	–
Macronissidae (неопр.)	3	6	5	5	–	–	–

Таблица 2

## Структура сообществ эктопаразитов рукокрылых, зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки\*

Виды эктопаразитов	<i>Pl. auritus</i>	<i>M. nattereri</i>	<i>M. daubentonii</i>	<i>M. mystacinus</i>	<i>M. dasycneme</i>	<i>M. brandtii</i>	<i>E. nilssonii</i>
<b>Сем. Nictერიbiidae</b>							
<i>Penicillidia monoceros</i> (Speiser, 1900)	-	-	-	-	++	-	-
<i>Basilia nattereri</i> (Kolenati, 1857)	-	++	-	-	-	-	-
<i>Nycteribia pedicularia</i> (Latreille, 1805)	-	-	+++	-	-	-	-
<b>Сем. Ischnopsyllidae</b>							
<i>Ischnopsyllus variabilis</i> (Wagner, 1898)	-	-	-	-	+	-	-
<i>Myodopsylla trisellis</i> (Jordan, 1929)	-	-	-	-	+	-	-
<b>Сем. Spinturnicidae</b>							
<i>Spinturnix plecotinus</i> (Koch, 1839)	+++	-	-	-	-	++	-
<i>Spinturnix bregetovae</i> (Stanyukovich, 1995)	-	-	+	-	-	-	-
<i>Spinturnix mystacinus</i> (Kolenati, 1857)	-	-	-	-	-	+	-
<i>Spinturnix myoti</i> (Kolenati, 1856)	-	++	+	-	++	-	-
<b>Сем. Macronyssidae</b>							
<i>Macronyssus flavus</i> (Kolenati, 1857)	++	+	+	-	++	++	+++
<i>Macronyssus kolenatii</i> (Oudemans, 1902)	+++	+	++	+	+++	+	-
<i>Macronyssus corethroproctus</i> (Oudemans, 1902)	-	+	+	-	+	++	-
<i>Macronyssus crosbyi</i> (Ewing & Stover, 1915)	-	-	-	++	-	-	++
<i>Macronyssus ellipticus</i> (Kolenati, 1857)	+	+++	++	-	+	+++	-
<i>Macronyssus granulatus</i> (Kolenati, 1856)	-	-	-	-	-	-	++
<i>Macronyssus diversipilis</i> (Vitzthum, 1920)	+	++	+	-	-	-	-

П р и м е ч а н и е: вклады отдельных видов в сообществе: +++ – виды ядра; ++ – сателлиты; + – случайные виды.

Таблица 3

Значения индексов видового разнообразия Шеннона (*S*) и выравненности Пиелу (*E*) сообществ эктопаразитов рукокрылых, зимующих на территории Самарской Луки

Показатели разнообразия	<i>Pl. auritus</i>	<i>M. nattereri</i>	<i>M. daubentonii</i>	<i>M. mystacinus</i>	<i>M. dasycneme</i>	<i>M. brandtii</i>	<i>E. nilssonii</i>
<i>S</i>	2,1	2,8	2,8	2,0	1,2	2,9	1,8
<i>E</i>	1,4	2,0	1,6	2,5	0,4	2,6	2,0

## Обсуждение

На рукокрылых, зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки, выявлено относительно высокое разнообразие эктопаразитов. Большая

часть выявленных видов членистоногих являются типичными паразитами для своих прокормителей и неоднократно отмечаются в более ранних работах других исследователей [1, 12, 22]. Однако некоторые находки эктопаразитов не являются обычными для изученных видов-хозяев, на которых они были зафиксированы. Так, на трех особях *Pl. auritus* найдено 11 клещей *M. kolenatii*, ранее не отмеченных для данного прокормителя. *M. kolenatii* является типичным паразитом летучих мышей рода *Pipistrellus*; он нередко паразитирует на ночницах и встречается на исследуемой территории [1]. Мы не исключаем, что паразитирование *M. kolenatii* на *Pl. auritus* является следствием совместного проживания в летний период ушанов с колонией нетопырей, однако литературных сведений, подтверждающих совместное обитание в одном убежище этих видов, нам найти не удалось. Вероятно, что данная находка связана с заселением *Pl. auritus* убежищ, которые прежде были заняты нетопырями или ночницами, что было уже описано в других исследованиях [31].

Вторая особенность связана с многочисленными находками кровососущей мухи *P. monoceros* на *M. daubentonii*. На протяжении долгого времени было принято считать ее специфическим паразитом *M. dasycneme*, который на территории России встречается исключительно на этом виде и крайне редко на *M. daubentonii* [29, 32]. В последующих исследованиях рукокрылых Уральского региона было установлено, что на территории Сибири и Дальнего Востока обитает вид-двойник *M. daubentonii* – *M. petax* Hollister, 1912. В связи с этим была проведена ревизия находок *P. monoceros*, в ходе которой кровососущие мухи, собранные на территории Восточного Казахстана, Сибири и Дальнего Востока с ночниц, первоначально определенных как паразиты *M. daubentonii* [33], были признаны паразитами *M. petax* [34]. Тем не менее указанные выше исследования проводили в Уральском регионе, поэтому различия в выборе прокормителя могут быть связаны с еще не изученными особенностями поведения *P. monoceros* в различных местах обитания. Так, например, жизненный цикл макрониссусов, паразитирующих на рукокрылых сибирско-дальневосточного фаунистического комплекса рукокрылых существенно отличается от жизненного цикла эктопаразитов рукокрылых европейско-уральского комплекса [22]. Рукокрылые рода *Myotis* являются оседлыми, а взрослые никтерибииды более или менее постоянно находятся на теле хозяина [35, 36]. Очевидно, что популяции *P. monoceros* уральского комплекса практически не пересекаются с популяциями центрального и приволжского регионов России, что может приводить к возникновению специфических особенностей поведения членистоногих и их трофических предпочтений. Эта гипотеза подтверждается рядом современных исследований [34, 37, 38]. Эти исследования показывают, что *P. monoceros* стоит рассматривать как эктопаразита-олигофага летучих мышей рода *Myotis* (также изредка встречающимся на *Nyctalus noctula* Schreber, 1774 и *Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758), а не монофага, как считалось ранее другими авторами [32]. Причины такого изменения трофических предпочтений в условиях большой численности основного прокормителя до сих пор остаются неясными.

Большой вклад в формирование облика сообществ эктопаразитов зимующих рукокрылых вносят макроскопические членистоногие (Nycteribiidae, Spinturnicidae), что отмечается и другими исследователями [16]. Вероятно, это связано с увеличением смертности макрониссид из-за низких температур

в зимний период. Процесс размножения видов рода *Macronyssus* происходит в течение всего лета, и его начало совпадает с периодом размножения хозяев, а максимальной численности популяции паразитов достигают к октябрю – ноябрю [39, 40]. В дальнейшем, как показывают многие исследователи, численность макрониссид лимитируется температурным режимом искусственных подземелий, выбранных рукокрылыми для зимовки. В относительно теплых пещерах ( $t > +5^{\circ}\text{C}$ ) размножение макрониссид не останавливается, более того, в таких условиях клещи претерпевают метаморфоз в период гибернации хозяина [14, 41]. Некоторые авторы отмечают, что в течение зимовки даже происходит смена трех генераций макрониссид [42–44]. В более холодных условиях ( $t < +5^{\circ}\text{C}$ ) размножение и развитие макрониссусов в период зимовки приостанавливается и возобновляется только к моменту выхода рукокрылых из гибернации [29]. Средняя температура в пещерах Самарской Луки в зимний период составляет всего лишь  $+2^{\circ}\text{C}$ , в связи с чем на исследуемой территории отмечается массовая гибель макрониссид в это время. Однако нами было зафиксировано наличие трех самок макрониссид с внутриутробными личинками (две особи *M. diversipilis* и одна особь *M. flavus*), что может свидетельствовать о возможном размножении клещей (хотя и сильно замедленном вследствие пониженных температур). Этот факт не согласуется с результатами исследований жизненных циклов макрониссусов на Урале, где за период зимовки не было отмечено ни одной самки макрониссуса с внутриутробной личинкой [29]. Тем не менее сохранность самки с личинкой в начале зимнего периода еще не означает гарантированно успешного появления нимф и их метаморфоза, и авторы предполагают, что выживание личинок и носящих их самок на протяжении всей зимовки крайне маловероятно.

Макрониссиды переживают период зимней спячки хозяев в стадиях имаго и протонимф, для которых отмечается относительно высокая численность. В работах некоторых авторов также приводятся сведения о том, что в течение зимовки значительная часть популяций макрониссид представлена протонимфами [29]. Такое обилие протонимф в период зимовки может быть следствием массового расплода клещей-макрониссусов в осеннее время, происходящим после период роения и активного спаривания хозяев. Многие исследователи отмечают, что репродуктивный цикл многих видов клещей стимулируется гормонами беременности хозяина [45, 46], что частично объясняет данную закономерность. Другие авторы подчеркивают, что для макрониссид характерна относительная независимость жизненного цикла от периода размножения хозяев. Начало размножения паразитов и прокормителей совпадает, однако далее численность протонимф растет и достигает пика к октябрю – ноябрю [40]. Эта особенность резко отличает макрониссид от спинтурницид, у которых размножение угасает по мере взросления хозяев-сеголеток, и к осени беременные и неполовозрелые особи паразитов практически не встречаются [29]. В связи с вышперечисленными фактами в зимовку вместе с хозяином уходит большое количество протонимф макрониссид, которые в условиях исследуемой территории, по-видимому, не проходят метаморфоз и остаются в этой стадии жизненного цикла до момента выхода хозяев из гибернации.

Формирование зимнего облика сообществ эктопаразитов, по-видимому, определяется в основном летними взаимодействиями рукокрылых и контаминацией паразитофаун видов-хозяев, обладающих склонностью выбирать

одинаковые зимние убежища и способностью образовывать в них совместные зимние колонии. Так, наибольшее сходство по индексу Жаккара ( $C_j$ ) выявлено для эктопаразитических сообществ *M. nattereri* и *M. daubentonii*. В общую с ними кладу дендрограммы входит также *Pl. auritus*. Все три перечисленных вида обладают различными предпочтениями в выборе зимних укрытий: *Pl. auritus* зимует в основном открыто на среднем и верхнем ярусах стен пещеры, для *M. nattereri* свойственно забираться в трещины и углубления потолка и стен, зимующие *M. daubentonii* в большинстве случаев сидят открыто на поверхности сводов [47, 48]. В летнее же время эти виды рукокрылых могут косвенно контактировать через убежища, в том числе и в местах осеннего роения. Известно, что *Pl. auritus* обнаруживает склонность к убежищам, которые ранее использовали другие виды летучих мышей (включая представителей рода *Myotis*) [31]. Контактная с паразитическими сообществами ночниц и другими видами рукокрылых, они становятся прокормителями широкого спектра кровососущих членистоногих, не являющихся их специфическими паразитами [1]. Виды же рукокрылых, обладающие более или менее высокой конспецифичностью (например, *M. nattereri* и *M. mystacinus*) [48], являются прокормителями резко отличающихся по видовому составу и даже соотношению размерных групп сообществ эктопаразитов.

### Заключение

Всего у 7 видов рукокрылых, зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки, было обнаружено 16 видов эктопаразитов: 3 вида Nycteribiidae, 2 вида Ischnopsyllidae и 11 видов гамазовых клещей (4 вида Spinturnicidae и 7 видов Macroonyssidae). Отмеченные виды эктопаразитов в основном являются типичными для своих прокормителей и в большом количестве встречаются на тех же хозяевах и в летнее время. Значительную долю в сообществах эктопаразитов зимующих рукокрылых занимают крупные кровососущие членистоногие (Nycteribiidae, Spinturnicidae). Макрониссиды же в условиях Самарской Луки, по-видимому, массово гибнут из-за неблагоприятного для их размножения и развития температурного режима.

Популяции макрониссид переносят зимний период на стадиях протонимф и имаго. Вероятно, низкие температуры тормозят жизненный цикл клещей, и размножение и развитие не происходят на протяжении всего периода гибернации хозяина. Немногочисленные находки самок макрониссусов с внутриутробным яйцом не являются достоверным свидетельством их активного размножения в период зимней спячки рукокрылых. Этот аспект особенностей жизненного цикла гамазовых клещей на территории Самарской Луки требует дальнейшего изучения.

Наибольшее сходство было отмечено для сообществ эктопаразитов видов рукокрылых, более тесно контактирующих в летний период. Обмен эктопаразитами в течение зимней спячки, вероятно, ослаблен из-за низкой активности кровососущих членистоногих при неблагоприятном температурном режиме. Поэтому виды рукокрылых, образующие совместные скопления в зимних укрытиях, имеют резко отличающиеся по видовому составу сообщества эктопаразитов. Таким образом, формирование зимнего облика инфрасообществ эктопаразитов, по-видимому, определяется в основном летними взаимодействиями их прокормителей.

## Список литературы

1. Orlova M., Anisimov N. Three new species of bat-parasitic gamasid mites of the genera Spinturnix, Macronyssus and Steatonyssus (Acari: Mesostigmata: Spinturnicidae, Macronyssidae) from Siberia and Mongolia, with keys to species of Russia and adjacent countries // *Persian Journal of Acarology*. 2023. Vol. 12. P. 211–239. doi: 10.22073/pja.v12i2.76740
2. Presley S. J. Interspecific aggregation of ectoparasites on bats: importance of hosts as habitats supersedes interspecific interactions // *Oikos*. 2011. Vol. 120. P. 832–841. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.19199.x
3. Spears R. E., Durden L. A., Hagan D. V. Ectoparasites of Brazilian Free-Tailed Bats with Emphasis on Anatomical Site Preferences for *Chirotonyssus robustipes* (Acari: Macronyssidae) // *Journal of Medical Entomology*. 1999. Vol. 36, № 4. P. 481–485. doi: 10.1093/jmedent/36.4.481
4. Орлова М. В., Капитонов В. И., Григорьев А. К., Орлов О. Л. Эктопаразиты рукокрылых Удмуртской Республики // *Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о земле*. 2011. Вып. 2. С. 134–138.
5. Кириллова Н. Ю., Кириллов А. А. Обзор эктопаразитов позвоночных животных Самарской области // *Известия Самарского научного центра РАН*. 2018. Т. 20, № 5 (2). С. 180–195. doi: 10.24411/1990-5378-2018-00051
6. Котти Б. К., Стахеев В. В. Блохи (Siphonaptera) на юге России // *Паразитология*. 2022. Т. 56, вып. 4. С. 282–293. doi: 10.31857/S0031184722040020
7. Базанова Л. П., Никитин А. Я. Агрегированность чумного микроба в организме блох (Siphonaptera) с различной векторной способностью // *Проблемы особо опасных инфекций*. 2012. № 4. С. 15–17. doi: 10.21055/0370-1069-2012-4-15-17
8. Базанова Л. П., Токмакова Е. Г., Воронова Г. А., Балахонов С. В. Влияние плазмидного состава *Yersinia pestis* на образование биопленки в организме блох с разной векторной активностью // *Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии*. 2018. № 2. С. 77–83. doi: 10.36233/0372-9311-2018-2-76-83
9. Tendu A., Hughes A. C., Berthet N., Wong G. Viral Hyperparasitism in Bat Ectoparasites: Implications for Pathogen Maintenance and Transmission // *Microorganisms*. 2022. Vol. 10, № 6. P. 12–30. doi: 10.3390/microorganisms10061230
10. Орлова М. В. Кононова Ю. В. Возбудители инфекционных заболеваний, ассоциированные со специфичными эктопаразитами рукокрылых (Chiroptera) (обзор литературных данных) // *Паразитология*. 2018. Т. 52, № 2. С. 137–153. URL: <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000659591>
11. Забашта М. В., Орлова М. В., Пичурина Н. Л. [и др.]. Участие летучих мышей (Chiroptera, Mammalia) и их эктопаразитов в циркуляции возбудителей природно-очаговых инфекций на юге России // *Паразитология*. 2019. Т. 53, № 1. С. 3–13. doi:10.1134/S0031184719010010
12. Stanyukovich M. K. Keys to the gamasid mites (Acari: Parasitiformes, Mesostigmata, Macronyssidae et Laelaptoidea) parasiting bats (Mammalia, Chiroptera) from Russia and adjacent countries // *Rudolstädter Naturhistorischeschriften*. 1997. Vol. 7. P. 13–46.
13. Орлова М. В., Орлов О. Л., Казаков Д. В., Жигалин А. В. Фаунистические комплексы эктопаразитов рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae, Miniopteridae, Rhinolophidae, Molossidae) Палеарктики // *Зоологический журнал*. 2017. Т. 96, № 7. С. 850–868.
14. Reisen W. K., Kennedy M. L., Reisen N. T. Winter ecology of ectoparasites collected from hibernating *Myotis velifer* (Allen) in southwestern Oklahoma (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Journal of Parasitology*. 1976. Vol. 62, № 4. P. 628–635.
15. Lourenço S., Palmeirim J. M. Which factors regulate the reproduction of ectoparasites of temperate-zone cave-dwelling bats? // *Parasitology Research*. 2008. Vol. 104. P. 127–134. doi: 10.1007/s00436-008-1170-6

