

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

Учредитель
Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«Коми научный центр Уральского отделения
Российской академии наук»

ИЗВЕСТИЯ

КОМИ НАУЧНОГО ЦЕНТРА
УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 7 (83)

Серия «ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ»

2025

Главный редактор – акад. РАН А. М. Асхабов

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

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

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

Редакционный совет:

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

Редакционная коллегия серии «Экспериментальная биология и экология»:

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

Адрес редакции:

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

ISSN 1994-5655

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

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

Подписной индекс в каталоге «Почта России» 52047

Журнал включен в перечень рецензируемых научных изданий ВАК

© Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«Коми научный центр УрО РАН», 2025

Science Journal
Founded in 2010
Published 9 times a year

Established by
Federal State Budgetary
Institution of Science
Federal Research Centre
«Komi Science Centre, Ural Branch,
Russian Academy of Sciences»

PROCEEDINGS

OF THE KOMI SCIENCE CENTRE
URAL BRANCH
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

№ 7 (83)

«EXPERIMENTAL BIOLOGY AND ECOLOGY» series

2025

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

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

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

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

Editorial Council:

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

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

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

Editorial Office:

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

The "Russian Post" catalogue subscription index 52047

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

ISSN 1994-5655

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

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

© Federal State Budgetary Institution of Science
Federal Research Centre "Komi Science Centre, Ural Branch,
Russian Academy of Sciences", 2025

СОДЕРЖАНИЕ

Н. С. Тимушева, Н. Р. Пакшина, Е. Н. Прошкина, А. А. Москалёв Анализ геропротекторного потенциала ретиноевой кислоты на модели <i>Drosophila melanogaster</i>	5
Н. Р. Пакшина, Е. Ю. Платонова, Н. В. Земская, Д. А. Голубев, П. С. Тумаева, С. А. Патов, М. В. Шапошников, А. А. Москалёв Влияние экстракта ягод малины обыкновенной (<i>Rubus idaeus</i> L.) на продолжительность жизни <i>Drosophila melanogaster</i>	14
Е. А. Юшкова Радиомодифицирующие свойства бутилгидрокситолуола на примере <i>Drosophila melanogaster</i>	25
Н. Н. Старобор, О. В. Раскоша Фрагментация ДНК сперматозоидов у млекопитающих: причины, методы детекции, диагностика фертильности в условиях радиационного воздействия	35
Р. М. Халитов, Н. М. Халитова, П. Г. Полежанкина Особенности морфологического строения почв хребта Каратау в границах геопарка Янган-Тай (Республика Башкортостан)	50
С. В. Дёгтева, О. Е. Валуйских, Н. Н. Гончарова, М. В. Дулин, Г. В. Железнова, В. А. Канев, Д. В. Кириллов, И. А. Кириллова, Д. А. Косолапов, Е. Е. Кулюгина, М. А. Паламарчук, Е. Н. Патова, Т. Н. Пыстина, И. А. Романова, Н. А. Семёнова, Б. Ю. Тетерюк, Л. В. Тетерюк, Т. П. Шубина Ключевые ботанические территории в сети природных резерватов Республики Коми	57
М. В. Дулин, Г. В. Железнова, Т. П. Шубина Мохообразные комплексного заказника «Оченырд» (Полярный Урал, Республика Коми, Россия)	73
М. А. Паламарчук, Д. В. Кириллов Первые сведения о грибах Федерального заказника «Параськины озера» (Республика Коми)	85
Е. В. Силина, Г. Н. Табаленкова, Т. К. Головки Содержание и состав липидов в листьях растений на Южном Тимане (ботанический заказник «Сойвинский»)	93
Т. К. Головки, Н. Е. Коротаева, Р. В. Малышев, Г. Н. Табаленкова, М. А. Шелякин Сезонная динамика дегидринов и температуры замерзания воды в талломах лишайника <i>Lobaria pulmonaria</i> в условиях средней тайги	100
Т. К. Головки, Р. В. Малышев, Г. Н. Табаленкова Фотосинтетическая активность листьев кукурузы в центральном агроклиматическом районе Республики Коми	109
И. В. Далькэ, В. Н. Пономарёв, И. Ф. Чадин Рекомендации по управлению инвазией борщевика Мантегацци (борщевика Сосновского): обзор литературы и практика применения в России	116
В. В. Мартынов, Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова, М. Ю. Маркарова, А. Г. Донцов История развития и передовые области применения ферментов (обзор)	132
Д. В. Тарабукин, Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова, М. Ю. Маркарова Фильтрующие материалы для очистки нефтезагрязнённых сточных вод	148
Юбилей К юбилею Д. Н. Шмакова	153

CONTENTS

N. S. Timusheva, N. R. Pakshina, E. N. Proshkina, A. A. Moskalev Analysis of the geroprotective potential of retinoic acid in the <i>Drosophila melanogaster</i> model	5
N. R. Pakshina, E. Yu. Platonova, N. V. Zemskaya, D. A. Golubev, P. S. Tumaeva, S. A. Patov, M. V. Shaposhnikov, A. A. Moskalev The effect of raspberry vulgaris (<i>Rubus idaeus</i> L.) berry extract on the lifespan of <i>Drosophila melanogaster</i>	14
E. A. Yushkova Radiomodifying properties of butylhydroxytoluene using <i>Drosophila melanogaster</i> as an example	25
N. N. Starobor, O. V. Raskosha Sperm DNA fragmentation in mammals: etiology, detection, fertility assessment under radiation exposure.....	35
R. M. Khalitov, N. M. Khalitova, P. G. Polezhankina Features of the morphological structure of soils of the Karatau ridge within the boundaries of the Yangan-Tau Geopark (Republic of Bashkortostan)	50
S. V. Degteva, O. E. Valuiskikh, N. N. Goncharova, M. V. Dulin, G. V. Zheleznova, V. A. Kanev, D. V. Kirillov, I. A. Kirillova, D. A. Kosolapov, E. E. Kulugina, M. A. Palamarchuk, E. N. Patova, T. N. Pystina, I. A. Romanova, N. A. Semenova, B. Yu. Teteryuk, L. V. Teteryuk, T. P. Shubina Important Plant Areas in the network of nature reserves of the Komi Republic	57
M. V. Dulin, G. V. Zheleznova, T. P. Shubina Bryophytes of the Complex Reserve "Ochenyrd" (Polar Urals, Komi Republic, Russia).....	73
M. A. Palamarchuk, D. V. Kirillov The first data about fungi of the Federal Reserve "Paraskiny Lakes" (Komi Republic).....	85
E. V. Silina, G. N. Tabalenkova, T. K. Golovko The content and composition of lipids in plant leaves in the Southern Timan (Soivinsky Botanical Reserve).....	93
T. K. Golovko, N. E. Korotaeva, R. V. Malyshev, G. N. Tabalenkova, M. A. Shelyakin Seasonal dynamics of dehydrins and water freezing temperatures in the thalli of the lichen <i>Lobaria pulmonaria</i> in the middle taiga zone	100
T. K. Golovko, R. V. Malyshev, G. N. Tabalenkova Photosynthetic activity of corn leaves in the central agro-climatic region of the Komi Republic	109
I. V. Dalke, V. N. Ponomarev, I. F. Chadin Best practices for management of invasive <i>Heracleum mantegazzianum</i> (<i>H. sosnowskyi</i>): a literature review and field application in Russia.....	116
V. V. Martynov, T. N. Shchemelinina, E. M. Anchugova, M. Yu. Markarova, A. G. Dontsov Historical development and cutting-edge applications of enzymes: a review	132
D. V. Tarabukin, T. N. Shchemelinina, E. M. Anchugova, M. Yu. Markarova Filter materials for the oil-contaminated wastewater treatment.....	148
Anniversary	
In honour of the anniversary of D. N. Shmakov.....	153

Анализ геропротекторного потенциала ретиноевой кислоты на модели *Drosophila melanogaster*

Н. С. Тимушева*, Н. Р. Пакшина*, Е. Н. Прошкина*,
А. А. Москалёв**

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

** Институт долголетия с клиникой восстановительной
и профилактической медицины Российского научного центра
хирургии имени академика Б. В. Петровского,
г. Москва

amoskalev@ib.komisc.ru
proshkina.e.n@ib.komisc.ru
uliasheva.n.s@ib.komisc.ru
pakshina.n.r@ib.komisc.ru

Аннотация

Ретиноевая кислота, производное витамина А, является важным компонентом сигнализации между клетками в организме. В то же время имеются противоречивые данные о ее влиянии на продолжительность жизни организма. В данной работе исследовано влияние ретиноевой кислоты на длительность жизни особей *Drosophila melanogaster* и их устойчивость к индуктору окислительного стресса параквату. Ретиноевая кислота в концентрациях 10 и 500 мкмоль/л оказала геропротекторный эффект на самок дрозофил, вызвав увеличение медианной продолжительности жизни и возраста 90 % смертности на 2-5 и 6 % соответственно. Но данное вещество не влияло на выживаемость самцов, так же как устойчивость к прооксиданту параквату особей обоих полов. Положительное действие ретиноевой кислоты на продолжительность жизни может быть обусловлено активацией генов репарации ДНК *mei-9* и *okr*.

Ключевые слова:

продолжительность жизни, стрессоустойчивость, ретиноевая кислота, *Drosophila melanogaster*

Введение

Старение – это биологический процесс, характеризующийся снижением функциональности организма и уменьшением его устойчивости к стрессовым факторам [1]. В результате этого организм теряет способность поддерживать гомеостаз, что делает его более восприимчивым к повреждениям и развитию возрастных заболеваний, что, в свою очередь, ухудшает общее состояние здоровья и еще больше ускоряет процессы старения. В то же время в настоящее время описан спектр препаратов, называемых геропротекторами, которые способствуют долголетию и замедляют связанные со старением изменения в организме [2]. Поиск новых препаратов, проявляющих

Analysis of the geroprotective potential of retinoic acid in the *Drosophila melanogaster* model

N. S. Timusheva*, N. R. Pakshina*, E. N. Proshkina*,
A. A. Moskalev**

* Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the
Russian Academy of Sciences,
yktvkar

** Institute of Longevity with a Clinic of Rehabilitation and
Preventive Medicine, Russian Science Centre of Surgery named
after Academician B. V. Petrovsky,
Moscow

amoskalev@ib.komisc.ru
proshkina.e.n@ib.komisc.ru
uliasheva.n.s@ib.komisc.ru
pakshina.n.r@ib.komisc.ru

Abstract

Retinoic acid, a derivative of vitamin A, is an important component of signaling between cells in an organism. At the same time, there are conflicting data on its effect on the lifespan of organisms. In this work, we have studied the effect of retinoic acid on the lifespan of *Drosophila melanogaster* and its resistance to the oxidative stress inducer named paraquat. Retinoic acid at the concentrations of 10 and 500 $\mu\text{mol/l}$ exerts a geroprotective effect on female *Drosophila*, increasing the median lifespan and the 90 % mortality age by 2-5 and 6 %, respectively. However, this substance has not affected the survival rate of males, as well as the resistance to the prooxidant paraquat of flies of both sexes. The positive effect of retinoic acid on the lifespan may be due to the activation of the DNA repair genes *mei-9* and *okr*.

Keywords:

lifespan, stress resistance, retinoic acid, *Drosophila melanogaster*

геропротекторные свойства, является перспективной задачей биологии, экологии и медицины.

Ретиноевая кислота, производное витамина А, является важным компонентом сигнализации между клетками в организме, включая развитие, дифференцировку клеток и старение. В основном она действует путем взаимодействия с рецепторами ретиноевой кислоты (RAR) и ретиноидными X-рецепторами (RXR). Они являются ДНК-связывающими регуляторами транскрипции, образуют гетеродимеры и связи с ДНК в специфических элементах ответа ретиноевой кислоты (RARE), которые вовлечены в разнообразные сигнальные клеточные пути [3, 4].

Дефицит ретиноевой кислоты и нарушение сигнализации рецепторов ретиноевой кислоты приводят к дегенеративным процессам, сопровождающим старение. Например, ретиноевая кислота необходима для регулирования синаптической пластичности, важной для обучения и памяти. Нарушение работы рецепторов этого вещества вызывает нейровоспаление, окислительный стресс, митохондриальную дисфункцию и нейродегенерацию, что может быть одной из причин снижения когнитивных способностей при старении и нейродегенеративных заболеваниях [5, 6]. Ретиноевая кислота важна для поддержания гомеостаза кишечного барьера и уравнивания иммунитета, которые представляют собой важнейшие детерминанты старения организма. Применение ретиноевой кислоты и воздействие на ее рецепторы рассматривают как перспективную стратегию для подавления роста злокачественных опухолей, стимуляции противоракового иммунитета и преодоления химиорезистентности [7]. Также в настоящее время расширяется спектр информации о роли данного соединения и его предшественника, витамина А, в здоровье сердечно-сосудистой системы, опорно-двигательного аппарата и поддержании нормального метаболизма [8, 9]. Кроме того, ретиноевая кислота и ее производные играют ключевую роль в обеспечении здоровья кожи и могут замедлять процессы старения, улучшая внешний вид и функциональные характеристики кожи [10]. В то же время в исследованиях на модельных животных показаны противоречивые данные о влиянии потребления этого вещества на длительность жизни организма [11, 12].

В данной работе мы исследовали влияние ретиноевой кислоты на продолжительность жизни (ПЖ) и устойчивость особей *Drosophila melanogaster* к индуктору окислительного стресса параквату.

Материалы и методы

Линия *Drosophila melanogaster* и условия содержания.

Для всех представленных экспериментов использовали линию дикого типа *Canton-S* из Коллекции лабораторных линий плодовых мушек *Drosophila* (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия).

Мух содержали при температуре +25° С, 12-часовом режиме освещения, в климатической камере Binder KBF720-ICH (Binder, Германия) на питательной среде (1 г на 1 л): агар-агар – 5,2, сухие дрожжи – 32,1, глюкоза – 136,9, кукурузная мука – 92 [13]. Для предотвращения роста простейших грибов и бактерий добавляли 10%-ный раствор метил-4-гидроксibenзоата (Sigma-Aldrich, США) и 50%-ный раствор пропионовой кислоты (Sigma-Aldrich, США). Мух переносили на свежую среду два раза в неделю.

Обработка ретиноевой кислотой. На поверхность питательной среды наносили по 30 мкл на пробирку 0,2 % ДМСО (для контрольной группы) или раствор ретиноевой кислоты (R2625, Sigma-Aldrich, США) в 0,2 % ДМСО в концентрациях 0,1; 1; 10; 100 и 500 мкмоль/л.

Анализ продолжительности жизни. Самцов и самок дрозофил собирали в течение 24 ч после вылупления имаго, сортировали с использованием анестезии углекислым

газом и помещали в пробирки с ретиноевой кислотой или контрольным раствором. Количество погибших мух подсчитывали ежедневно. Далее рассчитывали параметры ПЖ (среднюю и медианную ПЖ, возраст 90 % смертности, время удвоения интенсивности смертности (MRDT)) и строили кривые выживания. Статистическую обработку проводили с помощью непараметрических критериев. Кривые выживаемости сравнивали с использованием критерия Колмогорова-Смирнова [14]. Критерии Мантеля-Кокса [15] и Гехана-Бреслоу-Вилкоксона [16] применяли для оценки статистических различий в медианной ПЖ. Метод Ванг-Аллисона использовали для оценки различий в возрасте 90 % смертности [17]. Статистический анализ данных осуществляли с помощью программного обеспечения STATISTICA, версия 6.1 (StatSoft, США) и R, версия 2.15.1 (The R Foundation). Для каждого экспериментального варианта анализировали 50-160 мух. Исследования проводили в четырех независимых биологических повторностях.

Обработка паракватом. Самцов и самок дрозофил сортировали с использованием анестезии углекислым газом и содержали в пробирках с ретиноевой кислотой или контрольным раствором до возраста 15 сут. Для оценки устойчивости к окислительному стрессу мух по одной помещали в стеклянные пробирки со средой, содержащей 2 % агар, 5 % сахарозы и 20 ммоль/л индуктора окислительного стресса параквата (метилвиологен дихлорид гидрат, 856177, Sigma-Aldrich, США). Далее проводили анализ с использованием DAM2 *Drosophila* Activity Monitor (Trikinetics, США). Данные о двигательной активности мух регистрировали каждые 30 мин. Воздействие параквата продолжалось до гибели всех животных. Мертвых мух идентифицировали по прекращению двигательной активности. Статистический анализ был аналогичен анализу ПЖ. Для каждого экспериментального варианта анализировали самцов и самок в количестве 32. Эксперименты проводили в трех независимых биологических повторностях.

ОТ-ПЦР в реальном времени. Анализ экспрессии генов проводили с использованием целых дрозофил в возрасте 15 сут в количестве 10 особей на каждый вариант эксперимента. РНК выделяли с помощью набора Aurum Total RNA mini kit (Bio-Rad, США). Концентрацию общей РНК определяли набором Quant-iT RNA Assay Kit (Invitrogen, США). Обратную транскрипцию проводили с помощью набора iScript cDNA Synthesis Kit (Bio-Rad, США). Смесь для ОТ-ПЦР готовили с помощью набора qPCRmix-HS SYBR (Евроген, Россия) с праймерами, указанными в табл. 1. Реакцию осуществляли на приборе CFX96 Real-Time PCR Detection System (Bio-Rad, США) при следующих параметрах: один цикл при 95° С в течение 30 сек; 40 циклов при 95° С в течение 10 сек и 60° С в течение 30 сек. Уровни экспрессии целевых генов рассчитывали относительно экспрессии референтных генов (β -Tubulin, Rpl32, EF1 α) с помощью программного обеспечения CFX Manager 3.1 (Bio-Rad, США) методом $2^{-\Delta\Delta Ct}$. Статистический анализ эффектов исследуемых препаратов осуществляли с использованием U-критерия Манна-Уитни. Эксперимент проводили в двух независимых биологических повторностях, по три технических повторности в каждой.

Таблица 1

Primers for PCR

Ген	Прямой праймер	Обратный праймер
<i>β-Tubulin</i>	GCAACTCCATGCCATCC	CCTGCTCCTCCTCGAACT
<i>Rpl32</i>	GAAGCGCACCAAGCACTTCATC	CGCCATTGTGTCGACAGCTTAG
<i>EF1a</i>	AGGGCAAGAAGTAGTGGTTTGC	GCTGCTACTACTGCGTGTGTTG
<i>D-Gadd45</i>	AAGTCGCGCACAGATACTCACG	TTTGTGTTGTCGCGAGCTGGTC
<i>Rrp1</i>	AGGATGGTCTGCACTTGATTGACC	CGTTTGCACACTTGGTTTCCTG
<i>mei-9</i>	TTCCGGCAATCTTGTGCTTGTG	TCCAGATAAACGCGCTCTCTTTC
<i>mus210</i>	AGAAGACGGTGCAATTTGAGATTGC	ATGGGATGACAAGCGCCTTGATG
<i>Brca2</i>	CAACCGAAGCAAGGCAGGATTTC	TCTGCCATAGTTCCTGGACCTTCC
<i>spn-B</i>	ATCACGCAATCCCATCGAGGAC	TCCGGTGCAGAACATTAACCTG
<i>okr</i>	AGTCGGCCGAGAAGCATTTAC	GCAGCGCTTACACTTGAGCTTG
<i>Ku80</i>	AGCTTCAGAAATGTCGCAACTACC	TCGTTGAAATCGAAGAGCAGGAG
<i>Sod1</i>	TGCACGAGTTCGGTGACAACAC	TCCTTGCCATACGGATTGAAGTGC
<i>Prx5</i>	CCGATGAGCTGAAGTCCAAG	TTGCCGTTCTCCACCACCAAG
<i>Hsp27</i>	ACTGGGTCGTCGCTGTTATTCG	CGCGCGACGTGACATTGATTG
<i>Hsp68</i>	TGGGCACATTCGATCTCACTGG	TAACGTCGATCTTGGGCACTCC
<i>Atg1</i>	AGACTCTTCCTCCTGCAACTAGC	GCTTGAGATCAGCATGCACAATTC
<i>Atg5</i>	CTCGTCAAGCTCAACTCCAAGG	GTTGACCAATCCAGCCAAAGC
<i>Ire1</i>	GACAGTGAGGACAGCCGAATTATC	GCGATTGCGGATCCTGTGTATC

Подготовку образцов и анализ экспрессии генов проводили с использованием оборудования ЦКП «Молекулярная биология» (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия).

Результаты и их обсуждение

Нами было изучено влияние ретиноевой кислоты в концентрациях 0,1–500 мкмоль/л на длительность жизни дрозophil линии дикого типа *Canton-S* в четырех независимых биологических повторностях. У особей обоих полов добавление в питательную среду этого вещества изменяло среднюю, медианную ПЖ и возраст 90 % смертности в пределах 2–9 % ($p < 0,05$) в сторону как увеличения, так и уменьшения этих параметров. Эффекты слабо воспроизводились между повторностями (табл. 2, 3). При совмещении полученных данных мы не наблюдали статистически значимых различий у самцов, но обнаружили положительное влияние ретиноевой кислоты в концентрациях 10 и 500 мкмоль/л на медианную ПЖ самок (2–5 %, $p < 0,05$) и возраст 90 % смертности (6 %, $p < 0,05$) (рис. 1).

В проведенных ранее исследованиях было показано, что ретиноевая кислота и ее производные могут оказывать благоприятное влияние на ПЖ модельных организмов. Например, потребление данного соединения в составе питательной среды продлевает жизнь нематод *Caenorhabditis elegans* за счет влияния на экспрессию генов, участвующих в процессах старения, в частности, генов коллагена [12]. Введение ретиноидов, инкапсулированных в наночастицы, мышам G93A с моделью бокового амиотрофического склероза приводило к улучшению двигательной активности, увеличению ПЖ и нейропротекции [18]. Но в другой работе с этими мышами длительный прием диетической добавки с ретиноевой кислотой, напротив, укорачивал жизнь [19].

Несмотря на описанные противоречивые данные, ретиноевую кислоту часто рассматривают как препарат, который может быть полезен при лечении связанных со старением заболеваний и даже синдромов преждевременного старения. В частности, транскриптомный анализ показал, что при болезни Альцгеймера нарушается регуляция многих генов, чувствительных к ретиноевой кислоте, и корепрессоров ее рецепторов [20]. Ретиноиды подавляют экспрессию хемокинов и нейровоспалительных цитокинов в микроглии и астроцитах, которые активируются при болезни Альцгеймера. Стимуляция рецепторов ретиноевой кислоты и ретиноидных X-рецепторов замедляет накопление амилоидных белков, снижает нейродегенерацию и тем самым предотвращает негативные изменения у мышей с моделью болезни Альцгеймера [5]. В то же время ретиноевая кислота снижала уровень прогерина через регуляцию транскрипции в фибробластах с фенотипом синдрома Хатчинсона-Гилфорда и плюрипотентных стволовых клетках. Ее применение нормализовало пролиферацию клеток (в фибробластах), дифференцировку клеток (в стволовых клетках) и активность белков ответа на повреждение ДНК [21, 22].

У дрозophil линии дикого типа положительный эффект ретиноевой кислоты оказался выражен в небольшой степени и больше всего проявлялся у самок при применении максимальной концентрации 500 мкмоль/л. Далее мы оценили влияние вещества в данной концентрации на выживаемость дрозophil при воздействии индуктора окислительного стресса параквата. Однако ни в одной из биологических повторностей мы не наблюдали статистически значимого влияния исследуемого вещества на устойчивость дрозophil к прооксиданту (табл. 4).

В ряде исследований показано, что ретиноевая кислота и связанные с ней рецепторы и белки играют важную роль в поддержании митохондриальной функции и защите от действия свободных радикалов, обеспечивая устойчивость к усиливающим окислительный стресс воздействиям. Например, у мышей, которых подвергали гипоксии или обработке липосахаридами, ретиноевая кислота ингибировала продукцию активных форм кислорода и малонового диальдегида, улучшала экспрессию транскрипционного фактора Nrf2 и антиоксидантный статус. В результате наблюдали снижение повреждений в тканях организма [23, 24]. При введении грызунам клеток меланомы последующее применение инкапсулированной липосомами ретиноевой кислоты снижало окислительный стресс и воспаление, улучшало липидный профиль почти до нормального уровня, а также увеличивало продолжительность жизни [25]. В модели церебральной ишемии ретиноевая кислота предотвращала активацию микроглии и астроцитов, снижала уровень провоспалительных цитокинов, предположительно, за счет антиоксидантных и противовоспалительных свойств [26]. Более того, в работе на фибробластах человека, подвергшихся воздействию УФ-излучения, ретиноевая кислота ингибировала экспрессию лигазы Hrd1, которая обеспечивает убикви-

Таблица 2
Влияние ретиноевой кислоты на параметры продолжительности жизни самцов *Drosophila melanogaster*

Table 2

The effect of retinoic acid on the lifespan parameters of male *Drosophila melanogaster*

Обработка	Концентрация, мкмоль/л	Повторность	X±SE	M	90%	MRDT	N
Отрицательный контроль	0	2	58,0±0,6	58	69	4,6	157
		3	52,6±1,0	55	60	4,9	58
		4	54,7±0,7	56	63	5,5	133
Контроль (0,2 % ДМСО)	0	1	55,2±0,8	59	66	5,1	155
		2	54,5±0,6	58	66	4,7	156
		3	52,8±1,1	55	62	4,6	50
		4	58,1±1,0	59	70	5,9	150
Ретиноевая кислота	0,1	1	56,2±0,7	59	66	5,0	156
		2	54,9±0,9	57	67	5,9	156
		3	53,9±0,9	55	61	4,1	59
		4	53,4±1,0 ***	56 ***	66	6,0	150
	1	1	56,7±0,7	59	66	5,2	154
		2	52,9±1,0	51	66	6,1	152
		3	54,5±1,2 *	59	66	5,0	58
		4	56,0±0,9 *	58 *	67	6,0	152
	10	1	57,5±0,7	59	67	5,3	155
		2	56,9±0,6	58 *	65	5,0	157
		3	52,6±1,2	54	62	5,8	56
		4	57,8±0,7	58	70	5,3	154
	100	1	58,8±0,8 ***	60 ***	70 ***	5,3	160
		2	53,9±0,8	52	65	6,0	157
		3	50,6±1,2	51	63	6,6	71
		4	53,7±0,8 ***	56 ***	64 *	5,5	159
	500	1	60,5±0,6 ***	61 ***	68 ***	4,3	151
		2	54,3±0,9	57	65	6,1	152
		3	50,6±1,2	51	63	6,4	89
		4	55,8±0,8 ***	56 **	67	5,9	152

Условные обозначения. Здесь и в табл. 3: X±SE - средняя ПЖ (сут); M - медианная ПЖ (сут); 90 % - возраст 90 % смертности (сут); MRDT - время удвоения интенсивности смертности (сут); N - количество особей в выборке.

Примечание. * различия с контролем (0,2 % ДМСО) статистически значимы при p<0,05 (четвертый столбец - критерий Мантеля-Кокса, пятый - критерий Гехана-Бреслоу-Вилкоксона, шестой столбец - метод Ванг-Аллисона); ** p<0,01; *** p<0,001.

Keys. Here and in Table 3: X±SE - average lifespan (days); M - median lifespan (days); 90 % - age of 90 % mortality (days); MRDT - doubling time of mortality intensity (days); N - number of individuals in the sample.

Note. * differences with the control (0.2 % DMSO) are statistically significant at p<0.05 (the fourth column is the Mantel-Cox test, the fifth column is the Gehan-Breslow-Wilcoxon test, the sixth column is the Wang-Allison method); ** p<0.01; *** p<0.001.

тирование и деградацию Nrf2. Следовательно, ретиноевая кислота может способствовать усилению выработки Nrf2 в стрессовых условиях через данный механизм [27].

В то же время положительные эффекты ретиноевой кислоты на устойчивость биологической системы к прооксидантным воздействиям, по-видимому, значительно зависят от применяемых доз и наблюдаются при относительно небольших концентрациях. Так, низкая концентрация ретиноевой кислоты – 10 нмоль/л, стимулировала в кардиомиоцитах экспрессию своих ядерных рецеп-

Таблица 3
Влияние ретиноевой кислоты на параметры продолжительности жизни самок *Drosophila melanogaster*

Table 3

The effect of retinoic acid on the lifespan parameters of female *Drosophila melanogaster*

Обработка	Концентрация, мкмоль/л	Повторность	X±SE	M	90%	MRDT	N
Отрицательный контроль	0	2	62,1±0,7	64	72	4,8	151
		3	56,9±1,3	59	67	4,6	55
		4	51,3±1,9	59	72	12,4	152
Контроль (0,2 % ДМСО)	0	1	62,0±1,0	66	74	5,8	152
		2	59,2±1,0	61	71	6,0	154
		3	57,1±1,2	62	69	4,7	57
		4	57,1±1,1	63	77	9,2	134
Ретиноевая кислота	0,1	1	63,0±1,1 **	66	80 ***	7,5	159
		2	59,2±1,0	62	72	6,5	156
		3	58,5±1,0	60	68	5,0	90
		4	58,0±1,4 *	62	73 ***	7,5	154
	1	1	59,8±1,1 *	62	74 **	6,8	157
		2	61,1±0,9	62	76	6,4	158
		3	60,5±1,0	62	71	5,2	86
		4	62,3±0,9	62	77	5,9	151
	10	1	63,7±1,1 *	66	73	6,6	156
		2	60,0±1,0	62	72	6,2	159
		3	62,2±1,3 *	66	72	5,0	79
		4	60,7±1,0	62	72 ***	5,9	154
	100	1	62,4±1,1 *	66	75	6,4	160
		2	61,0±0,9	63	75 *	6,2	157
		3	58,9±1,2	61	71	5,2	87
		4	58,4±1,3	62	71 ***	6,6	153
	500	1	64,2±1,2 ***	67	80 ***	6,9	150
		2	60,5±0,9	61	72	6,4	155
		3	56,7±1,4	60	65	5,5	49
		4	64,6±0,9	66 *	77	5,4	147

торов и индуцировала защитные механизмы, которые справлялись с повреждениями и повышали выживаемость после лазерного облучения. Обработанные клетки также в меньшей степени вырабатывали активные формы кислорода и лучше поддерживали митохондриальный потенциал. Кардиомиоциты, обработанные фармакологической концентрацией ретиноевой кислоты 1 мкмоль/л, напротив, демонстрировали повышение уровня маркеров окислительного стресса и воспаления и имели такую же выживаемость, как в контрольной группе [28]. Более того, в исследовании на культуре раковых клеток человека было показано, что высокие дозы ретиноевой кислоты оказывают цитотоксическое действие за счет индукции выработки активных форм кислорода, подавления NRF2 и его генов-мишеней, а также повышения уровня апоптоза через митохондриальный механизм [29]. Возможно, мы не наблюдали положительное действие изучаемого препарата на устойчивость к прооксиданту параквату из-за выбора слишком высокой дозы.

Ретиноевая кислота является важным звеном в координации транскрипции генов и мультифункциональным эпигенетическим регулятором. Например, она может уси-

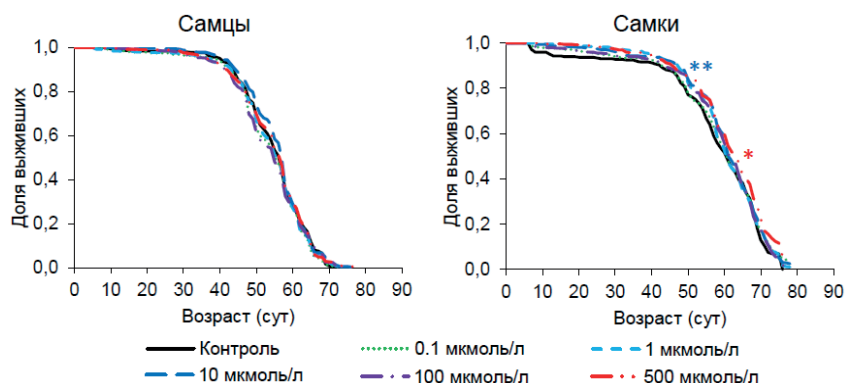


Рисунок 1. Кривые выживаемости особей *Drosophila melanogaster*, содержащихся на питательной среде с добавлением ретиноевой кислоты.

Условные обозначения. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ (критерий Колмогорова-Смирнова).

Figure 1. Survival curves of *Drosophila melanogaster* individuals maintained in a nutrient medium supplemented with retinoic acid.

Keys. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ (Kolmogorov-Smirnov test).

Таблица 4

Влияние ретиноевой кислоты на выживаемость особей *Drosophila melanogaster* при воздействии индуктора окислительного стресса параквата

Table 4

The effect of retinoic acid on the survival of *Drosophila melanogaster* individuals exposed to the oxidative stress inducer paraquat

Обработка	Пол	Повторность	$\bar{X} \pm SE$	M	90%	N
Контроль (0,2 % ДМСО)	Самцы	1	53,5 $\pm$ 2,3	52	69	32
		2	55,2 $\pm$ 2,9	53	74	32
		3	49,4 $\pm$ 2,1	51	63	32
	Самки	1	55,0 $\pm$ 3,5	52	49	32
		2	72,3 $\pm$ 3,4	73	95	32
		3	60,1 $\pm$ 3,3	61	84	32
Ретиноевая кислота в концентрации 500 мкмоль/л	Самцы	1	53,7 $\pm$ 2,7	51	75	32
		2	53,1 $\pm$ 2,9	53	66	32
		3	55,8 $\pm$ 2,0	55	69	32
	Самки	1	60,9 $\pm$ 4,0	61	90	32
		2	70,3 $\pm$ 4,5	78	96	31
		3	53,3 $\pm$ 3,1	52	82	31

Примечание. $\bar{X} \pm SE$ - средняя выживаемость (сут); M - медианная выживаемость (сут); 90% - возраст 90 % смертности (сут); N - количество особей в выборке.