16. Postawa T., Nagy Z. Variation of parasitism patterns in bats during hibernation: the effect of host species, resources, health status, and hibernation period // *Parasitol. Res.* 2016. Vol. 115. P. 3767–3778. doi: 10.1007/s00436-016-5138-7
17. Смирнов Д. Г., Вехник В. П., Курмаева Н. М., Шепелев А. А. Сезонные особенности формирования пространственной структуры населения рукокрылых в штольнях Самарской Луки // *Поволжский экологический журнал.* 2012. № 1. С. 73–82.
18. Смирнов Д. Г., Вехник В. П. Численность и структура сообществ рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // *Экология.* 2011. № 1. С. 64–72.
19. Медведев С. Г. Блохи сем. Ischnopsyllidae (Siphonaptera) фауны России и сопредельных стран // *Энтомологическое обозрение.* 1996. № 2. С. 438–454.
20. Hopkins G. H., Rothschild M. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. London : University Press, Cambridge, 1956. 445 p.
21. Usinger R. L. Monograph of Cimicidae. Entomological Society of America. Washington. D.C., 1966. 572 p.
22. Orlova M. V., Stanyukovich M. K., Orlov O. L. Gamasid mites (Mesostigmata: Gamasina) parasiting bats (Chiroptera: Vespertilionidae, Rhinolophidae, Molossidae) of Palaearctic boreal zone (Russia and adjacent countries) // Publishing House of Tomsk State University. Tomsk, 2015. 150 p.
23. Фарафонова Г. В. Семейство Nycteribiidae – паучницы // *Определитель насекомых Дальнего Востока России.* Владивосток : Дальнаука, 1999. Т. 6, ч. 1. С. 581–588.
24. Mlynarova L., Luboš Korytár, Manko P. [et al.]. Updated Taxonomic Key of European Nycteribiidae (Diptera), with a Host-Parasite Network // *Diversity.* 2023. Vol. 15, № 4. P. 573. doi: 10.3390/d15040573
25. Балашов Ю. С., Бочков А. В., Ващенко В. С. [и др.]. Структура популяций и экологические ниши эктопаразитов в паразитарных сообществах мелких лесных млекопитающих // *Паразитология.* 2007. Т. 41, № 5. С. 329–347.
26. Кириллова Н. Ю., Кириллов А. А., Вехник В. П. Сравнительный анализ гельминтофауны *Myotis brandtii* и *Myotis mystacinus* (Chiroptera, Vespertilionidae) Национального парка «Самарская Лука» (Россия) // *Nature Conservation Research.* Заповедная наука. 2022. № 7 (3). С. 1–14. doi: 10.24189/ncr.2022.026
27. Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia electronica.* 2001. Vol. 4, № 1. Art. 4. P. 9. URL: [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
28. Малявина М. С., Смирнов Д. Г., Вехник В. П. Оценка зараженности эктопаразитами рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) фауны Жигулевского государственного биосферного заповедника // *Научные труды Национального парка «Хвалынский».* 2023. № 15. С. 216–223.
29. Орлова М. В. Особенности жизненного цикла гамазовых клещей – эктопаразитов рукокрылых на Урале // *Plecotus et al.* 2013. № 15–16. С. 14–22.
30. Baker A., Craven J. Checklist of the mites (Arachnida: Acari) associated with bats (Mammalia: Chiroptera) in the British Isles // *Systematic and Applied Acarology Special Publications.* 2003. Vol. 14, № 10. P. 1–20. doi: 10.11158/saasp.14.1.1
31. Entwistle A. C., Racey P. A., Speakman J. R. Roost Selection by the Brown Long-Eared Bat *Plecotus auritus* // *Journal of Applied Ecology.* 1997. Vol. 34, № 2. P. 399–408. doi: 10.2307/2404885
32. Фарафонова Г. В., Мазинг М. В. Находки мух-никтерибид в Прибалтике // *Паразитология.* 1985. Т. 19, № 4. С. 317–318.
33. Орлова М. В., Орлов О. Л., Крускоп С. В., Берников К. А. Возможность диагностики криптических видов рукокрылых по специфическим эктопаразитам // *Известия РАН. Серия биологическая.* 2013. № 1. С. 108–110.

34. Орлова М. В., Орлов О. Л., Кшнясев И. А. Инвазированность летучих мышей кровососущей мухой *Penicillidia monoceros* Speiser, 1900 (Diptera, Nycteribiidae) и ее динамика в период зимовки хозяина // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134, № 3. С. 295–303.
35. Marshall A. G. The life cycle of *Basilisa hispida* Theodor 1967 (Diptera: Nycteribiidae) in Malaysia // Parasitology. 1970. Vol. 61, № 1. P. 1–18. doi: 10.1017/S0031182000040798
36. Dick C. W., Pospischil R. Nycteribiidae (Bat Flies) // Encyclopedia of Parasitology. 2015. doi: 10.1007/978-3-642-27769-6\_3462-1
37. Satô M. Some records of bat flies (Diptera: Nycteribiidae) collected in northern Hokkaido // Rishiri Studies. 2000. № 19. P. 15–17.
38. Szentivanyi T., Estók P., Földvári M. Checklist of host associations of European bat flies (Diptera: Nycteribiidae, Streblidae) // Zootaxa. 2016. 4205. P. 101–126. doi: 10.11646/zootaxa.4205.2.1
39. Орлова М. В. Фауна и экология эктопаразитов рукокрылых Урала : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2013. 20 с.
40. Zahn A., Rupp D. Ectoparasite load in European vespertilionid bats // Journal of Zoology. 2006. Vol. 262, № 4. P. 383–391. doi: 10.1017/S0952836903004722
41. Estrada-Peña A., Balcells E., Serra-Cobo J. Los artrópodos ectoparásitos de murciélagos en España. Los Murciélagos de España y Portugal // J. Benzal, O. de Paz (eds.). ICONA. Min. Agric, Pesca y Alimentación. 1991. P. 253–280.
42. Dusbabek F. The zone of bat acarinia in Central Europe // Folia parasitologica. 1972. Vol. 19, № 2. P. 139–154.
43. Haitlinger R. Pasożyty zewnętrzne nietoperzy Dolnego Śląska. III. Spinturnicidae, Argasidae, Ixodidae (Acarina) // Wiadomości Parazytologiczne. 1978. № 24. P. 475–490.
44. Haitlinger R. Pasożyty zewnętrzne nietoperzy Dolnego Śląska. IV. Macronyssidae, Dermanyssidae, Veigaiidae // Wiadomości Parazytologiczne. 1978. № 24. P. 707–718.
45. Lourenço S., Palmeirim J. Can mite parasitism affect the condition of bat hosts? Implications for the social structure of colonial bats // Journal of Zoology. 2007. Vol. 273, № 2. P. 161–168. doi: 10.1111/j.1469-7998.2007.00322.x
46. Dick C., Gannon M., Little W., Patrick M. Ectoparasite Associations of Bats from Central Pennsylvania // Journal of Medical Entomology. 2003. Vol. 40, № 6. P. 813–819. doi: 10.1603/0022-2585-40.6.813
47. Смирнов Д. Г., Вехник В. П., Курмаева Н. М. [и др.]. Пространственная структура сообщества рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // Известия РАН. Серия биологическая. 2008. № 2. С. 243–252.
48. Смирнов Д. Г., Вехник В. П. Одиночная и групповая организация особей в сообществе рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) Самарской Луки // Известия РАН. Серия биологическая. 2009. № 1. С. 88–94.

### References

1. Orlova M., Anisimov N. Three new species of bat-parasitic gamasid mites of the genera *Spinturnix*, *Macronyssus* and *Steatonyssus* (Acari: Mesostigmata: Spinturnicidae, Macronyssidae) from Siberia and Mongolia, with keys to species of Russia and adjacent countries. *Persian Journal of Acarology*. 2023;12:211–239. doi: 10.22073/pja.v12i2.76740
2. Presley S.J. Interspecific aggregation of ectoparasites on bats: importance of hosts as habitats supersedes interspecific interactions. *Oikos*. 2011;120:832–841. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.19199.x
3. Spears R.E., Durden L.A., Hagan D.V. Ectoparasites of Brazilian Free-Tailed Bats with Emphasis on Anatomical Site Preferences for *Chiroptonyssus robustipes* (Acari:

- Macronyssidae). *Journal of Medical Entomology*. 1999;36(4):481–485. doi: 10.1093/jmedent/36.4.481
4. Orlova M.V., Kapitonov V.I., Grigor'ev A.K., Orlov O.L. Ectoparasites of bats of the Udmurt Republic. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Biologiya. Nauki o zemle* = Bulletin of Udmurt University. Biology. Science on the Earth. 2011;(2):134–138. (In Russ.)
  5. Kirillova N.Yu., Kirillov A.A. Review of ectoparasites of vertebrates in the Samara region. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* = Proceedings of Samara Scientific Center of the RAS. 2018;20(5):180–195. (In Russ.). doi: 10.24411/1990-5378-2018-00051
  6. Kotti B.K., Stakheev V.V. Fleas (Siphonaptera) in the South of Russia. *Parazitologiya* = Parasitology. 2022;56(4):282–293. (In Russ.). doi: 10.31857/S0031184722040020
  7. Bazanova L.P., Nikitin A.Ya. Aggregation of the plague microbe in the body of fleas (Siphonaptera) with different vectorial ability. *Problemy osobo opasnykh infektsiy* = Problems of especially dangerous infections. 2012;(4):15–17. (In Russ.). doi: 10.21055/0370-1069-2012-4-15-17
  8. Bazanova L.P., Tokmakova E.G., Voronova G.A., Balakhonov S.V. The influence of plasmid composition of *Yersinia pestis* on biofilm formation in the body of fleas with different vector activity. *Zhurnal mikrobiologii, epidemiologii i immunobiologii* = Journal of Microbiology, Epidemiology and Immunobiology. 2018;(2):77–83. (In Russ.). doi: 10.36233/0372-9311-2018-2-76-83
  9. Tendu A., Hughes A.C., Berthet N., Wong G. Viral Hyperparasitism in Bat Ectoparasites: Implications for Pathogen Maintenance and Transmission. *Microorganisms*. 2022;10(6):12–30. doi: 10.3390/microorganisms10061230
  10. Orlova M.V. Kononova Yu.V. Pathogens of infectious diseases associated with specific ectoparasites of bats (Chiroptera) (review of literature data). *Parazitologiya* = Parasitology. 2018;52(2):137–153. (In Russ.). Available at: <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000659591>
  11. Zabashta M.V., Orlova M.V., Pichurina N.L. et al. Participation of bats (Chiroptera, Mammalia) and their ectoparasites in the circulation of pathogens of natural focal infections in the south of Russia. *Parazitologiya* = Parasitology. 2019;53(1):3–13. (In Russ.). doi:10.1134/S0031184719010010
  12. Stanyukovich M.K. Keys to the gamasid mites (Acari: Parasitiformes, Mesostigmata, Macronyssosidea et Laelaptoidea) parasiting bats (Mammalia, Chiroptera) from Russia and adjacent countries. *Rudolstädter Naturhistorischeschriften*. 1997;7:13–46.
  13. Orlova M.V., Orlov O.L., Kazakov D.V., Zhigalin A.V. Faunal complexes of ectoparasites of bats (Chiroptera: Vespertilionidae, Miniopteridae, Rhinolophidae, Molossidae) of the Palearctic. *Zoologicheskii zhurnal* = Zoological journal. 2017;96(7):850–868. (In Russ.)
  14. Reisen W.K., Kennedy M.L., Reisen N.T. Winter ecology of ectoparasites collected from hibernating *Myotis velifer* (Allen) in southwestern Oklahoma (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Parasitology*. 1976;62(4):628–635.
  15. Lourenço S., Palmeirim J.M. Which factors regulate the reproduction of ectoparasites of temperate-zone cave-dwelling bats? *Parasitology Research*. 2008;104:127–134. doi: 10.1007/s00436-008-1170-6
  16. Postawa T., Nagy Z. Variation of parasitism patterns in bats during hibernation: the effect of host species, resources, health status, and hibernation period. *Parasitol. Res*. 2016;115:3767–3778. doi: 10.1007/s00436-016-5138-7
  17. Smirnov D.G., Vekhnik V.P., Kurmaeva N.M., Shepelev A.A. Seasonal features of the formation of the spatial structure of the bat population in the adits of the Samara Luka. *Povolzhskiy ekologicheskii zhurnal* = Volga Region Ecological Journal. 2012;(1): 73–82. (In Russ.)