Keys. $\bar{X} \pm SE$ - average lifespan (days); M - median lifespan (days); 90 % - age of 90 % mortality (days); N - number of individuals in the sample.

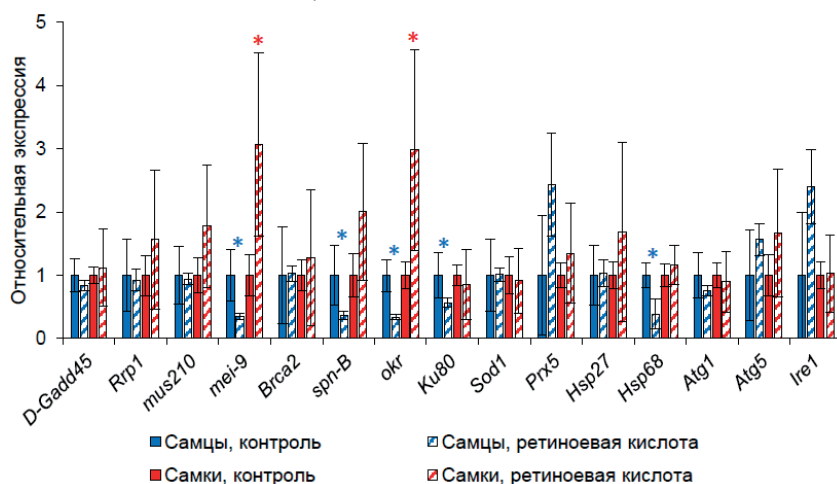


Рисунок 2. Влияние ретиноевой кислоты на экспрессию генов стресс-ответа и долгожительства у *Drosophila melanogaster*.

Условное обозначение. * $p < 0,05$ (U-критерий Манна-Уитни).

Figure 2. The effect of retinoic acid on the expression of stress response and longevity genes in *Drosophila melanogaster*.

Key. * $p < 0,05$ (Mann-Whitney U-test).

ливать репрессивную структуру гетерохроматина, обеспечивая контроль над делением и дифференцировкой клеток и защиту генетического материала. Описанная активность определяет способность ретиноевой кислоты влиять на различные сигнальные пути, в том числе, связанные со старением, возраст-зависимыми заболеваниями и стрессоустойчивостью [3, 20, 30-32].

С целью выявления возможных молекулярно-генетических механизмов действия ретиноевой кислоты мы проанализировали транскрипционную активность генов, вовлеченных в ответ на стресс и регуляцию ПЖ организма: гена распознавания повреждений ДНК - *D-Gadd45* (гомолог *GADD45*); гена эксцизионной репарации оснований - *Rrp1* (гомолог *APE1*); генов эксцизионной репарации нуклеотидов - *mei-9* и *mus210* (гомологи *XPF*, *XPC*); генов репарации двухцепочечных разрывов ДНК путем гомологичной рекомбинации - *Brca2*, *spn-B*, *okr* (гомологи *BRCA2*, *XRCC3*, *RAD54*); гена репарации двухцепочечных разрывов ДНК путем нехомологичного воссоединения концов - *Ku80*; генов антиоксидантной защиты - *Sod1* и *Prx5*; генов белков теплового шока - *Hsp27* и *Hsp68*; генов аутофагии - *Atg1* и *Atg5*; гена ответа на стресс эндоплазматического ретикулума - *Irf1*.

У самцов дрозофилы исследуемые соединения в большинстве случаев приводили к снижению транскрипционной активности генов репарации ДНК и протеостаза (включая *mei-9*, *spn-B*, *okr*, *Ku80*, *Hsp68*) в 1,8-3,0 раза ($p < 0,05$). В то же время у самок ретиноевая кислота в концентрации 500 мкмоль/л повышала активность гена эксцизионной репарации нуклеотидов *mei-9* и гена гомологичной рекомбинации *okr* в 3,0 раза ($p < 0,05$) (рис. 2). Эти гены отвечают за механизмы репарации ДНК и могут быть связаны с долгожительством, усиливая работу клеточной защиты от повреждений и снижая нестабильности генома при старении [33-35]. Показано, что сверхэкспрессия гена *mei-9* приводит к увеличению медианной ПЖ у дрозофил [33].

Имеется несколько работ, где продемонстрировано влияние ретиноевой кислоты на экспрессию генов и белков, отвечающих за восстановление повреждений ДНК, в основном, на клеточ-

ных культурах. Например, обработка ретиноевой кислотой плюрипотентных эмбриональных клеток карциномы человека для индукции дифференциации повышала их выживаемость при воздействии УФ-излучения и увеличивала экспрессию генов эксцизионной репарации нуклеотидов, включая XPC и XPF [36]. Ретиноевая кислота приводила к повышению жизнеспособности клеток в коре головного мозга молодых и старых мышей, обработанных Аβ. Она предотвращала и улучшала восстановление двуниевых разрывов ДНК, усиливала экспрессию протеинкиназы ATM, регулировала сигнальные пути RARα/β/γ, PPARβ/δ и антиамилоидогенные белки на посттрансляционном уровне [37, 38].

В то же время ретиноевая кислота в высоких концентрациях является генотоксическим агентом. В проведенном нами ранее исследовании данное вещество оказывало радиосенсибилизирующее действие на дрозophil и повышало уровень повреждений ДНК [39]. В клетках пигментного эпителия сетчатки ретиноевая кислота увеличивала уровень активных форм кислорода, щелочно-лабильных участков в ДНК, одноцепочечных разрывов ДНК и приводила к гибели клеток [40]. В исследованиях на культурах клеток грызунов показано, что данному негативному действию препятствует активация белка RAD54 (ортолог *окг* дрозофилы) [41]. В нашей работе ретиноевая кислота могла также выступать в качестве генотоксического воздействия, которое приводило к активации генов репарации ДНК и вызывала увеличение ПЖ по механизму гормезиса.

Таким образом, мы изучили влияние ретиноевой кислоты на ПЖ и выживаемость особей *Drosophila melanogaster* при воздействии индуктора окислительного стресса параквата. Данное вещество в концентрациях 10 и 500 мкмоль/л оказало геропротекторный эффект на самок дрозофил, вызвав увеличение медианной ПЖ и возраста 90 % смертности на 2-5 и 6 % соответственно, но не влияло на устойчивость к прооксиданту параквату. Положительное действие ретиноевой кислоты на длительность жизни может быть обусловлено активацией генов репарации ДНК *mei-9* и *окг*.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература / References

1. A synopsis on aging-theories, mechanisms and future prospects / J. P. da Costa, R. Vitorino, G. M. Silva [et al.] // Ageing Res Rev. – 2016. – Vol. 29. – P. 90–112.
2. Targeting aging mechanisms: pharmacological perspectives / A. Moskalev, Z. Guvatova, I. A. Lopes [et al.] // Trends in Endocrinology and Metabolism: TEM. – 2022. – Vol. 33, № 4. – P. 266–280.
3. Retinoic acid signaling pathways in development and diseases / B. C. Das, P. Thapa, R. Karki [et al.] // Bioorganic & Medicinal Chemistry. – 2014. – Vol. 22, № 2. – P. 673–683.

4. Rastinejad, F. Retinoic acid receptor structures: the journey from single domains to full-length complex / F. Rastinejad // Journal of Molecular Endocrinology. – 2022. – Vol. 69, № 4. – P. T25–T36.
5. Das, B. C. Potential therapeutic roles of retinoids for prevention of neuroinflammation and neurodegeneration in Alzheimer's disease / B. C. Das, S. Dasgupta, S. K. Ray // Neural Regeneration Research. – 2019. – Vol. 14, № 11. – P. 1880–1892.
6. Wotoszynowska-Fraser, M. U. Vitamin A and retinoic acid in cognition and cognitive disease / M. U. Wotoszynowska-Fraser, A. Kouchmeshky, P. McCaffery // Annual Review of Nutrition. – 2020. – Vol. 40. – P. 247–272.
7. Targeting the retinoic acid signaling pathway as a modern precision therapy against cancers / K. Lavudi, S. M. Nuguri, Z. Olverson [et al.] // Frontiers in Cell and Developmental Biology. – 2023. – Vol. 11. – P. 1254612.
8. Olsen, T. Retinol, retinoic acid, and retinol-binding protein 4 are differentially associated with cardiovascular disease, type 2 diabetes, and obesity: An overview of human studies / T. Olsen, R. Blomhoff // Advances in Nutrition (Bethesda, Md.). – 2020. – Vol. 11, № 3. – P. 644–666.
9. The role of retinoic acid receptor-related orphan receptors in skeletal diseases / Y. Zhang, J. Ma, X. Bao [et al.] // Frontiers in Endocrinology. – 2023. – Vol. 14. – P. 1302736.
10. Quan, T. Human skin aging and the anti-aging properties of retinol / T. Quan // Biomolecules. – 2023. – Vol. 13, № 11. – P. 1614.
11. Long-term dietary administration of valproic acid does not affect, while retinoic acid decreases, the lifespan of G93A mice, a model for amyotrophic lateral sclerosis / C. Crochemore, M. Virgili, B. Bonamassa [et al.] // Muscle & Nerve. – 2009. – Vol. 39, № 4. – P. 548–552.
12. Youthful and age-related matreotypes predict drugs promoting longevity / C. Statzer, E. Jongsma, S. X. Liu [et al.] // Aging Cell. – 2021. – Vol. 20, № 9. – P. e13441.
13. Xia, B. Transgenerational programming of longevity and reproduction by post-eclosion dietary manipulation in *Drosophila* / B. Xia, J. S. de Belle // Aging. – 2016. – Vol. 8, № 5. – P. 1115–1134.
14. Hilton, J. F. An algorithm for conducting exact Smirnov tests / J. F. Hilton, C. R. Mehta, N. R. Patel // Computational Statistics and Data Analysis. – 1994. – Vol. 17, № 4. – P. 351–361.
15. Mantel, N. Evaluation of survival data and two new rank order statistics arising in its consideration / N. Mantel // Cancer Chemotherapy Reports. Part 1. – 1966. – Vol. 50, № 3. – P. 163–170.
16. Martinez, R. L. A pretest for choosing between logrank and Wilcoxon tests in the two-sample problem / R. L. Martinez, D. A. Naranjo // Metron. – 2012. – Vol. 68, № 2. – P. 111–125.
17. Statistical methods for testing effects on 'maximum lifespan' / C. Wang, Q. Li, D. Redden [et al.] // Mechanisms of Ageing and Development. – 2004. – Vol. 125, № 9. – P. 629–632.

18. Intravenously administered, retinoid activating nanoparticles increase lifespan and reduce neurodegeneration in the SOD1G93A mouse model of ALS / D. X. Medina, E. P. Chung, C. D. Teague [et al.] // *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*. – 2020. – Vol. 8. – P. 224.
19. Long-term dietary administration of valproic acid does not affect, while retinoic acid decreases, the lifespan of G93A mice, a model for amyotrophic lateral sclerosis / C. Crochemore, M. Virgili, B. Bonamassa [et al.] // *Muscle & Nerv.* – 2009. – Vol. 39, № 4. – P. 548–552.
20. Almaguer, J. The contribution of hippocampal all-trans retinoic acid (ATRA) deficiency to Alzheimer's disease: A narrative overview of ATRA-dependent gene expression in post-mortem hippocampal tissue / J. Almaguer, A. Hindle, J. J. Lawrence // *Antioxidants (Basel, Switzerland)*. – 2023. – Vol. 12, № 11. – P. 1921.
21. All-trans retinoic acid and rapamycin normalize Hutchinson Gilford progeria fibroblast phenotype / C. Pellegrini, M. Columbaro, C. Capanni [et al.] // *Oncotarget*. – 2015. – Vol. 6, № 30. – P. 29914–29928.
22. A High Throughput Phenotypic Screening reveals compounds that counteract premature osteogenic differentiation of HGPS iPS-derived mesenchymal stem cells / A. Lo Cicero, A. L. Jaskowiak, A. L. Egesipe [et al.] // *Scientific Reports*. – 2016. – Vol. 6. – P. 34798.
23. Retinoic acid protects against lipopolysaccharide-induced ferroptotic liver injury and iron disorders by regulating Nrf2/HO-1 and RAR β signaling / X. Lai, A. Wu, Y. Bing [et al.] // *Free Radical Biology & Medicine*. – 2023. – Vol. 205. – P. 202–213.
24. Retinoic acid reduces kidney injury by regulating oxidative stress, NRF-2, and apoptosis in hyperoxic mice / O. Kayalar, B. B. Bayrak, M. Yildirim [et al.] // *Cell Biochemistry and Function*. – 2024. – Vol. 42, № 6. – P. e4094.
25. Siddikuzzaman, V. M. Grace. Anti-metastatic study of liposome-encapsulated all trans retinoic acid (ATRA) in B16F10 melanoma cells-implanted C57BL/6 mice / V. M. Grace Siddikuzzaman // *Cancer Investigation*. – 2014. – Vol. 32, № 10. – P. 507–517.
26. CAR T-cell-mediated delivery of bispecific innate immune cell engagers for neuroblastoma / G. Pascual-Pasto, B. McIntyre, M. G. Hines [et al.] // *Nature Communications*. – 2024. – Vol. 15, № 1. – P. 7141.
27. ATRA protects skin fibroblasts against UV induced oxidative damage through inhibition of E3 ligase Hrd1 / X. Cheng, W. Qian, F. Chen [et al.] // *Molecular Medicine Reports*. – 2019. – Vol. 20, № 3. – P. 2294–2302.
28. The effect of all-trans retinoic acid on the mitochondrial function and survival of cardiomyoblasts exposed to local photodamage / S. Kurekova, Z. S. Tomaskova, N. Andelova [et al.] // *Cell Biology International*. – 2022. – Vol. 46, № 6. – P. 947–964.
29. All-trans-retinoic acid induces RARB-dependent apoptosis via ROS induction and enhances cisplatin sensitivity by NRF2 downregulation in cholangiocarcinoma cells / S. Butsri, V. Kukongviriyapan, L. Senggunprai [et al.] // *Oncology Letters*. – 2022. – Vol. 23, № 6. – P. 179.
30. Mechanism of retinoic acid-induced transcription: histone code, DNA oxidation and formation of chromatin loops / C. Zuchegna, F. Aceto, A. Bertoni [et al.] // *Nucleic Acids Research*. – 2014. – Vol. 42, № 17. – P. 11040–11055.
31. All-trans retinoic acid and rapamycin normalize Hutchinson Gilford progeria fibroblast phenotype / C. Pellegrini, M. Columbaro, C. Capanni [et al.] // *Oncotarget*. – 2015. – Vol. 6, № 30. – P. 29914–29928.
32. Rossetti, S. Emerging cancer epigenetic mechanisms regulated by all-trans retinoic acid / S. Rossetti, N. Sacchi // *Cancers*. – 2020. – Vol. 12, № 8. – P. 2275.
33. Lifespan and stress resistance in *Drosophila* with overexpressed DNA repair genes / M. Shaposhnikov, E. Proshkina, L. Shilova [et al.] // *Scientific Reports*. – 2015. – Vol. 5. – P. 15299.
34. Sekelsky, J. DNA repair in *Drosophila*: Mutagens, models, and missing genes / J. Sekelsky // *Genetics*. – 2017. – Vol. 205, № 2. – P. 471–490.
35. The *Drosophila melanogaster* DmRAD54 gene plays a crucial role in double-strand break repair after P-element excision and acts synergistically with Ku70 in the repair of X-ray damage / R. Kooistra, A. Pastink, J. B. Zonneveld [et al.] // *Molecular and Cellular Biology*. – 1999. – Vol. 19, № 9. – P. 6269–6275.
36. Nucleotide excision repair capacity increases during differentiation of human embryonic carcinoma cells into neurons and muscle cells / W. Li, W. Liu, A. Kakoki [et al.] // *The Journal of Biological Chemistry*. – 2019. – Vol. 294, № 15. – P. 5914–5922.
37. The vitamin A derivative all-trans retinoic acid repairs amyloid- β -induced double-strand breaks in neural cells and in the murine neocortex / E. Gruz-Gibelli, N. Chessel, C. Allieux [et al.] // *Neural Plasticity*. – 2016. – P. 3707406.
38. Neuroprotection against amyloid- β -induced DNA double-strand breaks is mediated by multiple retinoic acid-dependent pathways / J. Colas, N. Chessel, A. Ouared [et al.] // *Neural Plasticity*. – 2020. – P. 9369815.
39. Влияние селективных препаратов, модулирующих ответ на повреждение ДНК, на радиустойчивость *Drosophila melanogaster* / Н. С. Уляшева, Е. Н. Прошкина, М. В. Шапошников [и др.] // *Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология»*. – 2022. – № 4 (56). – С. 69–75.
Vliyanie selektivnykh preparatov, moduliruyushchih otvet na povrezhdenie DNK, na radioustojchivost *Drosophila melanogaster* [Effect of selective drugs that modulate the response to DNA damage on the radioresistance of *Drosophila melanogaster*] / N. S. Ulyasheva, E. N. Proshkina, M. V. Shaposhnikov [et al.] / *Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology"* – 2022. – N. 4 (56). – P. 69–75.
40. Tokarz, P. All-trans retinoic acid modulates DNA damage

response and the expression of the VEGF-A and MKI67 genes in ARPE-19 cells subjected to oxidative stress / P. Tokarz, A. W. Piastowska-Ciesielska [et al.] // International Journal of Molecular Sciences. – 2016. – Vol. 17, № 6. – P. 898.

tion of Rad54 homolog B: A putative mechanism for chemically induced cleft palate / W. Qiao, P. Huang, X. Wang [et al.] // Toxicology. – 2021. – Vol. 456. – P. 152772.

41. Susceptibility to DNA damage caused by abroga-

Благодарность (госзадание)

Исследования выполнены в рамках государственного задания по теме «Генетические механизмы стрессоустойчивости и контроля продолжительности жизни для поиска новых мишеней для геропротекторных вмешательств на модели *Drosophila melanogaster*» (№ 125013101228-2).

Acknowledgements (state task)

The study was carried out within the framework of the state task on the topic "Geneticheskie mekhanizmy stressoustoichivosti i kontrolya prodolzhitelnosti zhizni dlya poiska novykh mishenei dlya geroprotekturnykh vmeshatelstv na modeli *Drosophila melanogaster* [Genetic mechanisms of stress tolerance and life expectancy control for the search of new targets for geroprotective interventions on the *Drosophila melanogaster* model]" (№ 125013101228-2).

Информация об авторах:

Тимушева Наталия Сергеевна – младший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 57221866830, <https://orcid.org/0000-0002-3326-055X> (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: uliasheva.n.s@ib.komisc.ru).

Пакшина Наталья Ришатовна – младший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 57222155424, <https://orcid.org/0000-0003-2076-755> (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: pakshina.n.r@ib.komisc.ru).

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

Москалёв Алексей Александрович – профессор, доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, Институт долголетия с клиникой восстановительной и профилактической медицины Российского научного центра хирургии имени академика Б. В. Петровского; Scopus Author ID 7003730453, ORCID 0000-0002-3248-1633 (Российская Федерация, г. Москва; e-mail: amoskalev@list.ru).

About the authors:

Natalia S. Timusheva – Junior Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 57221866830, <https://orcid.org/0000-0002-3326-055X> (28 Kommunisticheskaya st., 167000 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: uliasheva.n.s@ib.komisc.ru).

Natalia R. Pakshina – Junior Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 57222155424, <https://orcid.org/0000-0003-2076-0755> (28 Kommunisticheskaya st., 167000 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: pakshina.n.r@ib.komisc.ru).

Ekaterina N. Proshkina – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 56801009300, <https://orcid.org/0000-0003-4558-1796> (28 Kommunisticheskaya st., 167000 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: proshkina.e.n@ib.komisc.ru).

Alexey A. Moskalev – Professor, Doctor of Sciences (Biology), Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Institute of Longevity with a Clinic of Rehabilitation and Preventive Medicine, Russian Science Centre of Surgery named after Academician B. V. Petrovsky; Scopus Author ID 7003730453; ORCID 0000-0002-3248-1633 (2 Abrikosovskiy per., Building 1, Moscow, 119435 Russian Federation; e-mail: amoskalev@list.ru).

Для цитирования:

Анализ геропротекторного потенциала ретиноевой кислоты на модели *Drosophila melanogaster* / Н. С. Тимушева, Н. Р. Пакшина, Е. Н. Прошкина [и др.] // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2025. – № 7 (83) – С. 5–13.

For citation:

Timusheva, N. S. Analiz geroprotekornogo potenciala retinoevoj kisloty na modeli *Drosophila melanogaster* [Analysis of the geroprotective potential of retinoic acid in the *Drosophila melanogaster* model] / N. S. Timusheva, N. R. Pakshina, E. N. Proshkina [et al.] // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2025. – № 7 (83). – P. 5–13.

Дата поступления статьи: 26.08.2024

Прошла рецензирование: 12.09.2024

Принято решение о публикации: 01.10.2024

Received: 26.08.2024

Reviewed: 12.09.2024

Accepted: 01.10.2024

Влияние экстракта ягод малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.) на продолжительность жизни *Drosophila melanogaster*

Н. Р. Пакшина*, Е. Ю. Платонова*, Н. В. Земская*,
Д. А. Голубев*, П. С. Тумаева**, С. А. Патов**,
М. В. Шапошников*, А. А. Москалёв***

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

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

*** Институт долголетия с клиникой восстановительной
и профилактической медицины Российского научного центра
хирургии имени академика Б. В. Петровского,
г. Москва

pakshina.n.r@ib.komisc.ru
platonova.e.u@ib.komisc.ru
zemskeya@ib.komisc.ru
denismeatboy@gmail.com
ser-patov@yandex.ru
polina.nekrasova.98@bk.ru
shaposhnikov@ib.komisc.ru
amoskalev@list.ru

Аннотация

Малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.) – ценная плодовая культура семейства *Rosaceae*, широко используется в пищевой промышленности и медицине. Проведенный нами ВЭЖХ-анализ этанольного экстракта малины подтвердил содержание антоцианов – дельфинидина и пеларгонидина. В настоящем исследовании установлена зависимость эффекта экстракта ягод малины на продолжительность жизни *D. melanogaster* в зависимости от его концентрации в питательной среде. Так, экстракт малины в концентрациях 2,5 и 5 мг/мл вызвал снижение продолжительности жизни дрозophil. Данный эффект, вероятно, обусловлен избыточной антиоксидантной активностью экстракта, перерастающей в прооксидантное действие, нарушающее нормальное функционирование клеток в организме, что в итоге оказывает токсический эффект на выживаемость дрозophil. В то же время при использовании экстракта в концентрациях 0,01, 0,1 и 1 мг/мл не выявлено воспроизводимых по повторностям эффектов на показатели продолжительности жизни дрозophil. Возможно, кратковременное использование экстракта малины может оказывать геропротекторное и адаптогенное действия по механизму гормезиса, однако для подтверждения этой гипотезы необходимы дальнейшие исследования.

Ключевые слова:

малина, экстракт, продолжительность жизни, *Drosophila melanogaster*

The effect of raspberry vulgaris (*Rubus idaeus* L.) berry extract on the lifespan of *Drosophila melanogaster*

N. R. Pakshina*, E. Yu. Platonova*, N. V. Zemskaya*,
D. A. Golubev*, P. S. Tumaeva**, S. A. Patov**,
M. V. Shaposhnikov*, A. A. Moskalev***

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

**Institute of Chemistry, Komi Science Centre of the Ural Branch of
the Russian Academy of Sciences,
Syktyvkar

***Institute of Longevity with a Clinic of Rehabilitation and
Preventive Medicine, Russian Science Centre of Surgery named
after Academician B. V. Petrovsky,
Moscow

pakshina.n.r@ib.komisc.ru
platonova.e.u@ib.komisc.ru
zemskeya@ib.komisc.ru
denismeatboy@gmail.com
ser-patov@yandex.ru
polina.nekrasova.98@bk.ru
shaposhnikov@ib.komisc.ru
amoskalev@list.ru

Abstract

Raspberry vulgaris (*Rubus idaeus* L.) is a valuable fruit crop of the *Rosaceae* family. It is widely used in the food industry and medicine. By the results of the HPLC analysis of a raspberry ethanol extract, the fruit contains anthocyanins such as delphinidin and pelargonidin. We have discovered the dependence of the effects of raspberry extract on the lifespan of *D. melanogaster* on its concentration in the nutrient medium. For example, the raspberry extract at concentrations of 2.5 and 5 mg/ml causes a decrease in the median and maximum lifespan of *Drosophila melanogaster* individuals of both sexes. However, when using the extract at concentrations of 0.01, 0.1 and 1 mg/ml, we have not found any reproducible effects on the lifespan indicators of both sexes of flies. The observed reduction in lifespan of *Drosophila melanogaster* fed on high concentrations of raspberry extract through the whole life of the imago seems to be due to the excessive antioxidant activity. This activity develops into a prooxidant effect that disturbs the normal functioning of cells in the body, which ultimately has a toxic effect on the survival of fruit flies. At the same time, it is possible that a short-term use of raspberry extract can have a geroprotective and adaptogenic effect according to the mechanism of hormesis. Further research is needed to confirm this hypothesis.

Keywords:

raspberry extract, lifespan, *Drosophila melanogaster*

Введение

Малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.) содержит разнообразный спектр биологически активных соединений и является одной из широко потребляемых в пищевых и лечебных целях ягод семейства *Rosaceae*. Например, малиновый сироп активно используют как жаропонижающее и потогонное средство [1]. Ягоды малины обладают противовирусными, антимикробными, противовоспалительными и противоопухолевыми свойствами, а также проявляют антиоксидантную активность [2–4].

В составе ягод содержатся макро- и микроэлементы (Ca, Fe, Mg, K, Na, Zn, Cu, Se и др.), витамины (E, B6, C, A и др.), пищевые волокна. Для них характерен уникальный полифенольный профиль с высоким содержанием антоцианов (цианидин, дельфинидин) и эллагитанина, а также флавонолы (кверцетин, кемпферол) [5]. Эксперименты *in vitro* с имитацией процесса пищеварения показали, что флавоноиды, фенольные кислоты и антоцианы свежей малины (*Rubus idaeus* L.) сохраняют биодоступность для дальнейшего усвоения организмом [6, 7].

Фитохимические вещества, содержащиеся в ягодах, обладают различной биологической активностью, что делает целесообразным их использование для профилактики сердечно-сосудистых заболеваний, снижения риска развития сахарного диабета, рака, ожирения и нейродегенерации [5, 8, 9].

Многие дегенеративные заболевания, такие как рак, атеросклероз и сахарный диабет, являются результатом вредного воздействия свободных радикалов на клеточные системы. Содержащиеся в ягодах малины полифенолы, особенно антоцианы, известны как мощные антиоксиданты и могут нейтрализовать активность свободных радикалов, а также восстанавливать повреждения, вызванные свободными радикалами [10].

Ранее было описано, что различные растительные экстракты плодов (вишни, аронии, черники и др.), содержащие большое количество антоцианов, способны увеличивать продолжительность жизни и устойчивость к неблагоприятным факторам окружающей среды модельных организмов *Drosophila melanogaster*, *Caenorhabditis elegans* [11–13]. Так, например, экстракт плодов черноплодной рябины (*Sorbaronia mitschurinii*) увеличивал медианную продолжительность жизни самцов *D. melanogaster* с моделью бокового амиотрофического склероза на 22 % [14], а также увеличивал продолжительность жизни самок дрозофил со сверхэкспрессией предшественника бета-амилоида человека UAS-Aβ42 до 11 % [15]. Экстракт рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.) также способен увеличивать продолжительность жизни *D. melanogaster*, устойчивость самцов к голоданию, а самок – к действию гипертермии [16]. В зависимости от концентрации экстракт барбариса обыкновенного (*Berberis vulgaris* L.) способен увеличивать продолжительность жизни, также может способствовать устойчивости к воздействию стресс-факторов, целостности кишечного барьера, скорости метаболизма, сохранению двигательной активности особей *Drosophila melanogaster* и проявлять антиоксидантную

(с применением тестов эритроцитов) и антигликирующую активность (с использованием гликирования бычьего слезоточного альбумина) (*in vitro*) [17].

Цель данной работы – оценка эффектов экстракта ягод малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.) на продолжительность жизни особей *Drosophila melanogaster*.

Материалы и методы

Сбор материала. Сбор плодов малины обыкновенной производился в августе 2020 г. в Ботаническом саду (Научная коллекция живых растений № 507428) Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (г. Сыктывкар, Республика Коми). Для дальнейших приготовлений экстрактов ягоды замораживали при температуре –20°С. Для сохранения антоцианового профиля плодов использовали метод экстракции этанол.

Приготовление экстракта. Для приготовления экстракта плоды измельчали и центрифугировали для получения надосадочной жидкости. Эту массу смешивали с глиной и снова центрифугировали. Глину готовили путем смешивания сухого порошка глины с 0,1 М соляной кислоты. Образовавшуюся жидкость сливали и смешивали с экстрагентом: 1%-ный раствор концентрированной соляной кислоты в 96%-ном этиловом спирте. Полученный раствор центрифугировали, а затем этанол и соляную кислоту из экстракта упаривали на вакуумно-ротационном испарителе ИР-1М (Химлаборприбор, Россия) при +40°С для высушивания остатка. Поскольку антоцианы встречаются в растениях в виде солей с сахарными фрагментами, экстракцию проводили кислым раствором, дающим максимальный выход. Фенольные соединения растений в этих условиях плохо растворимы и выход их незначителен. Полифенольные соединения нерастворимы и могут осаждаться в описанных условиях. Экспериментальные концентрации экстракта ягод готовили из полученного этанольного экстракта путем разбавления в 96%-ном этаноле.

Высокоэффективная жидкостная хроматография – масс-спектрометрия (ВЭЖХ-МС). Образцы экстракта из ягод малины анализировали на системе ВЭЖХ Thermo Finnigan Surveyor, оснащенной матричным диодным детектором (200–600 нм) и масс-селективным детектором (Thermo Fisher Scientific Inc., США). Детекцию проводили при длине волны 520 нм, скорости подачи элюента 1 мл/мин, времени анализа 40 мин, в изократическом режиме. В качестве элюента использовали раствор ацетонитрила и 10%-ной муравьиной кислоты (7,93 об./об.) в воде. Применяли хроматографическую колонку 4×250 мм с сорбентом Диасорб-130-С16Т (размер частиц – 7 мкм). Для пробоподготовки 1 мг экстракта растворяли в 10 мл деионизированной воды, после чего наносили на подготовленный картридж с сорбентом Hypersep C18. Картриджи промывали 1 мл элюента с последующей промывкой 10 мл деионизированной воды. Масс-спектры получали на жидкостном хроматографе Thermo Finnigan LCQ Fleet (Thermo Fisher Scientific Inc., США) в сочетании с ионизацией электрораспылением при кинетической энергии

40 эВ. Соединения, выделенные из экстракта в чистом виде, использовали в качестве стандартов для ВЭЖХ-МС, а также для количественного анализа. Строение этих соединений подтверждено методами ИК-, УФ- и ЯМР-спектроскопии, дополнительно молекулярными ионами в МС.

Условия содержания плодовых мушек. Контрольные и экспериментальные особи были собраны в течение 24 ч после вылупления имаго. С использованием углекислотного наркоза (Genesee Scientific, США) мух сортировали по полу и рассаживали в пробирки по 30 особей. Самцов и самок содержали раздельно.

Начиная с первого дня жизни имаго ежедневно вели подсчет числа умерших особей, два раза в неделю мух переносили на свежую среду. Контрольных и экспериментальных мух содержали при температуре +25° С и 12-часовом режиме освещения. Для поддержания стабильных условий содержания использовали климатические камеры Binder KBF720-ICH (Binder, Германия). Состав питательной среды, на которой содержали контрольных и опытных животных при проведении всех экспериментов, был аналогичен контрольной диете из работы [18]: вода – 1 л, кукурузная мука – 92 г, сухие дрожжи – 32,1 г, агар-агар – 5,2 г, глюкоза – 136,9 г, раствор 10 % нипагина в этаноле – 10 мл, раствор 50 % пропионовой кислоты – 10 мл. Экстракт малины в растворе 96 % этанола наносили на поверхность питательной среды в объеме 30 мкл на пробирку.

В качестве контроля использовали среду с добавлением этилового спирта в том же объеме. Изучали экстракт малины в концентрациях 0,01; 0,1; 1; 2,5 и 5 мг/мл.

Анализ продолжительности жизни. Для анализа продолжительности жизни (ПЖ) на каждый вариант эксперимента отбирали свежескормивших имаго (150 особей) по 30–32 особи на каждую пробирку, разделяя по полу (самки и самцы содержались отдельно). Далее производили расчет медианной и максимальной (возраст 90 % смертности особей) ПЖ. Проводили три независимые биологические повторности.