18. Smirnov D.G., Vekhnik V.P. The number and structure of communities of bats (Chiroptera: Vespertilionidae) wintering in artificial dungeons of Samara Luka. *Ekologiya = Ecology*. 2011;(1):64–72. (In Russ.)
19. Medvedev S.G. Fleas of Ischnopsyllidae (Siphonaptera) family of the fauna of Russia and adjacent countries. *Entomologicheskoe obozrenie = Entomological Review*. 1996;(2):438–454. (In Russ.)
20. Hopkins G.H., Rothschild M. *An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum*. London: University Press, Cambridge, 1956:445.
21. Usinger R.L. *Monograph of Cimicidae*. Entomological Society of America. Washington. D.C., 1966:572.
22. Orlova M.V., Stanyukovich M.K., Orlov O.L. Gamasid mites (Mesostigmata: Gamasina) parasiting bats (Chiroptera: Vespertilionidae, Rhinolophidae, Molossidae) of Palaearctic boreal zone (Russia and adjacent countries). *Publishing House of Tomsk State University*. Tomsk, 2015:150.
23. Farafonova G.V. Nycteribiidae – spiders. *Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka Rossii = Identification of insects of the Russian Far East*. Vladivostok: Dal'nauka, 1999;6(part 1):581–588. (In Russ.)
24. Mlynarova L., Euboš Korytár, Manko P. et al. Updated Taxonomic Key of European Nycteribiidae (Diptera), with a Host-Parasite Network. *Diversity*. 2023;15(4):573. doi: 10.3390/d15040573
25. Balashov Yu.S., Bochkov A.V., Vashchenok V.S. et al. Population structure and ecological niches of ectoparasites in parasitic communities of small forest mammals. *Parazitologiya = Parasitology*. 2007;41(5):329–347. (In Russ.)
26. Kirillova N.Yu., Kirillov A.A., Vekhnik V.P. Comparative analysis of the helminth fauna of *Metis brandtia* and *Metis mustakinus* (Chiroptera, Vespertilionidae) of the Samara Luka National Park (Russia). *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka = Nature Conservation Research. Reserved Science*. 2022;(7):1–14. (In Russ.). doi: 10.24189/ncr.2022.026
27. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*. 2001;4(1):9. Available at: [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
28. Malyavina M.S., Smirnov D.G., Vekhnik V.P. Evaluation of ectoparasite infestation of bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in the fauna of the Zhiguli State Biosphere Reserve. *Nauchnye trudy Natsional'nogo parka «Khvalynskiy» = Proceedings of National Park “Khvalynskiy”*. 2023;(15):216–223. (In Russ.)
29. Orlova M.V. Peculiarities of the life cycle of gamasid mites – ectoparasites of bats in the Urals. *Plecotus et al*. 2013;(15–16):14–22. (In Russ.)
30. Baker A., Craven J. Checklist of the mites (Arachnida: Acari) associated with bats (Mammalia: Chiroptera) in the British Isles. *Systematic and Applied Acarology Special Publications*. 2003;14(10):1–20. doi: 10.111158/saasp.14.1.1
31. Entwistle A.C., Racey P.A., Speakman J.R. Roost Selection by the Brown Long-Eared Bat *Plecotus auritus*. *Journal of Applied Ecology*. 1997;34(2):399–408. doi: 10.2307/2404885
32. Farafonova G.V., Mazing M.V. Findings of Nycteribiid flies in the Baltics. *Parazitologiya = Parasitology*. 1985;19(4):317–318. (In Russ.)
33. Orlova M.V., Orlov O.L., Kruskop S.V., Bernikov K.A. Possibility of diagnostics of cryptic bat species by specific ectoparasites. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya = Proceedings of the RAS. Biological series*. 2013;(1):108–110. (In Russ.)
34. Orlova M.V., Orlov O.L., Kshnyasev I.A. Infestation of bats with blood-sucking flies *Penicillidia monoceros* Speiser, 1900 (Diptera, Nycteribiidae) and its dynamics during the host's wintering period. *Uspekhi sovremennoy biologii = Advances of modern biology*. 2014;134(3):295–303. (In Russ.)

35. Marshall A.G. The life cycle of *Basilia hispida* Theodor 1967 (Diptera: Nycteribiidae) in Malaysia. *Parasitology*. 1970;61(1):1–18. doi: 10.1017/S0031182000040798
36. Dick C.W., Pospischil R. Nycteribiidae (Bat Flies). *Encyclopedia of Parasitology*. 2015. doi: 10.1007/978-3-642-27769-6\_3462-1
37. Satô M. Some records of bat flies (Diptera: Nycteribiidae) collected in northern Hokkaido. *Rishiri Studies*. 2000;(19):15–17.
38. Szentivanyi T., Estók P., Földvári M. Checklist of host associations of European bat flies (Diptera: Nycteribiidae, Streblidae). *Zootaxa*. 2016;4205:101–126. doi: 10.11646/zootaxa.4205.2.1
39. Orlova M.V. Fauna and ecology of ectoparasites of bats in the Urals: PhD abstract. Ekaterinburg, 2013:20. (In Russ.)
40. Zahn A., Rupp D. Ectoparasite load in European vespertilionid bats. *Journal of Zoology*. 2006;262(4):383–391. doi: 10.1017/S0952836903004722
41. Estrada-Peña A., Balcells E., Serra-Cobo J. *Los artrópodos ectoparásitos de murciélagos en España. Los Murciélagos de España y Portugal*. J. Benzal, O. de Paz (eds.). ICONA. Min. Agric, Pesca y Alimentación. 1991:253–280.
42. Dusbabek F. The zone of bat acarinia in Central Europe. *Folia parasitologica*. 1972;19(2):139–154.
43. Haitlinger R. Pasożyty zewnętrzne nietoperzy Dolnego Śląska. III. Spinturnicidae, Argasidae, Ixodidae (Acarina). *Wiadomości Parazytologiczne*. 1978;(24):475–490.
44. Haitlinger R. Pasożyty zewnętrzne nietoperzy Dolnego Śląska. IV. Macronyssidae, Dermanissidae, Veigaiidae. *Wiadomości Parazytologiczne*. 1978;(24):707–718.
45. Lourenço S., Palmeirim J. Can mite parasitism affect the condition of bat hosts? Implications for the social structure of colonial bats. *Journal of Zoology*. 2007;273(2):161–168. doi: 10.1111/j.1469-7998.2007.00322.x
46. Dick C., Gannon M., Little W., Patrick M. Ectoparasite Associations of Bats from Central Pennsylvania. *Journal of Medical Entomology*. 2003;40(6):813–819. doi: 10.1603/0022-2585-40.6.813
47. Smirnov D.G., Vekhnik V.P., Kurmaeva N.M. et al. Spatial structure of the bat community (Chiroptera: Vespertilionidae), wintering in the artificial dungeons of Samara Luka. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya* = Proceedings of the RAS. Biological series. 2008;(2):243–252. (In Russ.)
48. Smirnov D.G., Vekhnik V.P. Solitary and group organization of individuals in the bat community (Chiroptera: Vespertilionidae) in Samara Luka. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya* = Proceedings of the RAS. Biological series. 2009;(1):88–94. (In Russ.)

#### Информация об авторах / Information about the authors

##### Мария Сергеевна Малявина

магистрант,  
Пензенский государственный  
университет  
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)  
E-mail: mariamalavina3@gmail.com

##### Maria S. Malyavina

Master degree student,  
Penza State University  
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

##### Дмитрий Григорьевич Смирнов

доктор биологических наук,  
профессор кафедры зоологии и экологии,  
Пензенский государственный  
университет  
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)  
E-mail: eptesicus@mail.ru

##### Dmitry G. Smirnov

Doctor of biological sciences,  
professor of the sub-department  
of zoology and ecology,  
Penza State University  
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

**Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов /  
The authors declare no conflicts of interests.**

**Поступила в редакцию / Received 06.05.2024**

**Поступила после рецензирования и доработки / Revised 29.06.2024**

**Принята к публикации / Accepted 10.08.2024**

# ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

## PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF PLANTS

УДК 581.1:581.14:581.144  
doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-7

### Изменение содержания хлорофилла в листьях пшеницы при смене водного режима

Н. С. Таймазова<sup>1</sup>, Г. И. Арнаутова<sup>2</sup>, Ф. П. Цахуева<sup>3</sup>

<sup>1,2,3</sup>Дагестанский государственный аграрный университет  
имени М. М. Джамбулатова, Махачкала, Россия

<sup>1</sup>narisat@bk.ru, <sup>2</sup>arnautova.47@mail.ru, <sup>3</sup>tzahueva.feruza@yandex.ru

**Аннотация.** *Актуальность и цели.* Пигментный состав растений – показатель, определяющий работу фотосинтетического аппарата растений. Количественное содержание фотосинтетических пигментов в течение периода вегетации является динамично меняющимся показателем. Цель исследований состояла в изучении содержания хлорофилла и прочности связи его с белково-липидным комплексом в листьях различных сортов озимой пшеницы в различных условиях влагообеспеченности. *Материалы и методы.* Исследованы сорта озимой мягкой пшеницы, районированных в Республике Дагестан: Гром, Васса, Безостая 1 (контроль). Опыты проводили в двух вариантах: I – выращивание сортов при влажности почвы 80 % ПВ; II – выращивание сортов при влажности почвы 30 % ПВ. *Результаты.* Содержание общего хлорофилла варьировало в условиях недостаточного увлажнения (30 % ПВ) в фазу выхода в трубку от 10,18 (Гром) до 11,44 (Васса) мг/г сухого вещества. Прирост содержания общего хлорофилла в фазы развития в опыте 30 % увлажнения по сравнению с контролем (Безостая 1) составил 3,6 и 4,1 % (Васса). Уровень прочно связанного хлорофилла в листьях сортов в опыте 30 % ПВ составил от 3,78 (Гром) до 10,67 (Васса) мг/г сухого вещества, а в варианте 80 % ПВ, соответственно, от 1,73 (Безостая 1) до 10,35 (Васса) мг/г сухого вещества. Остаточный водный дефицит листьев сортов варьировал в условиях недостаточного увлажнения (30 %) в фазу колошения–цветения от 68,8 % (Гром) до 76,8 % (Васса), а в условиях оптимального увлажнения (80 %) от 69,3 % (Гром) до 75,7 % (Васса). Наиболее устойчивыми к потере влаги были листья у сорта Васса во всех фазах развития растений. Наименее устойчивы листья у сорта Гром. Прирост водоудерживающей способности листьев в опыте недостаточного увлажнения (30 %) по сравнению с контролем (Безостая 1) составил 17,4 % (Васса) в фазу налива зерна. Прирост содержания прочно связанного хлорофилла по сравнению с контролем (Безостая 1) во все фазы показал сорт Васса. Наибольший прирост содержания степени упорядоченной воды в опыте 30 % по сравнению с контролем (Безостая 1) показал сорт Гром в фазу налива зерна (16,1 %), затем сорт Васса (13,8 %). *Выводы.* Сорт Васса

демонстрирует наибольшую устойчивость к недостатку влаги. Листья растений данного сорта, выращенные при 30 % влажности почвы, характеризуются высокой вододерживающей способностью, большим содержанием упорядоченной фракции воды, хорошей способностью противостоять обезвоживанию по сравнению с контролем (Безостая 1) и сортом Гром.

**Ключевые слова:** озимая пшеница, листья, фазы вегетации, содержание, хлорофилл, влажность почвы, водообмен, липидно-белковый комплекс

**Для цитирования:** Таймазова Н. С., Арнаутова Г. И., Цахуева Ф. П. Изменение содержания хлорофилла в листьях пшеницы при смене водного режима // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2024. № 2. С. 93–103. doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-7

## Changes in chlorophyll content in wheat leaves when changing the water regime

N.S. Taymazova<sup>1</sup>, G.I. Arnautova<sup>2</sup>, F.P. Tsakhueva<sup>3</sup>

<sup>1,2</sup>Dagestan State Agrarian University named after M.M. Dzhambulatov, Makhachkala, Russia

<sup>1</sup>narisat@bk.ru, <sup>2</sup>arnautova.47@mail.ru, <sup>3</sup>tzahueva.feruza@yandex.ru

**Abstract.** *Background.* The pigment composition of plants is an indicator that determines the work of the photosynthetic apparatus of plants. The quantitative content of photosynthetic pigments during the growing season is a dynamically changing indicator. The purpose of the research was to study the content of chlorophyll and the strength of its bond with the protein-lipid complex in the leaves of various varieties of winter wheat under various moisture conditions. *Materials and methods.* The varieties of winter soft wheat zoned in the Republic of Dagestan were studied: Grom, Vassa, Bezostaya 1 (control). The experiments were carried out in two variants: I – cultivation of varieties with soil moisture of 80% PV; II – cultivation of varieties with soil moisture of 30% PV. *Results.* The content of total chlorophyll varied under conditions of insufficient moisture (30% PV) in the tube exit phase from 10.18 (Thunder) to 11.44 (Wassa) mg/g of dry matter. The increase in the total chlorophyll content in the developmental phase in the experiment of 30% humidification compared with the control (Non-stop 1) was 3.6% and 4.1% (Vassa). The level of strongly bound chlorophyll in the leaves of varieties in the experiment of 30% PV ranged from 3.78 (Thunder) to 10.67 (Wassa) mg/g of dry matter, and in the 80% PV variant, respectively, from 1.73 (Non-stop 1) to 10.35 (Wassa) mg/g of dry matter. The residual water deficiency of the leaves of the varieties varied under conditions of insufficient moisture (30 %) in the earing-flowering phase from 68.8% (Thunder) to 76.8% (Vassa), and under conditions of optimal moisture (80%) from 69.3% (Thunder) to 75.7% (Vassa). The leaves of the Vassa variety were the most resistant to moisture loss in all phases of plant development. The leaves of the Grom variety are the least stable. The increase in the water retention capacity of leaves in the experience of insufficient moisture (30%) compared with the control (Non-stop 1) was 17.4% (Vassa) in the grain filling phase. The increase in the content of strongly bound chlorophyll compared with the control (Non-stop 1) in all phases was shown by the Vassa variety. The largest increase in the content of the degree of ordered water in the experiment by 30% compared with the control (Non-stop 1) was shown by the Grom variety in the grain filling phase (16.1%), followed by the Vassa variety (13.8%). *Conclusions.* The Vassa variety shows the greatest resistance to lack of moisture. The leaves of plants of this variety, grown at 30% soil moisture, are characterized by a high water retention capacity, a high content of an ordered fraction of water, a good ability to resist dehydration compared with the control (Bezostaya 1) and the Grom variety.

**Keywords:** winter wheat, leaves, vegetation phases, content, chlorophyll, soil moisture, water exchange, lipid-protein complex

**For citation:** Taymazova N.S., Arnautova G.I., Tsakhueva F.P. Changes in chlorophyll content in wheat leaves when changing the water regime. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2024;(2):93–103. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-7

### Введение

Физиолого-биохимические характеристики ассимилирующих органов, определяющих ростовые и репродуктивные процессы, чувствительны к изменениям окружающей среды и используются для ранней диагностики состояния растений. Содержание хлорофиллов и каротиноидов – главных фотоцентров клетки – является одним из биохимических показателей степени адаптации растений к экологическим условиям [1].

Пигментный состав растений – информативный и широко применяемый показатель, определяющий работу фотосинтетического аппарата растений. Загрязняющие вещества атмосферного воздуха могут снизить количество фотосинтезирующих пигментов (хлорофиллов и каротиноидов) и изменить структуру мембран хлоропластов, что отрицательно влияет на фотосинтез [2].

Количественное содержание фотосинтетических пигментов в течение периода вегетации является динамично меняющимся показателем. Абсолютное содержание пигментов и их соотношение у любого вида растения – величина непостоянная. Она может значительно варьировать в зависимости от экологических условий, интенсивности и качества света, структурных особенностей листовой пластинки, антропогенных и других факторов [3].