Статистическая обработка результатов. Для оценки достоверности различий между кривыми дожития использовали критерий Колмогорова-Смирнова [19, 20]. Значимость различий между кривыми выживаемости оценивали с помощью логрангового теста [21]. Для оценки статистической значимости отличий по медианной ПЖ использовали логранговый критерий Мантеля-Кокса и критерий Гехана-Бреслоу-Вилкоксона [22, 23]. Достоверность различий по максимальной ПЖ оценивали с помощью метода Ванг-Аллисона [24]. Анализ статистических данных выполняли с помощью программы Statistica 13 (TIBCO Software, США), статистической среды R, версия 2.15.1 (The

R Foundation), и онлайн приложения для анализа выживаемости OASIS2 [25].

Результаты и их обсуждение

Анализ состава экстракта малины обыкновенной. С использованием ВЭЖХ-анализа в экстракте плодов малины были обнаружены следующие антоцианидины: дельфинидин (Gal), пеларгонидин (Gal), пеларгонидин (Glu), пеларгонидин (Ara) (рис. 1).

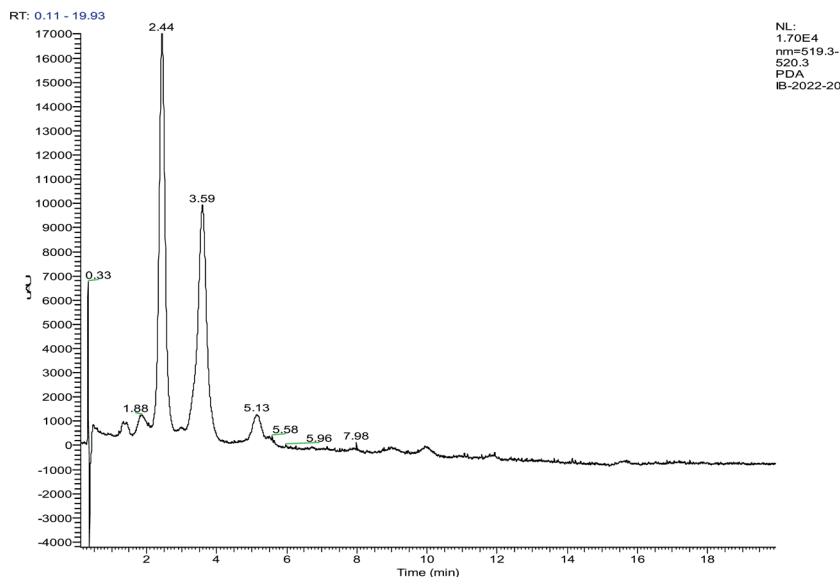


Рисунок 1. Образец высокоэффективной жидкостной хроматографии экстракта ягод *Rubus idaeus* L. Условные обозначения. 1,88 мин. – дельфинидин (Gal); 2,44 – пеларгонидин (Gal); 3,59 – пеларгонидин (Glu); 5,13 – пеларгонидин (Ara).

Figure 1. A sample of high-performance liquid chromatography of *Rubus idaeus* L. berry extract.

Keys. 1.88 min. – delphinidine (Gal); 2.44 – pelargonidine (Gal); 3.59 – pelargonidine (Glu); 5.13 – pelargonidine (Ara).

Эффекты экстракта малины обыкновенной на продолжительность жизни *Drosophila melanogaster*. Мы изучили влияние этанольного экстракта плодов малины (*Rubus idaeus* L.) на продолжительность жизни *Drosophila melanogaster* в концентрациях 0,01; 0,1; 1; 2,5 и 5 мг/мл. Кормление дрозофил экстрактом малины производилось на протяжении всей жизни (в трех независимых повторностях), результаты представлены на рис. 2 и в таблице.

В итоге проведенных экспериментов обнаружено, что у самок в трех повторностях воспроизводится эффект экстракта малины в концентрации 2,5 мг/мл на ПЖ. Наблюдается снижение медианной ПЖ от 2 до 7 % ($p < 0,01$), а также максимальной ПЖ на 3 и 5 % в ($p < 0,01$) двух повторностях. Кроме того, при обработке экстрактом в концентрации 5 мг/мл также наблюдали снижение медианной ПЖ на 2 и 6 % ($p < 0,01$), а максимальной ПЖ – на 3 и 5 % ($p < 0,05$) в двух независимых повторностях. У самцов отмечалось снижение медианной ПЖ на 8 % при концентрации экстракта малины 0,1 мг/мл (в одной повторности) и максимальной ПЖ – на 1 % при концентрации экстракта 1 мг/мл (в другой повторности) (рис. 2, таблица). В остальных вариантах эксперимента не было показано воспроизводимых по повторностям эффектов экстракта малины на показатели

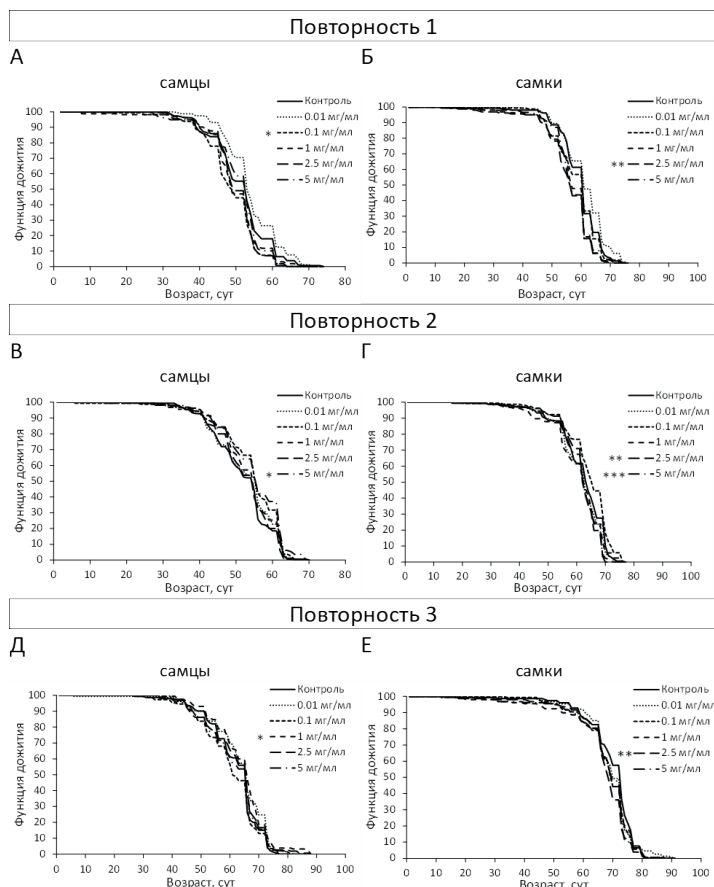


Рисунок 2. Влияние экстракта малины на продолжительность жизни самцов (А, В, Д) и самок (Б, Г, Е) *Drosophila melanogaster*.

Условные обозначения. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$, критерий Колмогорова-Смирнова с учетом поправки Бонферрони.

Figure 2. The effect of raspberry extract on the lifespan of male (A, B, D) and female (Б, Г, Е) of *Drosophila melanogaster*.

Keys. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$, Kolmogorov-Smirnov test with Bonferroni correction.

ПЖ как у самцов, так и у самок (рис. 2, таблица). Полученные данные говорят о токсическом эффекте больших доз (2,5 и 5 мг/мл) экстракта малины на показатели ПЖ самок при кормлении на протяжении всей жизни дрозидов, а также об отсутствии воспроизводимого эффекта на ПЖ самцов.

Известно, что различные полифенолы (флавоноиды, фенольные кислоты, антоцианы и т. д.) растительного и синтетического происхождения проявляют герпротекторный эффект на разнообразных модельных организмах *in vivo* и *in vitro* [26]. Проведенный нами ВЭЖХ-анализ показал, что экстракт малины обыкновенной содержит дельфинидин и пеларгонидин, которые являются основными представителями антоцианов [27].

Известно, что растительные полифенолы, особенно антоцианы, характеризуются мощными антиоксидантными свойствами [9, 10, 26, 28–30]. Механизм антиоксидантного действия этих соединений разнообразен: удаление свободных радикалов, хелатирование ионов переходных металлов (меди, железа), ингибирование ферментов, участвующих в образовании активных форм кислорода, индукция эндогенных антиоксидантных ферментов и предотвращение перекисного окисления липидов [28]. Противовоспалительная активность при-

родных фенольных соединений (включая антоцианы) может включать несколько механизмов: антиоксидантные эффекты и нейтрализацию свободных радикалов, регуляцию активности клеток, связанных с воспалением, влияние на активность ферментов, участвующих в метаболизме арахидоновой кислоты (фосфолипаза А2, липоксигеназа, циклооксигеназа) и индуцируемой синтазы оксида азота (iNOS), регуляция продукции провоспалительных соединений (например, факторов транскрипции, NF- κ B, провоспалительных цитокинов) и модуляция экспрессии провоспалительных генов [29, 31].

Проведенные нами ранее исследования свидетельствуют о неоднозначной роли антиоксидантных свойств антоцианов в эффектах на продолжительность жизни дрозидов. Например, ранее нами был изучен дельфинидин, который увеличивал медианную ПЖ самок на 4 %, но при этом у самцов *Drosophila melanogaster* он снижал медианную продолжительность жизни на 5 % [13]. Ряд экспериментов демонстрирует, что экстракты ягод могут иметь герпротекторный эффект при оптимальных дозах и условиях. Например, экстракт черноплодной рябины в концентрации 2,5 мг/мл значительно увеличивал ПЖ самцов дрозидов на 18 % по сравнению с контролем [32]. Экстракты других ягод также показали подобный результат: добавление 5 мг/мл экстракта черники в корм приводило к увеличению медианной ПЖ мушек примерно на 10 % [33], экстракт клюквы в концентрации 20 мг/мл также увеличивал ее на 10 % [34]. Антиоксидантные свойства антоцианов этих ягод ассоциировались с повышением экспрессии генов антиоксидантной защиты SOD1, CAT и подавлением ассоциированного со старением гена мафусаил (MTH) [33, 34].

Известно, что плоды малины помимо антоцианов содержат еще и эллаготанины, фенольные кислоты, катехины, проантоцианидины, которые оказывают антиоксидантные, противовоспалительные, противораковые, антимикробные свойства [35]. Ранее было описано, что экстракт малины (80 мг/мл) увеличивал среднюю продолжительность жизни *Caenorhabditis elegans* до 30 % [36]. Лиофилизированная черная малина, добавленная в диету мышам *Apc^{Min/+}* (модель колоректального рака), увеличивала медианную выживаемость самцов до 189 дней и самок – до 258 дней, по сравнению с выживаемостью у контрольных самцов (143 дня) и самок (194 дня) [37].

В нашем исследовании экстракт малины обыкновенной вызывал снижение показателей ПЖ только при его использовании в наиболее высоких концентрациях. Известно, что длительное воздействие высоких концентраций растительных полифенолов, которыми богата малина, может быть пагубным. Подобное дозозависимое действие видно на примере черноплодной рябины: в эксперименте при концентрации 0,1 мг/мл экстракт плодов аронии Мичурина (*Sorbaronia mitschurini*) значительно увеличивал медианную ПЖ самцов на 22 %, но при более высоких кон-

Влияние экстракта малины на параметры продолжительности жизни особей *Drosophila melanogaster*

Table

The effect of raspberry extract on the lifespan parameters of *Drosophila melanogaster* individuals

Вариант	Пол	М (сут)	dM (%)	КС	МК	ГБВ	90% (сут)	d90% (%)	ВА	N
1 повторность										
Контроль	♂	53	n/a	n/a	n/a	n/a	61	n/a	n/a	156
0,01 мг/мл	♂	53	0	p > 0,05	p < 0,05	p < 0,05	64	5	p > 0,05	159
0,1 мг/мл	♂	49	-8**	p < 0,05	p < 0,05	p < 0,01	56	-8	p > 0,05	162
1 мг/мл	♂	49	-8	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	61	0	p > 0,05	162
2,5 мг/мл	♂	50	-6	p > 0,05	p > 0,05	p < 0,05	56	-8*	p < 0,05	157
5 мг/мл	♂	53	0	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	59	-3	p > 0,05	157
Контроль	♀	61	n/a	n/a	n/a	n/a	67	n/a	n/a	158
0,01 мг/мл	♀	61	0	p > 0,05	p < 0,05	p > 0,05	70	5	p > 0,05	162
0,1 мг/мл	♀	61	0	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	67	0	p > 0,05	162
1 мг/мл	♀	57	-7**	p > 0,05	p < 0,01	p < 0,01	64	-5*	p < 0,05	161
2,5 мг/мл	♀	57	-7***	p < 0,01	p < 0,001	p < 0,001	64	-5*	p < 0,05	160
5 мг/мл	♀	57	-7**	p > 0,05	p < 0,01	p < 0,01	64	-5*	p < 0,05	146
2 повторность										
Контроль	♂	55	n/a	n/a	n/a	n/a	63	n/a	n/a	167
0,01 мг/мл	♂	56	2	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	63	0	p > 0,05	167
0,1 мг/мл	♂	56	2	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	63	0	p > 0,05	158
1 мг/мл	♂	55	0	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	63	0	p > 0,05	154
2,5 мг/мл	♂	55	0	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	62	-2	p > 0,05	160
5 мг/мл	♂	56	2*	p < 0,05	p < 0,05	p < 0,05	63	0	p > 0,05	164
Контроль	♀	64	n/a	n/a	n/a	n/a	71	n/a	n/a	167
0,01 мг/мл	♀	63	-2	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	70	-1	p > 0,05	156
0,1 мг/мл	♀	66	3	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	72	1	p < 0,05	155
1 мг/мл	♀	63	-2	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	70	-1	p > 0,05	156
2,5 мг/мл	♀	63	-2***	p < 0,01	p < 0,001	p > 0,05	69	-3*	p < 0,05	162
5 мг/мл	♀	63	-2**	p < 0,001	p < 0,01	p > 0,05	69	-3***	p < 0,001	163
3 повторность										
Контроль	♂	66	n/a	n/a	n/a	n/a	73	n/a	n/a	150
0,01 мг/мл	♂	66	0	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	73	0	p > 0,05	154
0,1 мг/мл	♂	61	-8	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	73	0	p > 0,05	147
1 мг/мл	♂	66	0	p < 0,01	p > 0,05	p > 0,05	74	1	p < 0,05	157
2,5 мг/мл	♂	66	0	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	73	0	p > 0,05	159
5 мг/мл	♂	66	0	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	73	0	p > 0,05	153
Контроль	♀	73	n/a	n/a	n/a	n/a	77	n/a	n/a	155
0,01 мг/мл	♀	70	-4	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	77	0	p > 0,05	154
0,1 мг/мл	♀	70	-4	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	77	0	p > 0,05	158
1 мг/мл	♀	70	-4	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	77	0	p > 0,05	158
2,5 мг/мл	♀	69	-6**	p < 0,01	p > 0,05	p < 0,01	76	-1	p > 0,05	158
5 мг/мл	♀	70	-4	p > 0,05	p > 0,05	p > 0,05	76	-1	p > 0,05	157

Условные обозначения. ♂ – самцы; ♀ – самки; М – медианная продолжительность жизни (сут); dM – различия между медианной продолжительностью жизни контрольных и экспериментальных мух (%), 90 % – возраст гибели 90 % особей выборки (сут), d90 % – различия между возрастом гибели 90 % особей в контрольной и экспериментальной выборках (%); N – количество особей в выборке; КС – критерий Колмогорова-Смирнова с учетом поправки Бонферрони; МК – критерий Мантеля-Кокса с учетом поправки Бонферрони; ГБВ – критерий Гехана-Бреслоу-Вилкоксона с учетом поправки Бонферрони; ВА – тест Ванг-Аллисона с учетом поправки Бонферрони; n/a – не применимо.

Keys. ♂ – males; ♀ – females; M – median life expectancy (days); dM – differences between the median life expectancy of control and experimental flies (%); 90 % – age of death of 90 % of individuals in the sample (days); d90 % – differences between the age of death of 90 % of individuals in the control and experimental samples (%); N – number of individuals in the sample; KC – Kolmogorov-Smirnov test with Bonferroni correction; MK – Mantel-Cox criterion with Bonferroni correction; GBV – Gehan-Breslow-Wilcoxon criterion with Bonferroni correction; BA – Wang-Allison test with Bonferroni correction; n/a – not applicable.

центрациях (1 и 5 мг/мл) наблюдалось резкое сокращение медианной и максимальной продолжительности жизни на 14 и 33 % соответственно у линии *Drosophila* с моделью бокового амиотрофического склероза [14]. В подобном эксперименте, с применением экстракта плодов аронии

Мичурина (*Sorbaronia mitschurini*), при кратковременном (на протяжении двух недель, во взрослом возрасте (4–6 неделя жизни)) применении экстракта был обнаружен статистически значимый положительный эффект на медианную (до 5 %) и максимальную (до 9 %) продолжи-

тельность жизни самцов *Drosophila melanogaster* [38]. Вышеописанные эффекты демонстрируют зависимость от таких показателей, как возраст и пол особи, концентрация и длительность использования экстракта.