Таким образом, акцентирование изменений в структуре и функциях фотосинтетического аппарата является ключевым фактором при проведении селекционной работы с растениями. Это позволяет повысить их адаптивные возможности и оптимизировать их потенциал для проведения фотосинтеза и производства органических веществ [4].

Пластиды различных видов растений обладают разной степенью гидрофильности коллоидов. Внешние условия, в частности водной режим почвы, могут существенным образом влиять на коллоидную природу самих пластид, подвергая заметным изменениям содержание воды в них. Содержание хлорофилла положительно коррелирует с количеством прочно связанной воды в листьях. Также важно отметить, что сосущие и водоудерживающие силы листа играют ключевую роль в обеспечении баланса воды и питательных веществ в растении. Таким образом, поддержание оптимального уровня хлорофилла в листьях является важным элементом для нормального развития растения [5]. На основании результатов, полученных в опытах с листьями некоторых древесных растений, допускают, что состояние хлорофилла в листе и воды в живой ткани определяется одними и теми же физиологическими параметрами. Зависимость между содержанием зеленого пигмента и водоудерживающей способностью тканей отражает взаимосвязь воды и высокополимерных компонентов протоплазмы, в комплексе представляющих единую упорядоченную структуру [6].

Хлорофилл, являясь одним из наиболее гидрофильных коллоидов, играет большую роль в водообмене растений. В литературе имеются данные, свидетельствующие о том, что более засухоустойчивые сорта озимой пшеницы характеризуются большей стабильностью пигментной системы при повышенной температуре и недостатке влаги в воздухе и почве [7].

Хорошо известно, что водный дефицит влияет на рост растения, а если он достаточно велик, то может привести растение к гибели. В последние годы физиологические ответы растений на засуху и возможные сопутствующие стрессы исследуются особенно активно [8].

Интенсивность обновления хлорофилла зависит от условий существования растений. Так, например, в опытах с пшеницей было показано, что под влиянием почвенной засухи происходит снижение интенсивности включения радиоактивного углерода из  $C^{14}O_2$  как в хлорофилл *a*, так и в хлорофилл *b* [9].

После окончания процесса зеленения содержание хлорофилла увеличивается до начала цветения, а затем уменьшается. При этом содержание хлорофилла *a* изменяется сильнее, чем хлорофилла *b*, вследствие чего отношение хлорофиллов *a/b* в ходе онтогенеза пшеницы изменяется, достигая максимума в фазе начала цветения [10].

Молекулы хлорофилла склонны к агрегации. Это проявляется в их способности объединяться в более крупные структуры под влиянием различных факторов, таких как температура, наличие липидов и других молекул. Агрегация молекул хлорофилла может привести к изменению их свойств и функций, влияя на процессы фотосинтеза и обмен веществ в растении [11].

Цель исследования – изучение содержания хлорофилла и прочности связи его с белково-липидным комплексом в листьях различных сортов озимой пшеницы в условиях оптимальной и недостаточной влагообеспеченности; изучение водоудерживающей способности листьев исследуемых объектов в условиях оптимальной и недостаточной влагообеспеченности.

### Материалы и методы

Были исследованы три сорта озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum*), районированные в Республике Дагестан: Гром, Васса, Безостая 1 (контроль). Выбор пшеницы в качестве объекта исследований объясняется ее наибольшей значимостью и распространенностью в сельском хозяйстве Республики Дагестан.

Исследования проводились в лабораторно-полевых условиях в период весенне-летней вегетации от фазы выхода в трубку до фазы молочной спелости. На базе опытной станции ВИР Дербентского района, пос. Вавилово был заложен вегетационный опыт в двух вариантах: I вариант – выращивание сортов озимой пшеницы при 80 % влажности почвы от полевой влагоемкости (ПВ); II вариант – выращивание сортов озимой пшеницы при 30 % влажности почвы от полевой влагоемкости (ПВ). Опыты проводились в четырехкратной повторности. Размер делянок составлял 1 м<sup>2</sup>.

Для лабораторных исследований растения срезали ниже второго междоузлия, чтобы предотвратить увядание при транспортировке в лабораторию и ставили в сосуды с водой. Пробу сырых листьев составляли из листовых пластинок 10–15 растений. Брли в определение среднюю часть верхнего, закончившего рост листа без средней жилки.

Для определения содержания хлорофилла в свежих листьях пигмент экстрагировали 96 % этанолом. Оптическую плотность вытяжек определяли спектрофотометрированием на фотоэлектрическом фотометре КФК-3 («ЗОМЗ» г. Сергиев Посад) [12]. Концентрацию общего и прочно связанного хлорофилла рассчитывали по формулам Лихтеналера и Бушман [13].

Состояние водного режима листьев характеризовали общим количеством воды, определяемым путем высушивания образцов до постоянного веса при температуре 105 °С; содержанием свободной воды (перешедшей в раствор), соответствующей количеству оставшейся в клетке воды при применении силы, отнимающей воду в 32 атм. (30 % раствор сахарозы) – по методу Окунцева – Маринчик; водоудерживающей способностью, о которой судили по скорости потери воды образцами за определенный промежуток времени (2 ч) в лабораторных условиях при постоянной температуре 26–27 °С и относительной влажности воздуха 63–64 %. Для определения способности растений выносить обезвоживание использовали эксикаторный метод Генкеля [14].

Статистическую обработку результатов проводили по стандартным биометрическим методикам. Достоверность отличий определяли методом однофакторного дисперсионного анализа в программе MSExcel 2010. Вычисляли величину наименьшей средней разности ( $HCP_{05}$ ) при уровне значимости  $P < 0,05$  [15, 16]. Результаты представлены в виде среднего значения со стандартным отклонением.

Все лабораторные анализы выполнены в лаборатории биотехнологии кафедры ботаники, генетики и селекции Дагестанского государственного аграрного университета имени М. М. Джембулатова.

### Результаты и обсуждение

Изменения в пигментной системе растений наблюдались в разные периоды развития растений.

Некоторые исследователи [17–19] отмечали повышение содержания хлорофилла в фазу цветения у однолетних растений. В фазу колошения-цветения возрастание концентрации хлорофилла в листьях не наблюдали. Но было отмечено постепенное снижение содержания зеленого пигмента в листьях озимой пшеницы в течение весенне-летнего периода вегетации [7, 20].

Подобные закономерности в динамике накопления хлорофилла были обнаружены нами в анализе данных вегетационного опыта (табл. 1).

Таблица 1

Содержание общего и прочно связанного хлорофилла в листьях озимой пшеницы в зависимости от условий водоснабжения, в мг/г сухого вещества

Сорта	Влажность почвы (в % от ПВ)	Фазы развития растений					
		Выход в трубку		Колошение-цветение		Молочная спелость	
		Общий	Прочно связанный	Общий	Прочно связанный	Общий	Прочно связанный
<i>M ± m</i>							
Безостая 1 (контроль)	80	10,61 ± 0,33	9,80 ± 0,30	4,15 ± 0,13	3,60 ± 0,11	2,29 ± 0,07	1,73 ± 0,05
	30	11,04 ± 0,35	10,60 ± 0,25	6,45 ± 0,20	5,54 ± 0,17	5,11 ± 0,37	4,98 ± 0,15
Гром	80	8,85 ± 0,27	8,25 ± 0,29	3,74 ± 0,11	3,21 ± 0,10	2,75 ± 0,08	2,19 ± 0,07
	30	10,18 ± 0,31	9,47 ± 0,32	4,72 ± 0,14	4,28 ± 0,13	4,10 ± 0,12	3,78 ± 0,11
Васса	80	10,82 ± 0,34	10,35 ± 0,33	5,15 ± 0,16	4,28 ± 0,13	3,01 ± 0,09	2,50 ± 0,07
	30	11,44 ± 0,36	10,67 ± 0,29	6,51 ± 0,20	5,65 ± 0,17	5,32 ± 0,16	4,99 ± 0,15

Содержание общего хлорофилла в условиях недостаточного увлажнения (30 %) в фазу выхода в трубку составляло у сорта Гром 10,18 мг/г, у сорта Васса –

11,44 мг/г сухого вещества. По мере перехода в фазу налива зерна эти показатели уменьшались 4,10 и 5,32 мг/г соответственно. Превышение содержания общего хлорофилла в опыте 30 % ПВ по сравнению с контролем (сорт Безостая 1) в эти фазы развития составил 3,6 и 4,1 % (сорт Васса). Однако у сорта Гром в эти же фазы содержание общего хлорофилла было ниже по сравнению с контролем на 7,8 и 19,8 %.

Как показывают данные табл. 1, количество прочно связанного хлорофилла в листьях уменьшается с их возрастом. На стадии выхода в трубку уровень прочно связанного хлорофилла в листьях всех сортов был выше, чем на более поздних стадиях развития. В варианте опыта 30 % ПВ содержание связанного хлорофилла составило минимально 3,78 (сорт Гром) и максимально 10,67 (сорт Васса) мг/г сухого вещества, а в варианте 80 % ПВ – 1,73 (сорт Безостая 1) и 10,35 (сорт Васса) мг/г сухого вещества соответственно.

Наименьшее содержание прочно связанного хлорофилла в фазу выхода в трубку (30 % ПВ) по сравнению с оптимальными условиями (80 % ПВ) зафиксировано у сорта Гром (7,8 %). Было обнаружено, что содержание общего хлорофилла уменьшается к концу вегетации растений вместе со снижением степени оводненности листьев. В литературе имеются данные [5, 21–23] выявляющие связь между накоплением хлорофилла и изменением содержания общей воды в тканях листа в процессе старения растительного организма. В наших исследованиях мы также обнаружили, что содержание общего хлорофилла уменьшается к концу вегетации растений на фоне снижения степени оводненности листьев (табл. 2).

Таблица 2

## Содержание воды в листьях озимой пшеницы (% от сырого веса листа)

Сорта	Влажность почвы (в % от ПВ)	Фазы развития растений					
		Выход в трубку		Колошение – цветение		Молочная спелость	
		Общая	Свободная	Общая	Свободная	Общая	Свободная
<i>M ± m</i>							
Безостая 1 (контроль)	80	77,8 ± 2,4	57,4 ± 1,7	74,9 ± 2,4	52,3 ± 1,8	73,8 ± 2,2	51,4 ± 1,7
	30	76,5 ± 2,3	57,6 ± 1,7	71,0 ± 2,3	50,4 ± 1,8	71,9 ± 2,4	54,6 ± 1,9
Гром	80	72,6 ± 2,3	56,4 ± 1,8	69,3 ± 2,4	54,8 ± 1,9	67,1 ± 2,4	55,2 ± 1,8
	30	70,7 ± 2,2	58,7 ± 1,9	68,8 ± 2,4	58,3 ± 2,0	65,7 ± 2,0	57,9 ± 2,0
Васса	80	79,5 ± 2,4	63,8 ± 1,8	75,7 ± 2,5	55,4 ± 1,7	75,6 ± 2,5	64,0 ± 2,2
	30	78,5 ± 2,5	69,6 ± 2,0	76,8 ± 2,4	64,4 ± 2,0	74,0 ± 2,4	63,2 ± 2,2

Остаточный водный дефицит листьев сортов озимой пшеницы варьировал у испытываемых сортов в условиях недостаточного увлажнения (30 %) в фазу колошения–цветения от 68,8 % (Гром) до 76,8 % (Васса), а в условиях оптимального увлажнения (80 %) от 69,3 % (Гром) до 75,7 % (Васса).

В процессе усиления засухи в фазе молочной спелости зерна минимальное увеличение водного дефицита в условиях недостаточного увлажнения (30 %) по сравнению с оптимальными условиями (80 %) зафиксировано у сорта Гром (0,5 %).

С возрастом растений в их листьях уменьшается содержание свободной воды. Изменения в количестве свободной воды в растительных тканях тесно связаны с изменениями водоудерживающей способности (табл. 3).

Таблица 3

Водоудерживающая способность листьев сортов озимой пшеницы  
(% от сырого веса листа на начало опыта)

Сорта	Влажность почвы (в % от ПВ)	Фазы развития растений		
		Выход в трубку	Колошение – цветение	Налив зерна
<i>M ± m</i>				
Безостая 1 (контроль)	80	19,8 ± 0,59	21,7 ± 0,33	27,3 ± 0,71
	30	13,5 ± 0,21	19,6 ± 0,33	26,2 ± 0,72
Гром	80	19,6 ± 0,72	16,9 ± 0,27	21,6 ± 0,33
	30	5,1 ± 0,15	13,6 ± 0,21	16,1 ± 0,27
Васса	80	23,6 ± 0,71	32,9 ± 0,98	28,8 ± 0,82
	30	11,5 ± 0,18	20,5 ± 0,33	27,0 ± 1,4

Наиболее устойчивыми к потере влаги были листья у сорта Васса во всех фазах развития растений. При 80 % ПВ потери составили: в фазу выхода в трубку – 23,6 %, в фазу колошения–цветения – 32,9 %, в фазу налива зерна – 28,8 %, а при 30 % ПВ – 11,5; 20,5; 27,0 %. Наименее устойчивы к обезвоживанию листья у сорта Гром (при 80 % ПВ – 16,9 %, при 30 % ПВ – 5,1 %).

Максимальная водоудерживающая способность листьев по сравнению с контролем (Безостая 1) была выявлена в опыте недостаточного увлажнения (30 %) у сорта Васса (17,4 %) в фазу налива зерна, а наименьшая – у сорта Гром в фазу выхода в трубку (2,5 %).

Влияние условий влагообеспеченности отчетливо обнаруживается при сопоставлении данных по изменению прочности связи зеленого пигмента в хлорофилл-белково-липидном комплексе листьев с результатами изменений степени упорядочения воды в тканях при выращивании растений на разных условиях влажности. Взаимосвязь между изменением водоудерживающих сил и содержание прочно связанного хлорофилла в листьях показаны в табл. 4 и 5.

Таблица 4

Прочность связи хлорофилла с белками и липидами  
в зависимости от условий водоснабжения (% прочно связанного  
хлорофилла от общего количества хлорофилла)

Сорта	Влажность почвы в % от ПВ	Фазы развития растений		
		Выход в трубку	Колошение – цветение	Налив зерна
Безостая 1 (контроль)	80	90,7	82,3	82,4
Гром	80	92,2	87,7	84,4
Васса	80	94,5	84,3	86,1
<b>НСР<sub>05</sub></b>	–	3,72	11,3	3,78
Безостая 1 (контроль)	30	90,9	86,9	86,5
Гром	30	91,8	91,2	92,4
Васса	30	95,4	83,4	92,5
<b>НСР<sub>05</sub></b>	-	3,77	3,75	3,80

Так, у растений, растущих при 30 % ПВ влажности почвы, повышается степень упорядочения воды в тканях, одновременно возрастает и прочность связи хлорофилла с белками и липидами.

По сравнению с контролем (Безостая 1) прирост содержания прочно связанного хлорофилла составил: в фазу выхода в трубку 0,9 % (Гром) и 4,9 % (Васса); в фазу колошения–цветения 3,7 % (Гром) и 7,4 % (Васса); в фазу налива зерна 5,2 % (Гром) и 6,9 % (Васса).

Таблица 5

Изменение степени упорядоченности воды в листьях в зависимости от условий водоснабжения ( % свободной воды от общего ее количества)

Сорта	Влажность почвы в % от ПВ	Фазы развития растений		
		Выход в трубку	Колошение – цветение	Налив зерна
Безостая 1 (контроль)	80	73,7	69,8	69,4
Гром	80	77,7	79,1	82,3
Васса	80	80,3	73,2	84,7
НСР <sub>05</sub>	–	2,54	3,90	3,75
Безостая 1 (контроль)	30	75,3	70,2	75,9
Гром	30	83,7	84,7	88,1
Васса	30	88,7	85,9	85,4
НСР <sub>05</sub>	–	2,33	11,2	3,77

По сравнению с контролем (Безостая 1) наибольшую степень упорядочения воды в опыте 30 % ПВ показал сорт Гром в фазу налива зерна (16,1 %), затем сорт Васса (13,8 %). Контрольный сорт в этих условиях увлажнения демонстрирует низкую способность к повышению прочности связи хлорофилла с липидно-белковым комплексом.

Сорта Васса и Гром проявляют значительную способность к упорядочению воды в условиях обезвоживания.

### Заключение

На основании результатов исследований можно сделать следующие выводы. По мере старения растений наблюдается снижение общего содержания зеленых пигментов и прочности их взаимодействия с белками и липидами. Одновременно уменьшается степень оводненности листьев, степень упорядочения воды в тканях и водоудерживающая способность.

Сорт Васса демонстрирует наилучшую устойчивость к недостатку влаги. Листья растений данного сорта, выращенные при 30 % влажности почвы, характеризуются высокой водоудерживающей способностью, высоким содержанием упорядоченной фракции воды, хорошей способностью противостоять обезвоживанию по сравнению с контролем (Безостая 1) и сортом Гром.

### Список литературы

1. Чупахина Г. Н., Масленников П. В., Скрыпник Л. Н., Бессережнова М. И. Реакция пигментной и антиоксидантной систем растений на загрязнение окружающей среды выбросами автотранспорта // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 2 (18). С. 171–185. doi: 2311-2077
2. Николаевский В. С. Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск : Наука, 1979. 280 с.

3. Воскресенская О. Л. Влияние ультрафиолетовой радиации и параметров микроклимата на содержание пигментов в листьях березы повислой, произрастающей в условиях города // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о земле. 2014. № 3. С. 39–45. doi: 2412-9518
4. Кумаков В. А. Анализ фотосинтетической деятельности растений и физиологическое обоснование модели сорта // Фотосинтез и продукционный процесс. М. : Наука, 1988. С. 247–251.
5. Гончарова Э. А. Водный статус культурных растений и его диагностика. СПб. : ВИР, 2005. 112 с.
6. Кушниренко М. Д., Медведева Т. Н. Роль зеленых пластид в упорядочении воды в листьях растений различной устойчивости к засухе // Водный режим культурных растений. Кишинев, 1980. С. 38–51.
7. Гриценко В. Б. Озимая пшеница в засушливых условиях юга России // Известия СПб ГАУ. 2015. № 39. С. 17–20. doi: 2078-1318
8. Самофалова Н. Е., Иличкина Н. П., Авраменко М. А. [и др.]. Коммерческие сорта озимой твердой пшеницы и особенности их семеноводства // Зерновое хозяйство России. 2016. № 6. С. 42–47. doi: 2079-8725
9. Тарчевский И. А. Фотосинтез и засуха. Казань, 1964.
10. Новиков В. А., Витковская В. В. Проблемы фотосинтеза. М. : АН СССР, 1949.
11. Годнев Т. Н. Хлорофилл, его строение и функции. Минск, 1963. 155 с.
12. Гавриленко В. Ф., Ладыгин М. Е., Хандобина М. М. Большой практикум по физиологии растений. М. : Высш. шк., 1975. 392 с.
13. Lichtenthaler H. K., Buschmann Chlorophylls and Cara tenoides: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy // Current Protocols in Food Analytical. Wily@Sons, 2001.
14. Генкель П. А. Диагностика засухоустойчивости культурных растений и способы ее повышения. М. : Изд-во АН СССР, 1956.
15. Лакин Г. Ф. Биометрия. М. : Высш. шк., 1990. 325 с.
16. Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Ленинград : ЛГУ, 1984. 288 с.
17. Алиев Д. А., Азизов И. В., Казбекова Э. Г. Фотосинтетическая способность и развитие хлоропластов в онтогенезе пшеницы. Баку : Элм, 1988. 116 с.
18. Паршина З. С., Паршина Г. Н. Пигменты и фотохимическая активность хлоропластов озимой пшеницы. Алма-Ата : Наука, 1983. 140 с.
19. Моргун В. В., Швартау В. В., Киризий Д. А. Физиологические основы формирования высокой продуктивности зерновых злаков // Физиология и биохимия культурных растений. 2020. Т. 42, № 5. С. 371–392. doi: 0522-9310
20. Федулов Ф. П. Влияние условий агротехники на содержание фотосинтетических пигментов в листьях озимой пшеницы // Технология возделывания основных полевых культур в современном земледелии : сб. науч. тр. КубГАУ. Краснодар. 1999. Вып. 372 (400). С. 40–46.
21. Войновская К. К., Дарканбаева Г. Т., Майчекина Р. М., Кошанова К. Ш. Хлорофилл фотосинтезирующих органов пшеницы в связи с их продуктивностью на юго-востоке Казахстана // Фотосинтез и продуктивность растений. Калининград, 1987. С. 72–80.
22. Тарчевский И. А., Андрианова Ю. Е. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы // Физиология растений. 1980. Т. 27, вып. 2. С. 341–348. doi: 0015-3303
23. Щипак Г. В., Недоступов Р. А., Щипак В. Г. Селекция озимой пшеницы на повышение адаптивного потенциала и урожайность // Вавилонский журнал генетики и селекции. 2012. № 16. С. 455–463. doi: 2500-3259

### References

1. Chupakhina G.N., Maslennikov P.V., Skrypnik L.N., Besserezhnova M.I. Reaction of pigment and antioxidant systems of plants to environmental pollution by vehicle

- emissions. *Vestnik Tomskogo gosuniversiteta. Biologiya* = Bulletin of Tomsk State University. Biology. 2012;(2):171–185. (In Russ.). doi: 2311-2077
2. Nikolaevskiy V.S. *Biologicheskie osnovy gazoustoychivosti rasteniy* = Biological bases of gas resistance of plants. Novosibirsk: Nauka, 1979:280. (In Russ.)
  3. Voskresenskaya O.L. The influence of ultraviolet radiation and microclimate parameters on the pigment content in the leaves of silver birch growing in urban conditions. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Biologiya. Nauki o zemle* = Bulletin of Udmurt University. Biology. Sciences on the Earth. 2014;(3):39–45. (In Russ.). doi: 2412-9518
  4. Kumakov V.A. Analysis of photosynthetic activity of plants and physiological justification of the variety model. *Fotosintez i produktsionnyy protsess* = Photosynthesis and the production process. Moscow: Nauka, 1988:247–251. (In Russ.)
  5. Goncharova E.A. *Vodnyy status kul'turnykh rasteniy i ego diagnostika* = Water status of cultivated plants and its diagnostics. Saint Petersburg: VIR, 2005:112. (In Russ.)
  6. Kushnirenko M.D., Medvedeva T.N. The role of green plastids in water regulation in leaves of plants with different drought tolerance. *Vodnyy rezhim kul'turnykh rasteniy* = Water regime of cultivated plants. Kishinev, 1980:38–51. (In Russ.)
  7. Gritsenko V.B. Winter wheat in arid conditions of southern Russia. *Izvestiya SPb GAU* = Proceedings of Saint-Petersburg SAU. 2015;(39):17–20. (In Russ.). doi: 2078-1318
  8. Samofalova N.E., Ilichkina N.P., Avramenko M.A. et al. Commercial varieties of winter hard wheat and their seed production features. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* = Grain farming in Russia. 2016;(6):42–47. (In Russ.). doi: 2079-8725
  9. Tarchevskiy I.A. *Fotosintez i zasukha* = . Kazan, 1964. (In Russ.)
  10. Novikov V.A., Vitkovskaya V.V. *Problemy fotosinteza* = Issues of photosynthesis. Moscow: AN SSSR, 1949. (In Russ.)
  11. Godnev T.N. *Khlorofill, ego stroenie i funktsii* = Chlorophyll, its structure and functions. Minsk, 1963:155. (In Russ.)
  12. Gavrilenko V.F., Ladygin M.E., Khandobina M.M. *Bol'shoy praktikum po fiziologii rasteniy* = Large practical course on plant physiology. Moscow: Vyssh. shk., 1975:392. (In Russ.)
  13. Lichtenthaler H.K., Buschmann Chlorophylls and Cara tenoides: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical. Wiley@Sons*, 2001.
  14. Genkel' P.A. *Diagnostika zasukhoustoychivosti kul'turnykh rasteniy i sposoby ee povysheniya* = Diagnostics of drought resistance of cultivated plants and methods of its improvement. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1956. (In Russ.)
  15. Lakin G.F. *Biometriya* = Biometrics. Moscow: Vyssh. shk., 1990:325. (In Russ.)
  16. Shmidt V.M. *Matematicheskie metody v botanike* = Mathematical methods in botany. Leningrad: LGU, 1984:288. (In Russ.)
  17. Aliev D.A., Azizov I.V., Kazbekova E.G. *Fotosinteticheskaya sposobnost' i razvitiye khloroplastov v ontogeneze pshenitsy* = Photosynthetic capacity and development of chloroplasts in wheat ontogenesis. Baku: Elm, 1988:116. (In Russ.)
  18. Parshina Z.S., Parshina G.N. *Pigmenty i fotokhimicheskaya aktivnost' khloroplastov ozimoy pshenitsy* = Pigments and photochemical activity of winter wheat chloroplasts. Alma-Ata: Nauka, 1983:140. (In Russ.)
  19. Morgun V.V., Shvartau V.V., Kiriziy D.A. Physiological bases for the formation of high productivity of cereal grains. *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rasteniy* = Physiology and biochemistry of cultivated plants. 2020;42(5):371–392. (In Russ.). doi: 0522-9310
  20. Fedulov F.P. The influence of agricultural conditions on the content of photosynthetic pigments in winter wheat leaves. *Tekhnologiya vozdeliyvaniya osnovnykh polevykh kul'tur v sovremennom zemledelii: sb. nauch. tr. KubGAU* = Technology of cultivation of the main field crops in modern agriculture: proceedings of Kuban SAU. Krasnodar, 1999;372(400):40–46. (In Russ.)

21. Voynovskaya K.K., Darkanbaeva G.T., Maychekina R.M., Koshanova K.Sh. Chlorophyll of photosynthetic organs of wheat in relation to their productivity in the South-East of Kazakhstan. *Fotosintez i produktivnost' rasteniy* = Photosynthesis and plant productivity. Kaliningrad, 1987:72–80. (In Russ.)
22. Tarchevskiy I.A., Andrianova Yu.E. Pigment content as an indicator of the development power of the photosynthetic apparatus in wheat. *Fiziologiya rasteniy* = Plant Physiology. 1980;27(2):341–348. (In Russ.). doi: 0015-3303
23. Shchipak G.V., Nedostupov R.A., Shchipak V.G. Breeding of winter wheat to increase adaptive potential and productivity. *Vavilonskiy zhurnal genetiki i selektsii* = Babylonian journal of genetics and breeding. 2012;(16):455–463. (In Russ.). doi: 2500-3259

### **Информация об авторах / Information about the authors**

#### **Нарисат Салавовна Таймазова**

кандидат сельскохозяйственных наук,  
доцент, доцент кафедры ботаники,  
генетики и селекции,  
Дагестанский государственный  
аграрный университет  
имени М. М. Джамбулатова  
(Россия, Республика Дагестан,  
г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 180)  
E-mail: narisat@bk.ru

#### **Narisat S. Taymazova**

Candidate of agricultural sciences,  
associate professor, associate professor  
of the sub-department of botany,  
genetics and breeding,  
Dagestan State Agrarian University  
named after M.M. Dzhambulatov  
(180 M. Gadzhiyeva street, Makhachkala,  
Republic of Dagestan, Russia)

#### **Галина Ивановна Арнаутова**

кандидат биологических наук, доцент,  
доцент кафедры ботаники, генетики  
и селекции,  
Дагестанский государственный  
аграрный университет  
имени М. М. Джамбулатова  
(Россия, Республика Дагестан,  
г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 180)  
E-mail: arnautova.47@mail.ru

#### **Galina I. Arnautova**

Candidate of biological sciences,  
associate professor, associate professor  
of the sub-department of botany,  
genetics and breeding,  
Dagestan State Agrarian University  
named after M.M. Dzhambulatov  
(180 M. Gadzhiyeva street, Makhachkala,  
Republic of Dagestan, Russia)

#### **Феруза Пиралиевна Цахуева**

кандидат биологических наук, доцент,  
доцент кафедры ботаники, генетики  
и селекции,  
Дагестанский государственный  
аграрный университет  
имени М. М. Джамбулатова  
(Россия, Республика Дагестан,  
г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 180)  
E-mail: tzahueva.feruza@yandex.ru

#### **Feruza P. Tsakhueva**

Candidate of biological sciences,  
associate professor, associate professor  
of the sub-department of botany,  
genetics and breeding,  
Dagestan State Agrarian University  
named after M.M. Dzhambulatov  
(180 M. Gadzhiyeva street, Makhachkala,  
Republic of Dagestan, Russia)

**Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов /**

**The authors declare no conflicts of interests.**

**Поступила в редакцию / Received 28.03.2024**

**Поступила после рецензирования и доработки / Revised 13.05.2024**

**Принята к публикации / Accepted 29.06.2024**

УДК 581.132: 576.311.348.7: 547.56  
doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-8

## Влияние структурного состояния тубулинового цитоскелета на показатели флуоресценции хлорофилла и содержание ауксинов у *Solanum tuberosum*

И. Ю. Макеева<sup>1</sup>, Т. И. Пузина<sup>2</sup>

<sup>1,2</sup>Орловский государственный университет имени И. С. Тургенева, Орел, Россия

<sup>1</sup>makeevainna@inbox.ru, <sup>2</sup>tipuzina@gmail.com

**Аннотация.** *Актуальность и цели.* Сведения о зависимости световых реакций фотосинтеза от структурного состояния элементов цитоскелета крайне ограничены. При этом известно, что цитоскелет с мембранами образует цитоскелет-мембранный комплекс, нарушение которого должно сказаться на протекании мембранных процессов, которые находятся над гормональным контролем. Представляет интерес изучение действия антиоксидантов на физиологические процессы в условиях деструкции цитоскелета. Среди антиоксидантов особое внимание исследователи уделяют фенольным соединениям. Однако сведения о их влиянии на показатели флуоресценции хлорофилла в условиях деструкции микротрубочек в литературе отсутствуют. Целью работы было исследование начальной и максимальной флуоресценции хлорофилла, нефотохимического тушения флуоресценции и квантовой эффективности ФСII, а также содержания ауксинов у растений *Solanum tuberosum* с целостным и деструктурированным оризалином тубулиновым цитоскелетом. Одновременно изучали действие антиоксиданта кофейной кислоты на флуоресценцию хлорофилла при деструкции микротрубочек. *Материалы и методы.* Объектом исследования служили растения картофеля (*Solanum tuberosum* L.) сорта Жуковский ранний, выращенные в почвенной культуре. Деструкцию тубулинового цитоскелета проводили через 15 суток после появления всходов путем опрыскивания растений 15 мкМ раствором оризалина. Кофейной кислотой в концентрации 0,1 мМ опрыскивали растения после обработки оризалином. Регистрацию показателей флуоресценции хлорофилла листьев у интактных растений проводили с использованием портативного флуориметра MINI-PAM. Перед измерением листья были адаптированы к темноте. Содержание ауксинов определяли методом твердофазного иммуноферментного анализа. В качестве стандартного раствора брали индолилуксусную кислоту (ИУК). Математическая обработка данных осуществлялась с помощью приложения CXSTAT к компьютерной программе Excel. *Результаты.* Исследования выявили увеличение на 22 % показателя энергетических потерь в антенне и от антенны к реакционному центру ФСII ( $F_0$ ) под влиянием оризалина, а также в 1,5 раза фотохимического тушения флуоресценции ( $NPQ$ ). При этом обнаружено уменьшение на 20 % восстановления пластохинона в реакционном центре ФСII ( $F_m$ ) и на 40 % – потенциальной квантовой эффективности ( $F_v/F_m$ ). Показано снижение содержания ИУК (почти в 3 раза) при фармакологическом разрушении микротрубочек оризалином. Кофейная кислота уменьшала негативное действие оризалина на показатели флуоресценции хлорофилла и содержание ауксинов. Нарушение структурного состояния микротрубочек снижало инициацию клубнеобразования и продуктивность растений картофеля. Кофейная кислота снимала данный эффект оризалина. *Выводы.* Выявлена зависимость показателей флуоресценции хлорофилла *Solanum tuberosum* от структурного состояния тубулинового цитоскелета на фоне изменения содержания фитогормонов ауксинов. Показано протекторное действие антиоксиданта кофейной кислоты на работу

фотосинтетического аппарата у растений с нарушенным тубулиновым цитоскелетом на фоне изменения содержания ауксинов.