Таким образом, снижение продолжительности жизни *D. melanogaster* под действием экстракта ягод малины прежде всего обусловлено длительностью его использования (на протяжении всей жизни) и высокими концентрациями. Вероятно, при больших дозах антиоксидантов происходят перегрузка антиоксидантной системы и активация прооксидантного действия полифенолов. Высокие дозы антиоксидантных добавок могут нарушить клеточный гомеостаз, чрезмерно снижая уровень активных форм кислорода [30, 39]. Кроме того, эллагитанины, несмотря на доказанные полезные свойства, при чрезмерном накоплении способны вызывать цитотоксический эффект и отрицательно влиять на жизнеспособность. Ранее было показано, что эллагитанины, выделенные из малины, вызывают значительные повреждения ДНК при концентрациях от 2,5 до 160 мкг/мл, вызывая от 7,3 до 56,8 % ДНК-повреждений [40].

Полученные нами результаты и литературные данные указывают на сложный контекст воздействия растительных экстрактов на такой интегральный показатель, как продолжительность жизни. Доза и режим кормления важны, так как постоянное поступление большого количества биологически активных веществ может накапливаться и проявлять токсический эффект или вызывать аллергическую реакцию, а кратковременное применение умеренных доз – оказывать полезное воздействие на организм [41]. Состав экстракта также играет роль: наряду с полезными антоцианами и флавоноидами он содержит разные фенольные соединения, часть из которых может усиливать окислительный стресс при избыточном накоплении. По данным литературы, в настоящий момент эффекты применения экстрактов плодов малины обыкновенной на модельных организмах *in vitro* и *in vivo* мало изучены, поэтому необходимы дальнейшие исследования с измененным дизайном кормления дрозофил и дополнительными тестами для всестороннего рассмотрения геропротекторного потенциала.

Заключение

Таким образом, в нашем исследовании мы обнаружили, что добавляемый в питательную среду на протяжении всей жизни этанольный экстракт плодов малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.) оказывает негативный эффект на продолжительность жизни как самцов, так и самок *Drosophila melanogaster*.

Для того чтобы всесторонне изучить геропротекторный потенциал экстракта ягод малины, необходимы дальнейшие исследования эффектов применения экстракта на показатели жизнеспособности (выживаемость в неблагоприятных условиях окружающей среды, проницаемость кишечного барьера в различном возрасте) *Drosophila melanogaster*.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

1. Patel, A. V. Therapeutic constituents and actions of *Rubus* species / A. V. Patel, J. Rojas-Vera, C. G. Dacke // *Curr Med Chem.* – 2004. – Vol. 11, № 11. – P. 1501–1512.
2. The antimicrobial activity of fruits from some cultivar varieties of *Rubus idaeus* and *Rubus occidentalis* / M. Krauze-Baranowska, M. Majdan, R. Hałasa [et al.] // *Food Funct.* – 2014. – Vol. 5, № 10. – P. 2536–2541.
3. *Rubus idaeus* extract suppresses migration and invasion of human oral cancer by inhibiting MMP-2 through modulation of the Erk1/2 signaling pathway / Y. W. Huang, C. Y. Chuang, Y. S. Hsieh [et al.] // *Environ Toxicol.* – 2017. – Vol. 32, № 3. – P. 1037–1046.
4. Do raspberry extracts and fractions have antifungal or anti-adherent potential against *Candida* spp.? / L. Dutreix, C. Bernard, C. Juin [et al.] // *Int J Antimicrob Agents.* – 2018. – Vol. 52, № 6. – P. 947–953.
5. Burton-Freeman, B. M. Red raspberries and their bioactive polyphenols: cardiometabolic and neuronal health links / B. M. Burton-Freeman, A. K. Sandhu, I. Edirisinghe // *Adv Nutr.* – 2016. – Vol. 7, № 1. – P. 44–65.
6. Analysis of wild raspberries (*Rubus idaeus* L.): optimization of the ultrasonic-assisted extraction of phenolics and a new insight in phenolics bioaccessibility / N. R. Mihailović, V. B. Mihailović, A. R. Ćirić [et al.] // *Plant Foods Hum Nutr.* – 2019. – Vol. 74, № 3. – P. 399–404.
7. A standardised static in vitro digestion method suitable for food – an international consensus / M. Minekus, M. Almgier, P. Alvito [et al.] // *Food Funct.* – 2014. – Vol. 5, № 6. – P. 1113–1124.
8. Persistence of anticancer activity in berry extracts after simulated gastrointestinal digestion and colonic fermentation / E. M. Brown, G. J. McDougall, D. Stewart [et al.] // *PLoS One.* – 2012. – Vol. 7, № 11. – P. e49740.
9. Antioxidant properties of red raspberry extract alleviate hepatic fibrosis via inducing apoptosis and transdifferentiation of activated hepatic stellate cells / T. H. Wu, P. W. Wang, T. Y. Lin [et al.] // *Biomed Pharmacother.* – 2021. – Vol. 144 – P. 112284.
10. Shahidi, F. Phenolics and polyphenolics in foods, beverages and spices: Antioxidant activity and health effects – A review / F. Shahidi, P. Ambigaipalan // *Journal of Functional Foods.* – 2015. – Vol. 18 – P. 820–897.
11. Tart cherry increases lifespan in *Caenorhabditis elegans* by altering metabolic signaling pathways / S. Jayarathne, L. Ramalingam, H. Edwards [et al.] // *Nutrients.* – 2020. – Vol. 12, № 5. – P. 1482.
12. Chemistry, pharmacology and health benefits of anthocyanins / A. Smeriglio, D. Barreca, E. Bellocchio [et al.] // *Phytother Res.* – 2016. – Vol. 30, № 8. – P. 1265–1286.
13. Исследование влияния природного антоциана дельфинидина на продолжительность жизни *Drosophila*

- melanogaster* / Е. Ю. Платонова, Д. А. Голубев, С. А. Патов [и др.] // Известия Коми научного центра УрО РАН. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2024. – № 9 (75). – С. 92–97.
14. Экстракт плодов черноплодной рябины (*Sorbaronia mitschurinii*) влияет на выживаемость *Drosophila melanogaster* с моделью бокового амиотрофического склероза в зависимости от концентрации / Н. В. Земская, Е. Ю. Платонова, Н. Р. Пакшина [и др.] // Известия Коми научного центра УрО РАН. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2024. – № 9 (75). – С. 84–91.
 15. Исследование нейропротекторных свойств экстракта черноплодной рябины (*Sorbaronia mitschurinii*) у линии *Drosophila melanogaster*, моделирующей болезнь Альцгеймера / Н. В. Земская, Н. Р. Пакшина, Е. Ю. Платонова [и др.] // Известия Коми научного центра УрО РАН. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2023. – № 6 (64). – С. 86–93.
 16. Антиоксидантные и геропротекторные свойства экстракта плодов рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.) / Е. Ю. Платонова, Д. А. Голубев, Н. В. Земская [и др.] // Молекулярная биология. – 2023. – Т. 57, № 6. – С. 979–994.
 17. *Berberis vulgaris* L. extract supplementation exerts regulatory effects on the lifespan and healthspan of *Drosophila* through its antioxidant activity depending on the sex / D. Golubev, E. Platonova, N. Zemskaya [et al.] // Biogerontology. – 2024. – Vol. 25, № 3. – P. 507–528.
 18. Molecular mechanisms of exceptional lifespan increase of *Drosophila melanogaster* with different genotypes after combinations of pro-longevity interventions / M. V. Shaposhnikov, Z. G. Guvatova, N. V. Zemskaya [et al.] // Communications Biology. – 2022. – Vol. 5, № 1. – P. 566.
 19. Modified Kolmogorov-Smirnov test procedures with application to arbitrarily right-censored data / T. R. Fleming, J. R. O'Fallon, P. C. O'Brien [et al.] // Biometrics. – 1980. – Vol. 36, № 4. – P. 607–625.
 20. Hilton, J. F. An algorithm for conducting exact Smirnov tests / J. F. Hilton, C. R. Mehta, N. R. Patel // Computational Statistics & Data Analysis. – 1994. – Vol. 17, № 4. – P. 351–361.
 21. Mehta, C. R. Exact significance testing to establish treatment equivalence with ordered categorical data / C. R. Mehta, N. R. Patel, A. A. Tsiatis // Biometrics. – 1984. – Vol. 40, № 3. – P. 819–825.
 22. Bland, J. M. Survival probabilities (the Kaplan-Meier method) / J. M. Bland, D. G. Altman // Bmj. – 1998. – Vol. 317, № 7172. – P. 1572.
 23. Mantel, N. Evaluation of survival data and two new rank order statistics arising in its consideration / N. Mantel // Cancer Chemother Rep. – 1966. – Vol. 50, № 3. – P. 163–170.
 24. Statistical methods for testing effects on “maximum lifespan” / C. Wang, Q. Li, D. T. Redden [et al.] // Mech Ageing Dev. – 2004. – Vol. 125, № 9. – P. 629–632.
 25. OASIS portable: User-friendly offline suite for secure survival analysis / S. K. Han, H. C. Kwon, J.-S. Yang [et al.] // Molecules and Cells. – 2024. – Vol. 47, № 2. – P. 100011.
 26. Polyphenols as potential geroprotectors / E. Proshkina, L. Koval, E. Platonova [et al.] // Antioxidants & Redox Signaling. – 2024. – Vol. 40, № 7–9. – P. 564–593.
 27. Anthocyanins: a comprehensive review of their chemical properties and health effects on cardiovascular and neurodegenerative diseases / R. Mattioli, A. Francioso, L. Mosca [et al.] // Molecules. – 2020. – Vol. 25, № 17. – P. 3809.
 28. Foti, M. C. Antioxidant properties of phenols / M. C. Foti // J Pharm Pharmacol. – 2007. – Vol. 59, № 12. – P. 1673–1685.
 29. Szymanowska, U. Antioxidant and potentially anti-inflammatory activity of anthocyanin fractions from pomace obtained from enzymatically treated raspberries / U. Szymanowska, B. Baraniak // Antioxidants (Basel). – 2019. – Vol. 8, № 8. – P. 299.
 30. Zhang, W.-Z. Detriments of antioxidant oversupply and determination of the oxidative status / W.-Z. Zhang // Journal of Exploratory Research in Pharmacology. – 2023. – Vol. 8, № 2. – P. 93–94.
 31. Flavonoids as anti-inflammatory agents: implications in cancer and cardiovascular disease / A. García-Lafuente, E. Guillaumon, A. Villares [et al.] // Inflamm Res. – 2009. – Vol. 58, № 9. – P. 537–552.
 32. Jo, A. R. Effects of aronia extract on lifespan and age-related oxidative stress in *Drosophila melanogaster* / A. R. Jo, J. Y. Imm // Food Sci Biotechnol. – 2017. – Vol. 26, № 5. – P. 1399–1406.
 33. Blueberry extract prolongs lifespan of *Drosophila melanogaster* / C. Peng, Y. Zuo, K. M. Kwan [et al.] // Exp Gerontol. – 2012. – Vol. 47, № 2. – P. 170–178.
 34. Cranberry anthocyanin extract prolongs lifespan of fruit flies / L. Wang, Y. M. Li, L. Lei [et al.] // Exp Gerontol. – 2015. – Vol. 69. – P. 189–195.
 35. Ramalingam, G. Raspberries: an aggregation of its bioactive constituents – a narrative review / G. Ramalingam, U. M. T. Natarajasundaram, S. R. Kumar // Journal of Clinical and Diagnostic Research. – 2024. – Vol. 18, № 2. – P. ZE11–ZE15.
 36. Raspberry extract promoted longevity and stress tolerance via the insulin/IGF signaling pathway and DAF-16 in *Caenorhabditis elegans* / B. Song, B. Zheng, T. Li [et al.] // Food Funct. – 2020. – Vol. 11, № 4. – P. 3598–3609.
 37. Dietary supplementation with black raspberries prolongs survival in ApcMin/+ mice / A. Dong, Y. W. Huang, M. Yearsley [et al.] // Food Front. – 2021. – Vol. 2, № 3. – P. 324–328.
 38. Geroprotective effects of *Sorbaronia mitschurinii* fruit extract on *Drosophila melanogaster* / E. Yu. Platonova, N. V. Zemskaya, M. V. Shaposhnikov [et al.] // Journal of Berry Research. – 2021. – Vol. 12, № 1. – P. 73–92.
 39. Milisav, I. Antioxidant vitamins and ageing / I. Milisav, S. Ribarić, B. Poljsak // Subcell Biochem. – 2018. – Vol. 90. – P. 1–23.
 40. Ellagitannins from *Rubus idaeus* L. exert geno- and cy-

tototoxic effects against human colon adenocarcinoma cell line Caco-2 / A. Nowak, M. Sójka, E. Klewicka [et al.] // Journal of Agricultural and Food Chemistry. – 2017. – Vol. 65, № 14. – P. 2947–2955.

41. Hormetic effects of phytochemicals on health and longevity / J. Martel, D. M. Ojcius, Y. F. Ko [et al.] // Trends Endocrinol Metab. – 2019. – Vol. 30, № 6. – P. 335–346.

References

1. Patel, A. V. Therapeutic constituents and actions of *Rubus* species / A. V. Patel, J. Rojas-Vera, C. G. Dacke // Curr Med Chem. – 2004. – Vol. 11, № 11. – P. 1501–1512.
2. The antimicrobial activity of fruits from some cultivar varieties of *Rubus idaeus* and *Rubus occidentalis* / M. Krauze-Baranowska, M. Majdan, R. Hałasa [et al.] // Food Funct. – 2014. – Vol. 5, № 10. – P. 2536–2541.
3. *Rubus idaeus* extract suppresses migration and invasion of human oral cancer by inhibiting MMP-2 through modulation of the Erk1/2 signaling pathway / Y. W. Huang, C. Y. Chuang, Y. S. Hsieh [et al.] // Environ Toxicol. – 2017. – Vol. 32, № 3. – P. 1037–1046.
4. Do raspberry extracts and fractions have antifungal or anti-adherent potential against *Candida* spp.? / L. Dutreix, C. Bernard, C. Juin [et al.] // Int J Antimicrob Agents. – 2018. – Vol. 52, № 6. – P. 947–953.
5. Burton-Freeman, B. M. Red raspberries and their bioactive polyphenols: cardiometabolic and neuronal health links / B. M. Burton-Freeman, A. K. Sandhu, I. Edirisinghe // Adv Nutr. – 2016. – Vol. 7, № 1. – P. 44–65.
6. Analysis of wild raspberries (*Rubus idaeus* L.): optimization of the ultrasonic-assisted extraction of phenolics and a new insight in phenolics bioaccessibility / N. R. Mihailović, V. B. Mihailović, A. R. Ćirić [et al.] // Plant Foods Hum Nutr. – 2019. – Vol. 74, № 3. – P. 399–404.
7. A standardised static in vitro digestion method suitable for food – an international consensus / M. Minekus, M. Almgier, P. Alvito [et al.] // Food Funct. – 2014. – Vol. 5, № 6. – P. 1113–1124.
8. Persistence of anticancer activity in berry extracts after simulated gastrointestinal digestion and colonic fermentation / E. M. Brown, G. J. McDougall, D. Stewart [et al.] // PLoS One. – 2012. – Vol. 7, № 11. – P. e49740.
9. Antioxidant properties of red raspberry extract alleviate hepatic fibrosis via inducing apoptosis and transdifferentiation of activated hepatic stellate cells / T. H. Wu, P. W. Wang, T. Y. Lin [et al.] // Biomed Pharmacother. – 2021. – Vol. 144 – P. 112284.
10. Shahidi, F. Phenolics and polyphenolics in foods, beverages and spices: Antioxidant activity and health effects – A review / F. Shahidi, P. Ambigaipalan // Journal of Functional Foods. – 2015. – Vol. 18 – P. 820–897.
11. Tart cherry increases lifespan in *Caenorhabditis elegans* by altering metabolic signaling pathways / S. Jayarathne, L. Ramalingam, H. Edwards [et al.] // Nutrients. – 2020. – Vol. 12, № 5. – P. 1482.
12. Chemistry, pharmacology and health benefits of anthocyanins / A. Smeriglio, D. Barreca, E. Bellocchio [et al.] // Phytother Res. – 2016. – Vol. 30, № 8. – P. 1265–1286.
13. Issledovanie vliyaniya prirodnogo antociana delfinidina na prodolzhitel'nost zhizni *Drosophila melanogaster* [Study on the effect of the natural anthocyanin delphinidin on the lifespan of *Drosophila melanogaster*] / E. Yu. Platonova, D. A. Golubev, S. A. Patov [et al.] // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2024. – № 9 (75). – P. 92–97.
14. Ekstrakt plodov chernoplodnoj ryabiny (**Sorbaronia mitschurinii*) vliyaet na vyzhivaemost *Drosophila melanogaster* s modelyu bokovogo amiotroficheskogo skleroza v zavisimosti ot koncentracii [Black chokeberry (**Sorbaronia mitschurinii*) fruit extract affects the survival of *Drosophila melanogaster* with a model of amyotrophic lateral sclerosis, depending on the concentration] / N. V. Zemskaya, E. Yu. Platonova, N. R. Pakshina [et al.] // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2024. – № 9 (75). – P. 84–91.
15. Issledovanie nejroprotektornykh svoystv ekstrakta chernoplodnoj ryabiny (**Sorbaronia mitschurinii*) u linii *Drosophila melanogaster*, modeliruyushchej bolezni Al'tsgejmery [Study on the neuroprotective properties of chokeberry extract (**Sorbaronia mitschurinii*) in the *Drosophila melanogaster* line that simulates the Alzheimer's disease] / N. V. Zemskaya, N. R. Pakshina, E. Yu. Platonova [et al.] // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2023. – № 6 (64). – P. 86–93.
16. Antioksidantnye i geroprotektornye svoystva ekstrakta plodov ryabiny obyknovnoy (*Sorbus aucuparia* L.) [Antioxidant and geroprotective properties of the rowan (*Sorbus aucuparia* L.) fruit extract] / E. Yu. Platonova, D. A. Golubev, N. V. Zemskaya [et al.] // Journal of Molecular Biology. – 2023. – Vol. 57, № 6. – P. 979–994.
17. *Berberis vulgaris* L. extract supplementation exerts regulatory effects on the lifespan and healthspan of *Drosophila* through its antioxidant activity depending on the sex / D. Golubev, E. Platonova, N. Zemskaya [et al.] // Biogerontology. – 2024. – Vol. 25, № 3. – P. 507–528.
18. Molecular mechanisms of exceptional lifespan increase of *Drosophila melanogaster* with different genotypes after combinations of pro-longevity interventions / M. V. Shaposhnikov, Z. G. Guvatova, N. V. Zemskaya [et al.] // Communications Biology. – 2022. – Vol. 5, № 1. – P. 566.
19. Modified Kolmogorov-Smirnov test procedures with application to arbitrarily right-censored data / T. R. Fleming, J. R. O'Fallon, P. C. O'Brien [et al.] // Biometrics. – 1980. – Vol. 36, № 4. – P. 607–625.