**Ключевые слова:** тубулиновый цитоскелет, оризалин, флуоресценция хлорофилла, ауксины, кофейная кислота

**Для цитирования:** Makeeva I. Yu., Puzina T. I. Влияние структурного состояния тубулинового цитоскелета на показатели флуоресценции хлорофилла и содержание ауксинов у *Solanum tuberosum* // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2024. № 2. С. 104–116. doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-8

## **The impact of the structural state of the tubulin cytoskeleton on chlorophyll fluorescence indicators and auxin content in *Solanum tuberosum***

**I.Yu. Makeeva<sup>1</sup>, T.I. Puzina<sup>2</sup>**

<sup>1,2</sup>Orel State University named after I.S. Turgenev, Orel, Russia

<sup>1</sup>makeevainna@inbox.ru, <sup>2</sup>tipuzina@gmail.com

**Abstract. Background.** Information on the dependence of light reactions of photosynthesis on the structural state of cytoskeletal elements is extremely limited. It is known that the cytoskeleton with membranes forms a cytoskeleton-membrane complex, the disruption of which should affect the course of membrane processes that are under hormonal control. It is of interest to study the effect of antioxidants on physiological processes under conditions of cytoskeleton destruction. Among antioxidants, researchers pay special attention to phenolic compounds. However, there is no information in the literature about their effect on chlorophyll fluorescence under conditions of microtubule destruction. The purpose of the work was to study the initial and maximum fluorescence of chlorophyll, non-photochemical quenching of fluorescence and quantum efficiency of PS II, as well as the auxin content in *Solanum tuberosum* plants with an intact and oryzalin-destroyed tubulin cytoskeleton. At the same time, the effect of the antioxidant caffeic acid on chlorophyll fluorescence during the destruction of microtubules was studied. **Materials and methods.** The object of the study was potato plants (*Solanum tuberosum* L.) variety Zhukovsky early, grown in soil culture. Destruction of the tubulin cytoskeleton was carried out 15 days after emergence by spraying the plants with a 15  $\mu\text{M}$  oryzalin solution. Caffeic acid at a concentration of 0.1 mM was sprayed on plants after treatment with oryzalin. Registration of leaf chlorophyll fluorescence in intact plants was carried out using a MINI-PAM portable fluorimeter. Before measurements, the leaves were dark adapted. Auxin content was determined by enzyme-linked immunosorbent assay. Indolylacetic acid (IAA) was taken as a standard solution. Mathematical data processing was carried out using the CXSTAT application to the Excel computer program. **Results.** Studies have revealed a 22 % increase in energy losses in the antenna and from the antenna to the PSII reaction center ( $F_0$ ) under the influence of oryzalin, as well as a 1.5-fold increase in photochemical fluorescence quenching ( $NPQ$ ). In this case, a 20 % decrease in the reduction of plastoquinone in the reaction center of PS II ( $F_m$ ) and a 40 % decrease in the potential quantum efficiency ( $F_v/F_m$ ) were detected. A decrease in IAA content (almost 3 times) was shown during pharmacological destruction of microtubules by oryzalin. Caffeic acid reduced the negative effect of oryzalin on chlorophyll fluorescence and auxin content. Disruption of the structural state of microtubules reduced the initiation of tuberization and the productivity of potato plants. Caffeic acid removed this effect of oryzalin. **Conclusions.** The dependence of *Solanum tuberosum* chlorophyll fluorescence indicators on the structural state of the tubulin cytoskeleton was revealed against the background of changes in the content of phytohormones auxins. The protective effect of the antioxidant caffeic acid on the functioning of the photosynthetic apparatus in plants with a disturbed tubulin cytoskeleton

against the background of changes in auxin content has been shown. let-membrane continuum, and with the content of auxins.

**Keywords:** tubulin cytoskeleton, oryzalin, chlorophyll fluorescence, auxins, caffeic acid

**For citation:** Makeeva I.Yu., Puzina T.I. The impact of the structural state of the tubulin cytoskeleton on chlorophyll fluorescence indicators and auxin content in *Solanum tuberosum*. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2024;(2):104–116. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-8

## Введение

В настоящее время о фотофизических реакциях фотосинтеза все чаще судят по показателям флуоресценции хлорофилла [1–4]. Данный метод позволяет оценить функциональное состояние фотосинтетического аппарата растений [5]. Флуоресценцию хлорофилла используют так же, как показатель экологического стресса [6] и для оценки устойчивости растений к неблагоприятным воздействиям [7].

Сведения о зависимости световых реакций фотосинтеза от структурного состояния элементов цитоскелета крайне ограничены [8]. Между тем известно, что цитоскелет с мембранами образует континуум, нарушение которого в результате действия деструктурирующих агентов приводит к изменению гормонально контролируемых мембранных процессов. Было показано, что такое нарушение континуума приводит к изменению трансмембранного потока воды через аквапорины, «расшатыванию» рецепторной системы плазмалеммы, а также вызывает уменьшение скорости реакции Хилла и интенсивности процесса нециклического фотофосфорилирования [9–11]. Многие мембранные процессы регулируются, прежде всего, ауксинами. Однако сведения о влиянии изменения структурного состояния цитоскелета на содержание фитогормонов ауксинов в литературе отсутствуют.

Нарушение полимеризации и деполимеризации цитоскелетных структур с помощью специфических веществ многие авторы считают фармакологическим стрессом [9, 10]. В этой связи представляет интерес изучение действия антиоксидантов на физиолого-биохимические процессы при деструкции цитоскелета. Среди антиоксидантов особое внимание исследователи уделяют фенольным соединениям и прежде всего флавоноидам [12, 13]. Антиоксидантные функции других представителей фенолов изучены в меньшей степени. Это касается фенилпропаноидов, в состав которых входят гидроксикоричные кислоты [14]. Представителем данной группы является кофейная кислота. Лишь в единичных работах, проведенных на растениях сои в условиях солевого стресса [15] и огурца при гипотермии [16], показано ее участие в регуляции активности антиоксидантных ферментов и реакций перекисного окисления липидов. Наши предыдущие исследования также показали антиоксидантные свойства кофейной кислоты в экспериментах с картофелем (*Solanum tuberosum* L.) [17].

Исследования по влиянию антиоксидантов, в том числе и фенольных, на флуоресценцию хлорофилла немногочисленны [18, 19]. Лишь в работе Jańczak-Pieniążek с соавторами [20] показано влияние кверцетина – представителя флавоноидов – на такие показатели флуоресценции, как  $F_v/F_m$  и  $F_v/F_0$  у проростков пшеницы в оптимальных условиях. Данные о действии кофейной кислоты на процесс флуоресценции как в оптимальных, так и в стрессовых условиях среды в литературе отсутствуют.

Целью работы было исследование изменений показателей флуоресценции хлорофилла и содержания ауксинов у картофеля (*Solanum tuberosum*) при целостном и деструктурированном в эксперименте тубулиновом цитоскелете, а также при действии кофейной кислоты в условиях деструкции микротрубочек.

### Материалы и методы

В качестве объекта исследования использовали растения картофеля (*Solanum tuberosum* L.) сорта Жуковский ранний ФБГНУ «ФИЦ картофеля имени А. Г. Лорха» (Коренево, Россия). Растения выращивали в почвенной культуре в условиях вегетационного домика на агробиостанции Орловского государственного университета имени И. С. Тургенева. Для почвенной культуры использовали серую лесную среднесуглинистую почву. В сосуде с 10 кг почвы выращивали одно растение и поддерживали влажность почвы на уровне 60 % от полной влагоемкости. В период закладки опытов в почву вносили оптимальные количества азота, фосфора и калия (230, 70, 310 мг на кг почвы соответственно).

Деструкцию тубулинового цитоскелета проводили через 15 суток после появления всходов путем двукратного опрыскивания растений (с интервалом в 6 часов) 15 мкМ раствором оризалина («Serva», Германия). Оризалин – гербицид динитроанилинового ряда, является деполимеризатором микротрубочек [21]. Кофейной кислотой («Sigma», США) в концентрации 0,1 мМ опрыскивали растения через 5 ч после обработки оризалином (вариант оризалин+кофейная кислота). Контрольные растения опрыскивали водой.

Для аналитических процедур отбирали листья растений срединной формации через 7 сут после обработки оризалином и кофейной кислотой. Количество клубней в кусте и продуктивность растений учитывали в конце вегетации.

Регистрацию показателей флуоресценции хлорофилла листьев седьмого яруса у интактных растений проводили по стандартной методике [22] с использованием портативного флуориметра MINI-PAM («Walz», Германия). Перед измерением листья были адаптированы к темноте.

Ауксины экстрагировали 80 % этанолом из зафиксированных жидким азотом листьев седьмого яруса. Содержание индолилуксусной кислоты (ИУК) определяли методом твердофазного иммуноферментного анализа [23]. После сорбирования белкового конъюгата гормона в лунки полистиролового планшета вносили сыворотку с антителами к гормону, а затем раствор стандартного гормона или экспериментальный образец. Количество антител, специфически связанных с белковым конъюгатом гормона, определяли с помощью бараньих антител против иммуноглобулинов кролика, меченых пероксидазой. Для определения активности связавшейся пероксидазы использовали ортофенилендиамин. Интенсивность хроматофорного ответа определяли на микрофотометре Dombi plate (Латвия) при длине волны 492 нм. Для аналитических процедур использовали отечественные реактивы фирмы «Уралинвест» (Россия). В качестве стандартного раствора брали ИУК («Serva», Германия).

На рисунках представлены средние арифметические из пяти биологических повторностей и их стандартные ошибки. Аналитическая повторность трехкратная. Математическая обработка данных осуществлялась с помощью приложения CXSTAT к компьютерной программе Excel. Достоверность результатов оценивали с помощью критерия Стьюдента, считая достоверными различия при уровне значимости  $p \leq 0,05$ .

## Результаты и обсуждение

Флуоресценция хлорофилла *a* является мерой энергии поглощенных квантов света, которые не использованы в процессе фотосинтеза. Определение исходного уровня флуоресценции ( $F_0$ ) – индикатора энергетических потерь при передаче энергии возбуждения в антенне и от антенны к реакционному центру ФСII показало его увеличение на 22 % в варианте с разрушенными микротрубочками (рис. 1,а). В этих условиях кофейная кислота несколько сдерживала данный процесс (вариант оризалин+кофейная кислота). А именно, наблюдалось снижение энергетических потерь на 15 % по сравнению с воздействием оризалина. Увеличение  $F_0$  в стрессовых условиях показано в ряде работ, в частности, при солевом стрессе [24], гипертермии [25]. Данный эффект авторы связывают как с повреждением тилакоидов, так и диссипацией энергии в светособирающем комплексе ФСII.

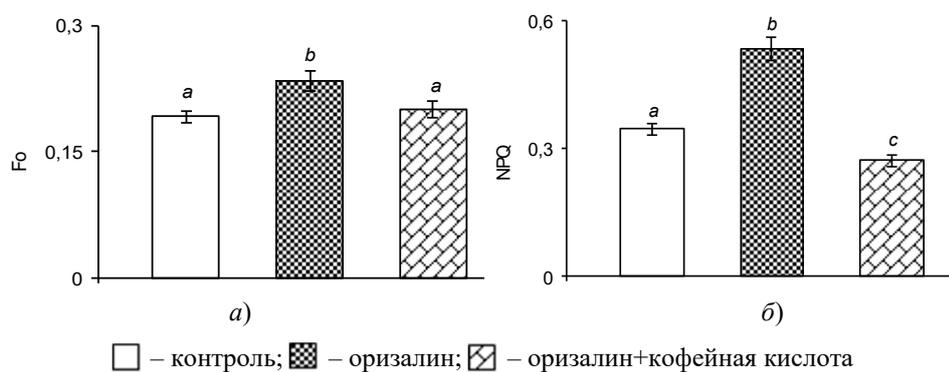


Рис. 1. Влияние обработки листьев картофеля оризалином и оризалином с кофейной кислотой на начальную флуоресценцию (а) и нефотохимическое тушение флуоресценции (б). Одинаковыми латинскими буквами обозначены величины, различия между которыми статистически не значимы ( $p \leq 0,05$ )

О преобразовании в тепло части энергии, поглощенной в световой фазе фотосинтеза, свидетельствует показатель нефотохимического тушения флуоресценции (NPQ), который существенно (в 1,5 раза) увеличился под влиянием оризалина против контроля (рис. 1,б). Аналогичные данные были получены в исследованиях [8] при деструкции актинового цитоскелета цитохалазином Б в клетках междоузлий водоросли *Chara carollina* при локальном освещении. По мнению Ли с соавторами [26], тепловые потери возрастают в результате действия стрессовых факторов, а также с использованием ксантофиллового цикла [5]. Обогащение растений кофейной кислотой почти в два раза уменьшило отрицательное действие деструкции тубулинового цитоскелета на NPQ.

По сравнению с результатами измерений начальной флуоресценции ( $F_0$ ), обработка оризалином снизила на 20 % максимальную флуоресценцию ( $F_m$ ), которая характеризует восстановление молекул пластохинона в реакционном центре ФСII (рис. 2,а). Уменьшение  $F_m$  указывает на то, что не все акцепторы электронов ФСII были полностью восстановлены. По мнению Гольцева с соавторами [5], снижение максимальной флуоресценции наблюдается тогда, когда растение находится в состоянии стресса. Ранее нами при изучении окислительного стресса, вызванного колхицином, была показана активизация

реакций перекисного окисления липидов [27]. Кофейная кислота в условиях деструкции тубулинового цитоскелета оризалином повысила на 30 % число закрытых реакционных центров ФСII. При этом важно отметить, что величина  $F_m$  достигла контрольных значений.