20. Hilton, J. F. An algorithm for conducting exact Smirnov tests / J. F. Hilton, C. R. Mehta, N. R. Patel // *Computational Statistics & Data Analysis*. – 1994. – Vol. 17, № 4. – P. 351–361.
21. Mehta, C. R. Exact significance testing to establish treatment equivalence with ordered categorical data / C. R. Mehta, N. R. Patel, A. A. Tsiatis // *Biometrics*. – 1984. – Vol. 40, № 3. – P. 819–825.
22. Bland, J. M. Survival probabilities (the Kaplan-Meier method) / J. M. Bland, D. G. Altman // *Bmj*. – 1998. – Vol. 317, № 7172. – P. 1572.
23. Mantel, N. Evaluation of survival data and two new rank order statistics arising in its consideration / N. Mantel // *Cancer Chemother Rep*. – 1966. – Vol. 50, № 3. – P. 163–170.
24. Statistical methods for testing effects on “maximum lifespan” / C. Wang, Q. Li, D. T. Redden [et al.] // *Mech Ageing Dev*. – 2004. – Vol. 125, № 9. – P. 629–632.
25. OASIS portable: User-friendly offline suite for secure survival analysis / S. K. Han, H. C. Kwon, J.-S. Yang [et al.] // *Molecules and Cells*. – 2024. – Vol. 47, № 2. – P. 100011.
26. Polyphenols as potential geroprotectors / E. Proshkina, L. Koval, E. Platonova [et al.] // *Antioxidants & Redox Signaling*. – 2024. – Vol. 40, № 7–9. – P. 564–593.
27. Anthocyanins: a comprehensive review of their chemical properties and health effects on cardiovascular and neurodegenerative diseases / R. Mattioli, A. Francioso, L. Mosca [et al.] // *Molecules*. – 2020. – Vol. 25, № 17. – P. 3809.
28. Foti, M. C. Antioxidant properties of phenols / M. C. Foti // *J Pharm Pharmacol*. – 2007. – Vol. 59, № 12. – P. 1673–1685.
29. Szymanowska, U. Antioxidant and potentially anti-inflammatory activity of anthocyanin fractions from pomace obtained from enzymatically treated raspberries / U. Szymanowska, B. Baraniak // *Antioxidants (Basel)*. – 2019. – Vol. 8, № 8. – P. 299.
30. Zhang, W.-Z. Detriments of antioxidant oversupply and determination of the oxidative status / W.-Z. Zhang // *Journal of Exploratory Research in Pharmacology*. – 2023. – Vol. 8, № 2. – P. 93–94.
31. Flavonoids as anti-inflammatory agents: implications in cancer and cardiovascular disease / A. García-Lafuente, E. Guillaumon, A. Villares [et al.] // *Inflamm Res*. – 2009. – Vol. 58, № 9. – P. 537–552.
32. Jo, A. R. Effects of aronia extract on lifespan and age-related oxidative stress in *Drosophila melanogaster* / A. R. Jo, J. Y. Imm // *Food Sci Biotechnol*. – 2017. – Vol. 26, № 5. – P. 1399–1406.
33. Blueberry extract prolongs lifespan of *Drosophila melanogaster* / C. Peng, Y. Zuo, K. M. Kwan [et al.] // *Exp Gerontol*. – 2012. – Vol. 47, № 2. – P. 170–178.
34. Cranberry anthocyanin extract prolongs lifespan of fruit flies / L. Wang, Y. M. Li, L. Lei [et al.] // *Exp Gerontol*. – 2015. – Vol. 69. – P. 189–195.
35. Ramalingam, G. Raspberries: an aggregation of its bioactive constituents – a narrative review / G. Ramalingam, U. M. T. Natarajasundaram, S. R. Kumar // *Journal of Clinical and Diagnostic Research*. – 2024. – Vol. 18, № 2. – P. ZE11–ZE15.
36. Raspberry extract promoted longevity and stress tolerance via the insulin/IGF signaling pathway and DAF-16 in *Caenorhabditis elegans* / B. Song, B. Zheng, T. Li [et al.] // *Food Funct*. – 2020. – Vol. 11, № 4. – P. 3598–3609.
37. Dietary supplementation with black raspberries prolongs survival in ApcMin/+ mice / A. Dong, Y. W. Huang, M. Yearsley [et al.] // *Food Front*. – 2021. – Vol. 2, № 3. – P. 324–328.
38. Geroprotective effects of **Sorbaronia mitschurii* fruit extract on *Drosophila melanogaster* / E. Yu. Platonova, N. V. Zemskaya, M. V. Shaposhnikov [et al.] // *Journal of Berry Research*. – 2021. – Vol. 12, № 1. – P. 73–92.
39. Milisav, I. Antioxidant vitamins and ageing / I. Milisav, S. Ribarič, B. Poljsak // *Subcell Biochem*. – 2018. – Vol. 90. – P. 1–23.
40. Ellagitannins from *Rubus idaeus* L. exert geno- and cytotoxic effects against human colon adenocarcinoma cell line Caco-2 / A. Nowak, M. Sójka, E. Klewicka [et al.] // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. – 2017. – Vol. 65, № 14. – P. 2947–2955.
41. Hormetic effects of phytochemicals on health and longevity / J. Martel, D. M. Ojcius, Y. F. Ko [et al.] // *Trends Endocrinol Metab*. – 2019. – Vol. 30, № 6. – P. 335–346.

Благодарность (госзадание)

Исследования выполнены в рамках государственного задания по теме «Генетические механизмы стрессоустойчивости и контроля продолжительности жизни для поиска новых мишеней для геропротекторных вмешательств на модели *Drosophila melanogaster*» (№ 125013101228-2).

В работе использованы линии из коллекции лабораторных линий плодовых мушек *Drosophila* Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (<https://ckp-rf.ru/catalog/usu/471927/>).

Acknowledgements (state task)

The research was carried out within the framework of the state assignment on the topic “Geneticheskie mekhanizmy stressoustojchivosti i kontrolya prodolzhitel'nosti zhizni dlya poiska novyh mishenej dlya geroprotekturnyh vmeshatel'stv na

modeli *Drosophila melanogaster* [Genetic mechanisms of stress tolerance and life expectancy control for the search of new targets for geroprotective interventions on the *Drosophila melanogaster* model]” (№ 125013101228-2).

The collection of laboratory lines of *Drosophila* fruit flies at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences has been used in the work (<https://ckp-rf.ru/catalog/usu/471927/>).

Информация об авторах:

Пакшина Наталья Ришатовна – младший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 57222155424; ORCID 0000-0003-2076-0755 (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: pakshina.n.r@ib.komisc.ru).

Платонова Елена Юрьевна – младший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 57217200914; ORCID 0000-0002-4632-2385 (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: platonova.e.u@ib.komisc.ru).

Земская Надежда Владимировна – младший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 56781497800; ORCID 0000-0002-8746-0020 (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: zemskaia@ib.komisc.ru).

Голубев Денис Анатольевич – младший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 57223300036; ORCID 0000-0003-0570-8211 (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: denismeatboy@gmail.com).

Тумаева Полина Сергеевна – младший научный сотрудник Института химии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, д. 48; e-mail: polina.nekrasova.98@bk.ru).

Патов Сергей Александрович – кандидат химических наук, научный сотрудник Института химии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, д. 48; e-mail: ser-patov@yandex.ru).

Шапошников Михаил Вячеславович – доцент, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 7004704906; ORCID 0000-0002-4625-6488 (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: shaposhnikov@ib.komisc.ru).

Москалёв Алексей Александрович – профессор, доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, Институт долголетия с клиникой восстановительной и профилактической медицины Российского научного центра хирургии имени академика Б. В. Петровского; Scopus Author ID 7003730453, ORCID 0000-0002-3248-1633 (Российская Федерация, г. Москва; e-mail: amoskalev@list.ru).

About the authors:

Natalya R. Pakshina – Junior Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 57222155424; ORCID 0000-0003-2076-0755 (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, Komi Republic, 167982 Russian Federation; e-mail: pakshina.n.r@ib.komisc.ru).

Elena Yu. Platonova – Junior Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 57217200914; ORCID 0000-0002-4632-2385 (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, Komi Republic, 167982 Russian Federation; e-mail: platonova.e.u@ib.komisc.ru).

Nadezhda V. Zemskaya – Junior Researcher at Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 56781497800; ORCID 0000-0002-8746-0020 (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, Komi Republic, 167982 Russian Federation; e-mail: zemskaia@ib.komisc.ru).

Denis A. Golubev – Junior Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 57223300036; ORCID 0000-0003-0570-8211 (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, Komi Republic, 167982 Russian Federation; e-mail: denismeatboy@gmail.com).

Polina S. Tumaeva – Junior Researcher at the Institute of Chemistry, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (48 Pervomayskaya st., Syktyvkar, Komi Republic, 167000 Russian Federation; e-mail: polina.nekrasova.98@bk.ru).

Sergey A. Patov – Candidate of Sciences (Chemistry), Researcher at the Institute of Chemistry, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (48 Pervomayskaya st., Syktyvkar, Komi Republic, 167000 Russian Federation; e-mail: ser-patov@yandex.ru).

Mikhail V. Shaposhnikov – Candidate of Sciences (Biology), Associate Professor, Leading Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 7004704906; ORCID 0000-0002-4625-6488 (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, Komi Republic, 167982 Russian Federation; e-mail: shaposhnikov@ib.komisc.ru).

Alexey A. Moskalev – Professor, Doctor of Sciences (Biology), Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Institute of Longevity with a Clinic of Rehabilitation and Preventive Medicine, Russian Science Centre of Surgery named after Academician B. V. Petrovsky, Scopus Author ID 7003730453; ORCID 0000-0002-3248-1633 (2 Abrikosovskiy per., Building 1, Moscow, 119435 Russian Federation; e-mail: amoskalev@list.ru).

Для цитирования:

Влияние экстракта ягод малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.) на продолжительность жизни *Drosophila melanogaster* / Н. Р. Пакшина, Е. Ю. Платонова, Н. В. Земская [и др.] // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2025. – № 7 (83) – С. 14–24.

For citation:

Pakshina, N. R. Vliyanie ekstrakta yagod maliny obyknovennoj (*Rubus idaeus* L.) na prodolzhitelnost zhizni *Drosophila melanogaster* [The effect of raspberry vulgaris (*Rubus idaeus* L.) berry extract on the lifespan of *Drosophila melanogaster*] / N. R. Pakshina, E. Yu. Platonova, N. V. Zemskaya [et al.] // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2025. – № 7 (83). – P. 14–24.

Дата поступления статьи: 05.08.2025

Прошла рецензирование: 08.09.2025

Принято решение о публикации: 15.09.2025

Received: 05.08.2025

Reviewed: 08.09.2025

Accepted: 15.09.2025

Радиомодифицирующие свойства бутилгидрокситолуола на примере *Drosophila melanogaster*

Е. А. Юшкова

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

Аннотация

В экспериментах на *Drosophila melanogaster* проведена оценка радиомодифицирующего действия бутилгидрокситолуола (БГТ) путем исследования уровня повреждений ДНК и выживаемости у линии дикого типа *Canton-S* и мутантов по *sod*-генам. Установлено, что введение в диету дрозофил БГТ может вызвать снижение чувствительности к хроническому γ -излучению разной интенсивности (0,42 и 40,3 мГр/ч). У особей с нормальным функционированием генов (*Canton-S*), развивающихся в условиях хронического облучения, БГТ в концентрациях выше 1 мкМ благоприятно влияет на цитогенетический показатель (снижая его уровень при мощностях дозы 0,42 и 40,3 мГр/ч) и продолжительность жизни (увеличивая ее параметры при мощности дозы 0,42 мГр/ч). Обнаружено специфическое влияние БГТ на генотипы с низкой активностью цитоплазматической (*sod[n1]/+*) и митохондриальной (*sod[delta02]/+*) супероксиддисмутазы. По показателям «повреждения ДНК» и «выживаемость» наиболее выраженный радиопротекторный эффект БГТ был отмечен у животных линии *sod[n1]/+*. Этот эффект зафиксирован при концентрациях вещества, превышающих 10 мкМ, и всех мощностях облучения. У особей линии *sod[delta02]/+* противолучевое действие БГТ выявлено в концентрациях 10–20 мкМ (на уровень повреждений ДНК) и 100 мкМ (на продолжительность жизни). Комбинация БГТ и хронического облучения имеет преимущественно антагонистический (у всех генотипов), реже синергический/аддитивный (у *sod*-мутантов) характер. Данный препарат в зависимости от концентрации способен уменьшать повреждения ДНК и увеличивать продолжительность жизни у особей определенного генотипа, что указывает на его способность замедлять процессы старения. Таким образом, экспериментальные данные указывают на то, что введение БГТ в диету дрозофил может оказывать радиопротекторное действие, адаптируя организм к хроническому γ -излучению, и влияние этого эффекта зависит от генетического фона животных, особенно уровня активности соответствующих *sod*-генов.

Ключевые слова:

дрозофила, γ -излучение, бутилгидрокситолуол, ДНК-разрывы, продолжительность жизни, антиоксидантная система, мутации в *sod*-генах

Radiomodifying properties of butylhydroxytoluene using *Drosophila melanogaster* as an example

E. A. Yushkova

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

Abstract

In experiments on *Drosophila melanogaster*, the radiomodifying effect of butylhydroxytoluene (BHT) was assessed by studying the level of DNA damage and lifespan in the wild-type *Canton-S* strain and *sod*-gene mutants. It was found that the introduction of BHT into the diet of *Drosophila* can lead to a decrease in sensitivity to chronic γ -radiation of different intensities (0.42 and 40.3 mGy/h). In individuals with normal gene functioning (*Canton-S*), which develop under conditions of chronic irradiation, BHT in concentrations above 1 μ M has a beneficial effect on the cytogenetic index (reducing its level at dose rates of 0.42 and 40.3 mGy/h) and lifespan (increasing its parameters at dose rate of 0.42 mGy/h). A specific effect of BHT on genotypes with low activity of cytoplasmic (*sod[n1]/+*) and mitochondrial (*sod[delta02]/+*) superoxide dismutase was found. According to the "DNA damage" and "survival" parameters, the most pronounced radioprotective effect of BHT was noted in animals of the *sod[n1]/+* strain. This effect was recorded at concentrations of the substance exceeding 10 μ M and at all irradiation rates. In individuals of the *sod[delta02]/+* strain, the antiradiation effect of BHT was revealed at concentrations of 10–20 μ M (on the level of DNA damage) and 100 μ M (on lifespan). The combination of BHT and chronic irradiation has a predominantly antagonistic (in all genotypes), less often synergistic/additive (in *sod*-mutants) character. This preparation, depending on the concentration, is able to reduce DNA damage and increase the lifespan of individuals of a certain genotype, which indicates its ability to slow down the aging process. Thus, the experimental data indicate that the introduction of BHT into the diet of *Drosophila* can have a radioprotective effect, adapting the organism to chronic γ -radiation. The efficiency of this effect depends on the genetic background of animals, especially on the activity level of the corresponding *sod*-genes.