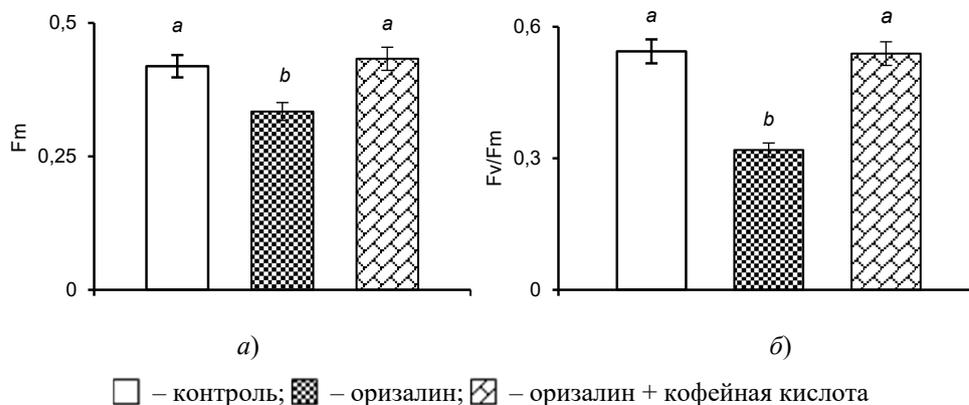


Рис. 2. Влияние обработки листьев картофеля оризалином и оризалином с кофейной кислотой на максимальную флуоресценцию (а) и максимальную квантовую эффективность ФСII (б). Одинаковыми латинскими буквами обозначены величины, различия между которыми статистически не значимы ( $p \leq 0,05$ )

Характеризуя состояние фотосинтетического аппарата, исследователи чаще всего используют такой показатель флуоресценции хлорофилла, как потенциальная квантовая эффективность ФСII ( $F_v/F_m$ ), которая активно применяется для оценки устойчивости растений к неблагоприятным воздействиям [6]. Полученные нами результаты показывают значительное снижение (на 40 %) данного показателя в варианте с оризалином (рис. 2, б). В ряде работ получены аналогичные данные, в частности, при гипертермии [25], водном стрессе [19], действии тяжелых металлов [4] и фотоокислительном стрессе [26]. Кофейная кислота увеличила в 1,6 раза отношение  $F_v/F_m$ , и в результате оно достигло значений контрольного варианта. Имеются сведения, что и другие антиоксиданты повышают максимальную фотохимическую эффективность ФСII. В частности, представитель флавоноидов кверцетин в концентрациях 3–9 % достоверно увеличивал этот показатель в проростках пшеницы [20]. Такой же эффект отмечен для 10 и 100 мкМ растворов мелатонина в экспериментах с Резуховидкой Таля (*Arabidopsis thaliana*) в условиях фотостресса [19].

Для выяснения физиологического механизма действия структурного состояния элементов цитоскелета на функциональную активность фотосинтетического аппарата растений определяли содержание фитогормонов ауксинов в листьях картофеля. Известно, что элементы цитоскелета регулируют многие физиолого-биохимические процессы, в частности, водный обмен [9], устойчивость к факторам среды [28], работу сигнальных систем [10], т.е. влияют на процессы, которые находятся под фитогормональным контролем. В нашем эксперименте фармакологическое разрушение тубулинового цитоскелета почти в три раза уменьшило содержание индолилуксусной кислоты (рис. 3). Сведения о влиянии элементов цитоскелета на содержание фитогормонов ограничены. Есть лишь указание, что разборка микротрубочек влияет на экспрессию

генов биосинтеза гибберелловой и абсцизовой кислоты [29, 30]. Показана также зависимость транспорта ауксина и его рецептора от пространственной организации цитоскелета [31].

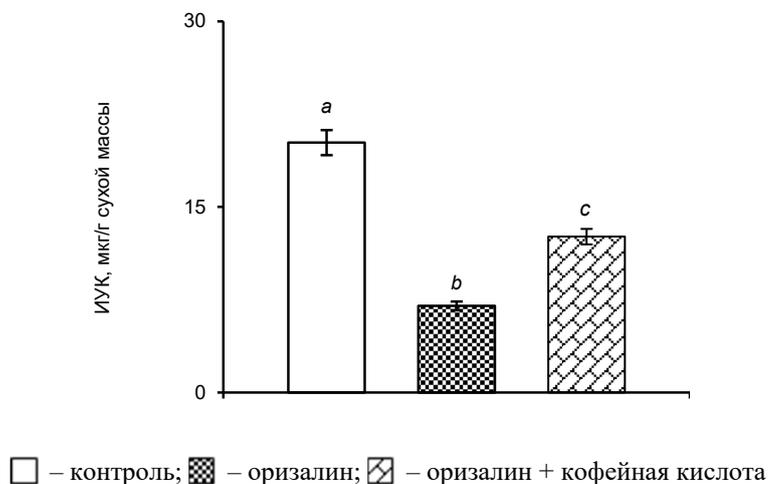


Рис. 3. Влияние обработки листьев картофеля оризалином и оризалином с кофейной кислотой на содержание ауксинов. Одинаковыми латинскими буквами обозначены величины, различия между которыми статистически не значимы ( $p \leq 0,05$ )

Обработка растений кофейной кислотой существенно уменьшила негативное действие оризалина на содержание ИУК. Оно возросло в 1,8 раза, однако не достигло значений контрольного варианта. В исследованиях Ли с соавторами отмечено [26], что полиамин спермидин, обладая антиоксидантными свойствами, также уменьшал повреждающее действие стрессора (засухи) на фотосинтетический аппарат проростков кукурузы, повышая содержание ИУК.

Сопоставление полученных нами данных по содержанию ауксинов и показателей флуоресценции хлорофилла свидетельствует, что на фоне наименьшего содержания ИУК в условиях нарушения структуры микротрубочек отмечено повышение начальной флуоресценции ( $F_0$ ) и тепловых потерь ( $NPQ$ ), а также снижение максимальной флуоресценции и потенциальной квантовой эффективности ФСII ( $F_v/F_m$ ). Кофейная кислота, действуя в условиях деструкции тубулинового цитоскелета, увеличивает уровень эндогенных ауксинов и способствует восстановлению функциональной активности фотосинтетического аппарата ФСII. Результаты исследований с применением экзогенных фитогормонов подтверждают их участие в регуляции флуоресценции хлорофилла. Так, исследования подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) [32] показали, что обработка растений ИУК и гибберелловой кислотой уменьшала отрицательное действие высоких концентраций меди на  $F_v/F_m$ . И напротив, в оптимальных условиях экзогенная ИУК (1 мг/л) снижала максимальную фотохимическую эффективность ФСII у зародышей фукуса пузырчатого (*Fucus vesiculosus* L.), тогда как совместная обработка с кинетином повышала данный показатель флуоресценции [33].

Участие тубулинового цитоскелета и низкомолекулярного антиоксиданта кофейной кислоты в регуляции функционирования фотосинтетического аппарата, содержания фитогормонов ауксинов повлияло на продуктивность

растений картофеля, выращенных в условиях вегетационного опыта (рис. 4). Оризалин уменьшил количество клубней в 1,6 раза и их массу в кусте на 31 % по сравнению с контролем. Обработка растений кофейной кислотой предотвратила отрицательное действие деструктора микротрубочек (вариант оризалин+кофейная кислота) как на процесс инициации клубнеобразования, так и продуктивность картофеля.

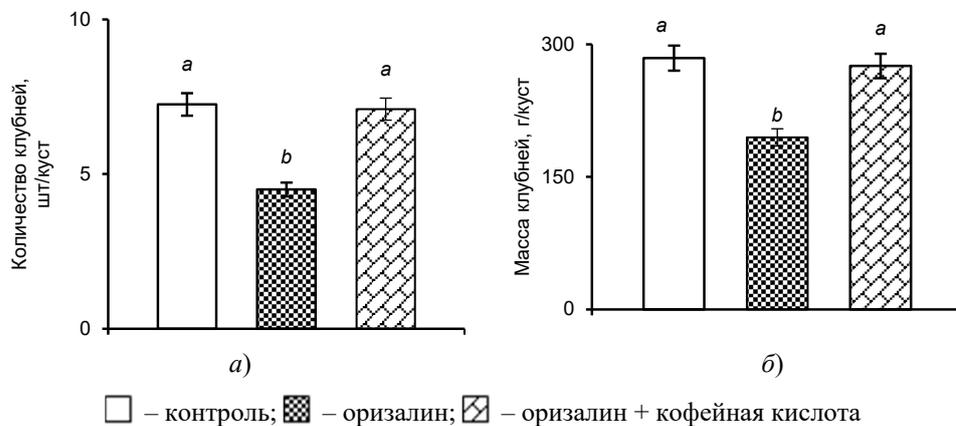


Рис. 4. Влияние обработки листьев картофеля оризалином и оризалином с кофейной кислотой на количество клубней в кусте (а) и продуктивность растений (б). Одинаковыми латинскими буквами обозначены величины, различия между которыми статистически не значимы ( $p \leq 0,05$ )

Таким образом, полученные данные по показателям флуоресценции хлорофилла свидетельствуют о зависимости физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений картофеля от структурного состояния тубулинового цитоскелета. Деструктурирующий агент микротрубочек оризалин специфически изменил показатели флуоресценции хлорофилла – уменьшил  $F_m$  и  $F_v/F_m$ , увеличил  $F_0$ , что указывает на состояние стресса у растений. Одновременно существенно возросли тепловые потери ( $NPQ$ ). Установленные закономерности происходили, по-видимому, за счет нарушения цитоскелет-мембранного континуума, а также снижения содержания ауксинов, которые, как известно, участвуют в регуляции транспорта электронов в световых реакциях фотосинтеза [34, 35]. Кофейная кислота, являясь антиоксидантом, снижала негативное действие оризалина на содержание ИУК и параметры флуоресценции хлорофилла.

### Список литературы

1. Булычев А. А., Алова А. В., Рубин А. Б. Изменения флуоресценции хлоропластов в клетках *Chara corallina*, связанные с передачей фотоиндуцированного сигнала с потоком цитоплазмы // Физиология растений. 2013. Т. 60, № 1. С. 38–46. doi: 10.7868/S0015330312060036
2. Kalaji H. M., Schansker G., Ladle R. J. [et al.]. Frequently Asked Questions about vivo Chlorophyll Fluorescence: practical questions // Photosynth Res. 2014. Vol. 122, № 2. P. 121–158. doi: 10.1007/s11120-014-0024-6
3. Маторин Д. Н., Протопопов Ф. Ф., Садвакасова А. К. [и др.]. Изучение биофизических характеристик пигментных мутантов *Chlamydomonas reinhardtii* с использованием флуориметра М-РЕА-2 // Биофизика. 2016. Т. 61, № 4. С. 717–725.

4. Заядан Б. К., Садвакасова А. К., Маторин Д. Н. [и др.]. Влияние ионов кадмия на некоторые биофизические параметры и ультраструктуру клеток *Ankistrodesmus sp. B-11* // Физиология растений. 2020. Т. 67, № 5. С. 501–511. doi: 10.31857/S0015330320040193
5. Гольцев В. Н., Каладжи Х. М., Паунов М. [и др.]. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений // Физиология растений. 2016. Т. 63, № 6. С. 881–907. doi: 10.7868/S0015330316050055
6. Лысенко В. С., Вардуни Т. В., Соьер В. Г., Краснов В. П. Флуоресценция хлорофилла растений как показатель экологического стресса: теоретические основы применения метода // Фундаментальные исследования. 2013. Т. 4, № 1. С. 112–120.
7. Sayed O. Chlorophyll Fluorescence as a Tool in Cereal Crop Research // Photosynthetica. 2003. № 41. P. 321–330. doi: 10.1023/B:PHOT.0000015454.36367.e2
8. Додонова С. О., Булычев А. А. Влияние движения цитоплазмы на фотосинтетическую активность хлоропластов в междузлиях *Chara corallina* // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 1. С. 40–47.
9. Веспер М. В., Бочкарева М. А., Хохлова Л. П. Цитоскелет и водный обмен растений // Ученые записки Казанского государственного университета. Сер.: Естественные науки. 2008. Т. 150, № 2. С. 22–42.
10. Хохлова Л. П., Невмержицкая Ю. Ю. Роль цитоскелета в сигнальных системах растений // Ученые записки Казанского университета. Сер.: Естественные науки. 2011. Т. 153, № 2. С. 147–179.
11. Макеева И. Ю., Пузина Т. И. Функциональное состояние фотосинтетического аппарата растений картофеля в условиях деструкции тубулинового цитоскелета // Биофизика. 2020. Т. 65, № 5. С. 903–909. doi: 10.31857/S0006302920050075
12. Brunetti C., di Ferdinando M., Ferrini F., Tattini M. Stress-induced flavonoid biosynthesis and the antioxidant machinery of plants // Plant Signal. Behav. Vol. 20113, № 6. P. 709–711.
13. Макаренко О. А., Левицкий А. П. Физиологические функции флавоноидов в растениях // Физиология и биохимия культурных растений. 2013. Т. 45, № 2. С. 100–112.
14. Куркин В. А. Фенилпропаноиды как важнейшая группа биологически активных соединений лекарственных растений // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2015. Т. 12, № 7. С. 1338–1342.
15. Klein A., Keyster M., Ludidi N. Caffeic acid decreases salinity-induced root nodule superoxide radical accumulation and limits salinity-induced biomass reduction in soybean // Acta Physiologiae Plantarum. 2013. Т. 35, № 10. P. 3059–3066.
16. Wan Y. Y., Zhang Y., Zhang L. [et al.]. Caffeic acid protects cucumber against chilling stress by regulating antioxidant enzyme activity and proline and soluble sugar contents // Acta Physiologiae Plantarum. 2015. Vol. 37, № 1. P. 1706.
17. Пузина Т. И., Макеева И. Ю. Участие кофейной кислоты в регуляции продукционного процесса картофеля *Solanum tuberosum* L. // Агрохимия. 2015. № 6. С. 53–58.
18. Лысенко В. С., Чистяков В. А., Сазыкина М. А. [и др.]. Мембранотропные эффекты каротиноидов бактерий *Deinococcus radiodurans*, выявляемые методом индукции флуоресценции хлорофилла в листьях лебеды садовой *Atriplex hortensis* // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 2011. Т. 6. С. 62–65.
19. Бычков И. А., Кудрякова Н. В., Кузнецов В. В. Мелатонин и его участие в реакциях фотоокислительного стресса *Arabidopsis thaliana* // Сборник Годичного собрания Общества физиологов растений России Всероссийской научной конференции с международным участием и школы молодых ученых. Иркутск : Институт географии им. В. Б. Сочавы Сибирского отделения Российской академии наук, 2018. С. 170–174. doi: 10.31255/978-5-94797-319-8-170-174
20. Jańczak-Pieniżek M., Migut D., Piechowiak T. [et al.]. The Effect of Exogenous Application of Quercetin Derivative Solutions on the Course of Physiological and

- Biochemical Processes in Wheat Seedlings // International Journal of Molecular Sciences. 2021. Vol. 22, № 13. P. 6882. doi: 10.3390/ijms22136882
21. Hugdahl J. D., Morejohn L. C. Rapid and Reversible High-Affinity Binding of the Dinitroaniline Herbicide Oryzalin to Tubulin from *Zea mays* L. // Plant Physiology. 1993. Vol. 102, № 3. P. 725–740. doi: 10.1104/pp.102.3.725
  22. Bilger W., Schreiber U., Bock M. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field // Oecologia. 1995. Vol. 102. P. 425–432. doi: 10.1007/BF00341354
  23. Кудоярова Г. Р., Веселов С. Ю., Еркеев М. И. [и др.]. Иммуноферментное определение содержания индолилуксусной кислоты в семенах кукурузы с использованием меченых антител // Физиология растений. 1986. Т. 33, № 6. С. 1221–1227.
  24. Kalaji M. H., Pietkiewicz S. Some physiological indices to be exploited as a crucial tool in plant breeding // Plant Breed Seeds Sci. 2004. № 49. P. 19–39.
  25. Середнева Я. В., Патунина А. С., Сеницына Ю. В., Веселов А. П. Влияние условий хронической и острой гипертермии и низкоинтенсивного переменного магнитного поля на функциональное состояние фотосинтетического аппарата растений *Pisum sativum* L. // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. 2014. № (1-2). С. 224–228.
  26. Li L., Gu W., Li J. [et al.]. Exogenously applied spermidine alleviates photosynthetic inhibition under drought stress in maize (*Zea mays* L.) seedlings associated with changes in endogenous polyamines and phytohormones // Plant Physiology and Biochemistry. 2018. № 129. С. 35–55. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.05.017
  27. Пузина Т. И., Власова Н. С., Макеева И. Ю., Ланцев В. Л. Гормональный статус и активность антиоксидантной системы картофеля *Solanum tuberosum* при действии ингибитора микротрубочек колхицина // Цитология. 2016. Т. 58, № 7. С. 555–561.
  28. Ван Ч., Чжан Л., Чэнь В. Кортикальные микротрубочки растений как потенциальные сенсоры абиотического стресса // Биохимия. 2011. Т. 7, № 3. С. 391–399.
  29. Komorisono M., Ueguchi-Tanaka M., Aichi I. [et al.]. Analysis of the rice mutant dwarf and gladius leaf 1. Aberrant katanin-mediated microtubule organization causes up-regulation of gibberellin biosynthetic genes independently of gibberellin signaling // Plant Physiol. 2005. Vol. 138, № 4. P. 1982–1993.
  30. Lu B., Gong Z., Wang J. [et al.]. Microtubule dynamics in relation to osmotic stress-induced ABA accumulation in *Zea mays* roots // Journal of Experimental Botany. 2007. № 58. P. 2565–2572.
  31. Godbole R., Michalke W., Nick P., Hertel R. Cytoskeletal drugs and gravity-induced lateral auxin transport in rice coleoptils // Plant Biology. 2000. № 2. P. 176–181.
  32. Ouzounidou G., Ilias I. Hormone-Induced Protection of Sunflower Photosynthetic Apparatus against Copper Toxicity // Biologia Plantarum. 2005. Vol. 49. P. 223–228. doi: 10.1007/s10535-005-3228-y.
  33. Tarakhovskaya E. R., Kang E. J., Kim K. Y., Garbary D. J. Influence of phytohormones on morphology and chlorophyll a fluorescence parameters in embryos of *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyceae) // Russian J. Plant Physiol. 2013. Vol. 60, № 2. P. 176–183.
  34. Aldesuguy H. S. Efficacy of indol-3-yl acetic on improvement of some biochemical and physiological aspect of wheat flag leaf during grain filling // Agrochimica. 2001. Vol. 45, № 1/2. P. 1–13.
  35. Пузина Т. И., Прудников П. С., Якушкина Н. И. Влияние селена на гормональный баланс и фотосинтетическую деятельность растений картофеля // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. 2005. № 6. С. 7–9.

### References

1. Bulychев А.А., Алова А.В., Рубин А.В. Changes in chloroplast fluorescence in chara coralline cells associated with photoinduced signal transmission via cytoplasmic flow.

- Fiziologiya rasteniy* = Plant physiology. 2013;60(1):38–46. (In Russ.). doi: 10.7868/S0015330312060036
2. Kalaji H.M., Schansker G., Ladle R. J. et al. Frequently Asked Questions about vivo Chlorophyll Fluorescence: practical questions. *Photosynth Res.* 2014;122(2):121–158. doi: 10.1007/s11120-014-0024-6
  3. Matorin D.N., Protopopov F.F., Sadvakasova A.K. et al. Studying the biophysical characteristics of pigment mutants of *Chlamydomonas reinhardtii* using a fluorimeter M-PEA-2. *Biofizika* = Biophysics. 2016;61(4):717–725. (In Russ.)
  4. Zayadan B.K., Sadvakasova A.K., Matorin D.N. et al. The influence of cadmium ions on some biophysical parameters and cell ultrastructure *Ankistrodesmus* sp. V-11. *Fiziologiya rasteniy* = Plant physiology. 2020;67(5):501–511. (In Russ.). doi: 10.31857/S0015330320040193
  5. Gol'tsev V.N., Kaladzhi Kh.M., Paunov M. et al. Using variable chlorophyll fluorescence to assess the physiological state of the photosynthetic apparatus of plants. *Fiziologiya rasteniy* = Plant physiology. 2016;63(6):881–907. (In Russ.). doi: 10.7868/S0015330316050055
  6. Lysenko V.S., Varduni T.V., Soyer V.G., Krasnov V.P. Plant chlorophyll fluorescence as an indicator of environmental stress: theoretical basis for the application of the method. *Fundamental'nye issledovaniya* = Fundamental researches. 2013;4(1):112–120. (In Russ.)
  7. Sayed O. Chlorophyll Fluorescence as a Tool in Cereal Crop Research. *Photosynthetica.* 2003;(41):321–330. doi: 10.1023/B:PHOT.0000015454.36367.e2
  8. Dodonova S.O., Bulychev A.A. The influence of cytoplasmic movement on the photosynthetic activity of chloroplasts in the internodes of *Chara corallina*. *Fiziologiya rasteniy* = Plant physiology. 2012;59(1):40–47. (In Russ.)
  9. Vesper M.V., Bochkareva M.A., Khokhlova L.P. Cytoskeleton and water metabolism in plants. *Uchenye zapiski Kazanskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Estestvennye nauki* = Proceedings of Kazan State University. Series: Natural sciences. 2008;150(2):22–42. (In Russ.)
  10. Khokhlova L.P., Nevmerzhitskaya Yu.Yu. The role of the cytoskeleton in plant signaling systems. *Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta. Ser.: Estestvennye nauki* = Proceedings of Kazan University. Series: Natural sciences. 2011;153(2):147–179. (In Russ.)
  11. Makeeva I.Yu., Puzina T.I. Functional state of the photosynthetic apparatus of potato plants under conditions of destruction of the tubulin cytoskeleton. *Biofizika* = Biophysics. 2020;65(5):903–909. (In Russ.). doi: 10.31857/S0006302920050075
  12. Brunetti C., di Ferdinando M., Ferrini F., Tattini M. Stress-induced flavonoid biosynthesis and the antioxidant machinery of plants. *Plant Signal. Behav.* 20113(6):709–711.
  13. Makarenko O.A., Levitskiy A.P. Physiological functions of flavonoids in plants. *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rasteniy* = Physiology and biochemistry of cultivated plants. 2013;45(2):100–112. (In Russ.)
  14. Kurkin V.A. Phenylpropanoids as the most important group of biologically active compounds of medicinal plants. *Mezhdunarodnyy zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy* = International Journal of Applied and Basic Research. 2015;12(7):1338–1342. (In Russ.)
  15. Klein A., Keyster M., Ludidi N. Caffeic acid decreases salinity-induced root nodule superoxide radical accumulation and limits salinity-induced biomass reduction in soybean. *Acta Physiologiae Plantarum.* 2013;35(10):3059–3066.
  16. Wan Y.Y., Zhang Y., Zhang L. et al. Caffeic acid protects cucumber against chilling stress by regulating antioxidant enzyme activity and proline and soluble sugar contents. *Acta Physiologiae Plantarum.* 2015;37(1):1706.

17. Puzina T.I., Makeeva I.Yu. Participation of caffeic acid in the regulation of the production process of potatoes *Solanum tuberosum* L. *Agrokimiya* = Agrochemistry. 2015;(6):53–58. (In Russ.)
18. Lysenko V.S., Chistyakov V.A., Sazykina M.A. et al. Membranotropic effects of carotenoid bacteria *Deinococcus radiodurans*, revealed by the method of inducing fluorescently labeled chlorophyll in the garden swan *Atriplex hortensis*. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Severo-Kavkazskiy region. Estestvennye nauki* = University proceedings. North Caucasus region. Natural sciences. 2011;6:62–65. (In Russ.)
19. Bychkov I.A., Kudryakova N.V., Kuznetsov V.V. Melatonin and its participation in photooxidative stress reactions *Arabidopsis thaliana*. *Sbornik Godichnogo sobraniya Obshchestva fiziologov rasteniy Rossii Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem i shkoly molodykh uchenykh* = Collection of the annual meeting of the society of plant physiologists of Russia all-Russian scientific conference with international participation and school of young scientists. Irkutsk: Institut geografii im. V.B. Sochavy Sibirskogo otdeleniya Rossiyskoy akademii nauk, 2018:170–174. (In Russ.). doi: 10.31255/978-5-94797-319-8-170-174
20. Jańczak-Pieniążek M., Migut D., Piechowiak T. et al. The Effect of Exogenous Application of Quercetin Derivative Solutions on the Course of Physiological and Biochemical Processes in Wheat Seedlings. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021;22(13):6882. doi: 10.3390/ijms22136882
21. Hugdahl J.D., Morejohn L.C. Rapid and Reversible High-Affinity Binding of the Dinitroaniline Herbicide Oryzalin to Tubulin from *Zea mays* L. *Plant Physiology*. 1993;102(3):725–740. doi: 10.1104/pp.102.3.725
22. Bilger W., Schreiber U., Bock M. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. *Oecologia*. 1995;102:425–432. doi: 10.1007/BF00341354
23. Kudoyarova G.R., Veselov S.Yu., Erkeev M.I. et al. Enzyme immunoassay of indoleacetic acid content in maize seeds using labeled antibodies. *Fiziologiya rasteniy* = Plant physiology. 1986;33(6):1221–1227. (In Russ.)
24. Kalaji M.H., Pietkiewicz S. Some physiological indices to be exploited as a crucial tool in plant breeding. *Plant Breed Seeds Sci*. 2004;(49):19–39.
25. Seredneva Ya.V., Patunina A.S., Sinitsyna Yu.V., Veselov A.P. Effect of chronic and acute hyperthermia and low-intensity variable magnetopolysaccharide on the functional state of plant photosynthesis apparatus *Pisum sativum* L. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N.I. Lobachevskogo* = Bulletin of University of Nizhny Novgorod. 2014;(1-2):224–228. (In Russ.)
26. Li L., Gu W., Li J. et al. Exogenously applied spermidine alleviates photosynthetic inhibition under drought stress in maize (*Zea mays* L.) seedlings associated with changes in endogenous polyamines and phytohormones. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2018;(129):35–55. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.05.017
27. Puzina T.I., Vlasova N.S., Makeeva I.Yu., Lantsev V.L. Hormonal status and activity of the antioxidant system of potato *Solanum tuberosum* under the action of the microtubule inhibitor colchicine. *Tsitologiya* = Cytology. 2016;58(7):555–561. (In Russ.)
28. Van Ch., Chzhan L., Chen' V. Plant cortical microtubules as potential sensors of abiotic stress. *Biokimiya* = Biochemistry. 2011;7(3):391–399. (In Russ.)
29. Komorisono M., Ueguchi-Tanaka M., Aichi I. et al. Analysis of the rice mutant dwarf and gladius leaf 1. Aberrant katanin-mediated microtubule organization causes up-regulation of gibberellin biosynthetic genes independently of gibberellin signaling. *Plant Physiol*. 2005;138(4):1982–1993.
30. Lu B., Gong Z., Wang J. et al. Microtubule dynamics in relation to osmotic stress-induced ABA accumulation in *Zea mays* roots. *Journal of Experimental Botany*. 2007;(58):2565–2572.

31. Godbole R., Michalke W., Nick P., Hertel R. Cytoskeletal drugs and gravity-induced lateral auxin transport in rice cotyledons. *Plant Biology*. 2000;(2):176–181.
32. Ouzounidou G., Ilias I. Hormone-Induced Protection of Sunflower Photosynthetic Apparatus against Copper Toxicity. *Biologia Plantarum*. 2005;49:223–228. doi: 10.1007/s10535-005-3228-y.
33. Tarakhovskaya E.R., Kang E.J., Kim K.Y., Garbary D.J. Influence of phytohormones on morphology and chlorophyll a fluorescence parameters in embryos of *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyceae). *Russian J. Plant Physiol.* 2013;60(2):176–183.
34. Aldesuguy H.S. Efficacy of indol-3-yl acetic on improvement of some biochemical and physiological aspect of wheat flag leaf during grain filling. *Agrochimica*. 2001;45(1/2):1–13.
35. Puzina T.I., Prudnikov P.S., Yakushkina N.I. The effect of selenium on hormonal balance and photosynthetic activity of potato plants. *Doklady Rossiyskoy akademii sel'skokhozyaystvennykh nauk* = Reports of the Russian Academy of Agricultural Sciences. 2005;(6):7–9. (In Russ.)

### Информация об авторах / Information about the authors

#### **Инна Юрьевна Макеева**

кандидат биологических наук, доцент,  
и.о. зав. кафедрой ботаники,  
физиологии и биохимии растений,  
Орловский государственный  
университет имени И. С. Тургенева  
(Россия, г. Орел, ул. Комсомольская, 95)  
E-mail: makeevainna@inbox.ru

#### **Inna Yu. Makeeva**

Candidate of biological sciences,  
associate professor, acting head  
of the sub-department of botany,  
physiology and biochemistry of plants,  
Orel State University  
named after I.S. Turgenev  
(95 Komsomolskaya street, Orel, Russia)

#### **Тамара Ивановна Пузина**

доктор биологических наук, профессор,  
профессор кафедры ботаники,  
физиологии и биохимии растений,  
Орловский государственный  
университет имени И. С. Тургенева  
(Россия, г. Орел, ул. Комсомольская, 95)  
E-mail: tipuzina@gmail.com

#### **Tamara I. Puzina**

Doctor of biological sciences, professor,  
professor of the sub-department of botany,  
physiology and biochemistry of plants,  
Orel State University  
named after I.S. Turgenev  
(95 Komsomolskaya street, Orel, Russia)

**Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов /**

**The authors declare no conflicts of interests.**

**Поступила в редакцию / Received 18.04.2024**

**Поступила после рецензирования и доработки / Revised 06.05.2024**

**Принята к публикации / Accepted 09.07.2024**