Keywords:

Drosophila, γ -radiation, butylhydroxytoluene, DNA breaks, lifespan, antioxidant system, mutations in *sod*-genes

Введение

Большое число популяций организмов, а также человек испытывают постоянное повышенное радиационное воздействие благодаря естественному и техногенному (вследствие развития ядерной энергетики, испытания ядерного оружия, аварий на объектах радиационной промышленности, растущего количества радиоактивных отходов) радиационному фону. Для человека риск радиационного поражения возрастает при применении ионизирующих излучений в лучевой диагностике и радиотерапии злокачественных опухолей. Накоплено много данных, свидетельствующих о том, что облучение индуцирует нестабильность генома, на фоне которого возникают различные типы повреждений ДНК, мутации, хромосомные aberrации и др. [1]. На сегодняшний день отсутствуют универсальные противолучевые средства, способные уменьшить поражающее действие облучения во всех диапазонах доз. Данный факт связан с различными биохимическими и молекулярно-генетическими механизмами, которые участвуют в формировании последствий воздействия ионизирующей радиации на организм [2, 3]. Важную роль в радиозащите клеток играет активация антиоксидантной системы, направленная на подавление свободных радикалов и последующего окислительного стресса [3].

Известно, что синтетические соединения обладают радиопротекторными свойствами по отношению к влиянию ионизирующего излучения в сублетальных и летальных дозах. В то время как вещества природного происхождения оказывают противолучевой эффект при низкоинтенсивном облучении [там же]. Поиск химических средств, повышающих радиорезистентность организма в условиях хронического облучения в малых дозах, в настоящее время становится все более актуальным в связи с широким использованием радиационных источников в клинической практике и повседневной деятельности человека. С этой целью активно ведутся разработка и апробация новых полусинтетических и синтетических антиоксидантов с низкой токсичностью, потенциально обладающих радиозащитным действием.

Бутилгидрокситолуол (БГТ, Butylhydroxytoluene (BHT)), одобренный FDA (Food and Drug Administration, США) широко используется в качестве консерванта в пищевой промышленности [4]. Это синтетическое вещество хорошо известно в клинических и биологических исследованиях как сильный антиоксидант, агент с противоканцерогенными, антинекротическими, противовирусными и антимикробными свойствами [5-7]. Данные свойства БГТ проявляются только при его воздействии на организм в небольших концентрациях [8]. Бутилгидрокситолуол в высоких концентрациях может вызвать выраженный цитотоксический эффект, нарушения эндокринной системы, гемолиз, репродуктивную токсичность и рак [5, 7]. Есть сведения, демонстрирующие его радиопротекторный потенциал у разных модельных животных, подвергшихся острому облучению [9, 10]. Роль БГТ в модификации эффектов хронического облучения разной интенсивности не изучена. Кроме того, неясно, способен ли БГТ компенсировать

дефицит естественных антиоксидантов организма в заданных условиях облучения.

Цель работы – оценить радиомодифицирующие свойства бутилгидрокситолуола путем исследования интегральных показателей выживаемости хронически облученных особей *Drosophila melanogaster* с низким уровнем ферментов антиоксидантной системы.

Материалы и методы

Линии *Drosophila melanogaster*. В качестве экспериментального материала были использованы линия дикого типа *Canton-S* и линии, характеризующиеся низким уровнем синтеза цитоплазматической Cu/Zn- (#4015, *sod[n1]/+*, генотип: *Sod[n1]red[1]/TM3,Sb[1]Ser[1]*) и митохондриальной Mn- (#27643, *sod[delta02]/+*, генотип: *y[1]w[*];Sod2[Delta02]/CyO*) супероксиддисмутазы [11]. Данные линии получены из крупного зарубежного коллекционного центра (Блумингтон, США).

Методы. Биологическая эффективность бутилгидрокситолуола (2,6-ди-трет-бутил-4-метилфенол, ООО «Био-Мир», Россия) была оценена критериями, определяющими продолжительность жизни и уровень повреждений ДНК (методом «ДНК-комет» в нейтральной версии pH). Анализ средней, медианной и максимальной продолжительности жизни был проведен на имаго самцов (не более 20 особей на пробирку, 300 особей на вариант), отобранных в течение суток после вылета и помещенных на обедненную сахараагаровую среду [12]. Самцы были пересажены на свежий корм дважды в неделю. Подсчет числа умерших особей был произведен ежедневно (кроме субботы и воскресенья). Полученные результаты были оформлены в виде кривых выживания и статистически обработаны с помощью лог-рангового теста. Значимость различий в средней, медианной и максимальной продолжительности жизни была рассчитана с использованием тестов Флеминга-Харингтона и Ванга-Аллисона с поправкой Бонферрони в онлайн-приложении OASIS 2 (<https://sbi.postech.ac.kr/oasis2>) [13].

Уровень повреждений ДНК был исследован в клетках нервных ганглиев (нейробластах) личинок третьего возраста [14]. Получение препаратов с нуклеоидами и их визуальная обработка подробно описаны в работе [15]. Статистическая значимость различий в значениях ОТМ (Olive tail moment – момент «хвоста кометы» по П. Л. Оливе) была определена по t-критерию Стьюдента.

Обработка БГТ. Бутилгидрокситолуол, растворенный в 96%-ном этаноле, в разных концентрациях (1, 10, 20 и 100 мкМ) был добавлен (по 30 мкл) на питательную (дрожжевую, сахарно-манковую) среду. В каждую пробирку со средой с БГТ и без (контроль, включающий только 96%-ный этанол) были помещены родительские формы исследуемых линий дрозофилы для получения кладок с эмбрионами. Обработка БГТ была проведена на чувствительных к различным воздействиям стадиях преимагинального развития дрозофил, когда происходит интенсивная пролиферация и дифференциация клеток организма. Для оценки цитогенетического показателя

время экспозиции БГТ для всех концентраций составило 5 сут (стадии «эмбрион» – «личинка третьего возраста»), для анализа выживаемости – 12 сут (стадии «эмбрион» – «имаго»). Все экспериментальные культуры дрозофилы содержали в стандартных условиях: при температуре $+23^{\circ}\text{C} \pm 0,1$ и 12-часовом режиме освещения.

Условия облучения. Особи на предимагинальных стадиях были подвергнуты хроническому облучению в разных мощностях экспозиционной дозы (0,42 и 40,3 мГр/ч). Накопленные дозы составили 0,05, 0,12 и 4,8 Гр. Источником γ -излучения служил ^{226}Ra (56 мГр/ч).

Дизайн эксперимента, включающий подробное описание особенностей обработки БГТ и условий облучения с указанием исследуемых стадий животных и показателей, представлен на рис. 1. Эксперимент был проведен в трех независимых биологических повторностях.



Рисунок 1. Дизайн эксперимента, включающий подробное описание особенностей обработки БГТ и условий облучения с указанием исследуемых стадий животных и показателей.

Figure 1. Experimental design including a detailed description of BHT treatment and irradiation conditions, indicating the development stages of animals and parameters studied.

Коэффициенты взаимодействия БГТ и облучения.

Оценка реакций животных на совместное действие ионизирующего излучения и БГТ в разных концентрациях была проведена с использованием коэффициентов взаимодействия (Kw), которые были рассчитаны по формуле: $Kw = \Delta A(X; Y) / \Delta A(0; Y) + A(X; 0)$, где $\Delta A(X; Y) = A(X; Y) - A(0; 0)$ – превышение совместного влияния факторов X (препарат) и Y (облучение) по сравнению с контролем; $\Delta A(0; Y) + A(X; 0)$ – сумма превышения эффектов при раздельном воздействии исследуемых факторов [16].

Результаты и их обсуждение

Оценка уровня повреждений ДНК. Показано, что раствор БГТ без облучения оказывает генотоксическое действие в концентрациях 1–10 мкМ (у линии *sod[delta02]/+*), 10 мкМ (у линии *Canton-S*) и 1–100 мкМ (у линии *sod[n1]/+*) (рис. 2). У линий *Canton-S* и *sod[delta02]/+* препарат в более высоких концентрациях (выше 20 мкМ) либо не влиял на цитогенетический параметр, либо значимо ($p < 0,05$) снижал его уровень (у особей *Canton-S*). Это свидетельствует о положительной эффективности БГТ в концентрациях, превышающих 20 мкМ при фоновых значениях радиации.

В отсутствии влияния БГТ хроническое облучение мощностью 40,3 мГр/ч приводит к увеличению ($p < 0,05$)

повреждений ДНК у особей с дисфункцией *sod*-генов (рис. 3). У линии дикого типа *Canton-S* не обнаружено цитогенетического эффекта облучения, но при включении в диету БГТ характер реакции особей в ответ на облучение зависел от концентрации внесенного вещества и накопленной дозы γ -излучения (в единственном случае). У данного генотипа БГТ проявил радиопротекторные свойства при концентрациях 10–20 мкМ ($p < 0,01$), снижая количество клеток с поврежденной ДНК. В то время как при концентрации 100 мкМ препарат усиливал ($p < 0,01$) только действие хронического облучения мощностью 40,3 мГр/ч. Значимость наблюдаемых эффектов была получена при сравнении средних значений ОТМ между облученными особями, в чью диету входил БГТ, и особями, развивающимися в условиях раздельного действия изучаемых факторов («Контроль+облучение» или «Концентрация»). У линии *sod[n1]/+* с низким синтезом цитоплазматической супероксиддисмутазы БГТ повлиял на формирование радиорезистентных признаков у облученных животных при воздействии всех концентраций вещества и накопленных доз γ -излучения ($p < 0,05$ – $0,001$). Так, уровень повреждений ДНК в клетках нервных ганглиев особей, испытывающих одновременное действие БГТ и облучения, оказался ниже уровня разрывов ДНК в нейробластах личинок, подвергавшихся либо действию БГТ, либо ионизирующему излучению. Напротив, у особей линии *sod[delta02]/+* противолучевой эффект ($p < 0,05$ и $p < 0,001$) БГТ был обнаружен в концентрациях 1–20 мкМ и при хроническом низкоинтенсивном облучении (0,42 мГр/ч). У этого же генотипа БГТ в концентрациях 20–100 мкМ способен повышать ($p < 0,05$) радиочувствительность особей, содержащихся при воздействии хронического облучения более высокой интенсивности (40,3 мГр/ч).

Оценка влияния БГТ на радиационно-индуцированные генетические нарушения у дрозофилы была изучена в работе [9], в которой описаны и проанализированы противоречивые результаты воздействия БГТ на половые клетки дрозофил мужского пола, подвергшиеся острому облучению. Показано, что радиозащитные эффекты БГТ наблюдались только на уровне рецессивных сцепленных

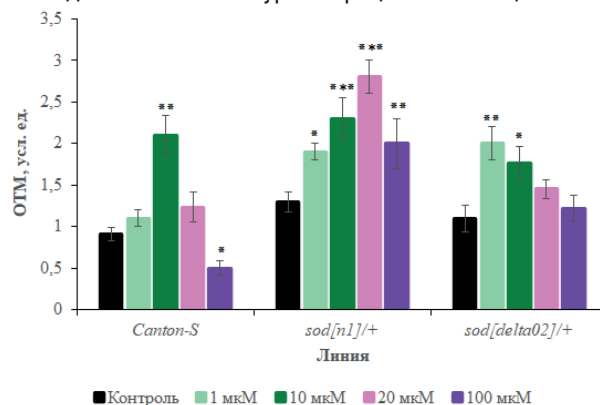


Рисунок 2. Влияние БГТ в разной концентрации на уровень повреждений ДНК в клетках нервных ганглиев *D. melanogaster*.

Условные обозначения. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ – по сравнению с контролем.

Figure 2. Effect of BHT in different concentrations on the level of DNA damage in *D. melanogaster* nerve ganglion cells.

Keys. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ – compared to the control.

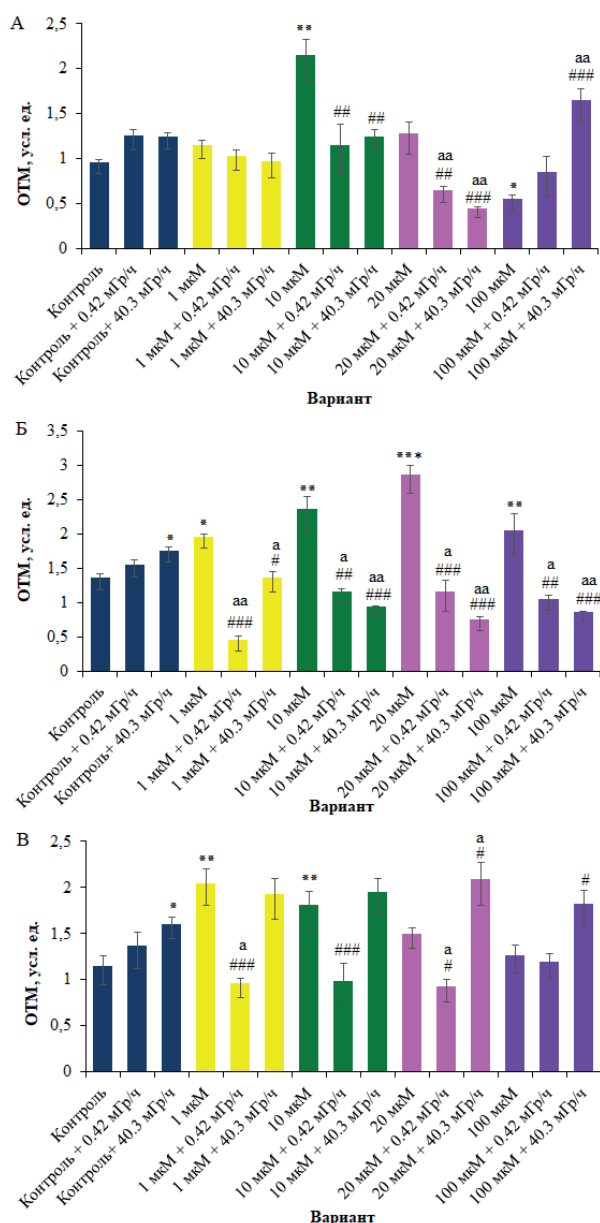


Рисунок 3. Уровень повреждений ДНК в клетках нервных ганглиев линий *Canton-S* (А), *sod[n1]/+* (Б) и *sod[delta02]/+* (В) после лечения БГТ и хронического облучения.

Условные обозначения. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ – по сравнению с контролем; # $p < 0,05$; ## $p < 0,01$; ### $p < 0,001$ – между необлученными и облученными вариантами в соответствующих концентрации и мощности облучения; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ – между облученным вариантом без БГТ («Контроль+0,42 мГр/ч» или «Контроль+40,3 мГр/ч») и облученным вариантом в соответствующей концентрации и мощности облучения.

Figure 3. The level of DNA damage in the nerve ganglion cells of the *Canton-S* (A), *sod[n1]/+* (B) and *sod[delta02]/+* (B) strains after treatment with BHT and chronic irradiation.

Keys. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ – compared with the control; # $p < 0,05$; ## $p < 0,01$; ### $p < 0,001$ – between non-irradiated and irradiated variants at the corresponding concentration and irradiation power; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ – between the irradiated variant without BHT ("Control+0.42 mGy/h" or "Control+40.3 mGy/h") and the irradiated variant at the corresponding concentration and irradiation power.

с полом мутаций и транслокаций. По другим нарушениям генетического материала, включающим доминантные летальные мутации, аутосомно-рецессивные летали и потерю X-хромосомы, препарат оказывал радиосенсибилизирующее действие. Настоящее исследование рассматривает

цитогенетические эффекты БГТ на уровне соматического генома, что позволило более целостно оценить влияние препарата и интерпретировать полученные сведения относительно организма в целом. В большинстве случаев данные продемонстрировали снижение частоты повреждений ДНК в соматических клетках облученных животных, коррелирующее с повышенной их выживаемостью.

Оценка продолжительности жизни. У *Canton-S* по сравнению с контролем БГТ либо снижает параметры выживаемости, либо не влияет на них (рис. 4 А). Сравнение

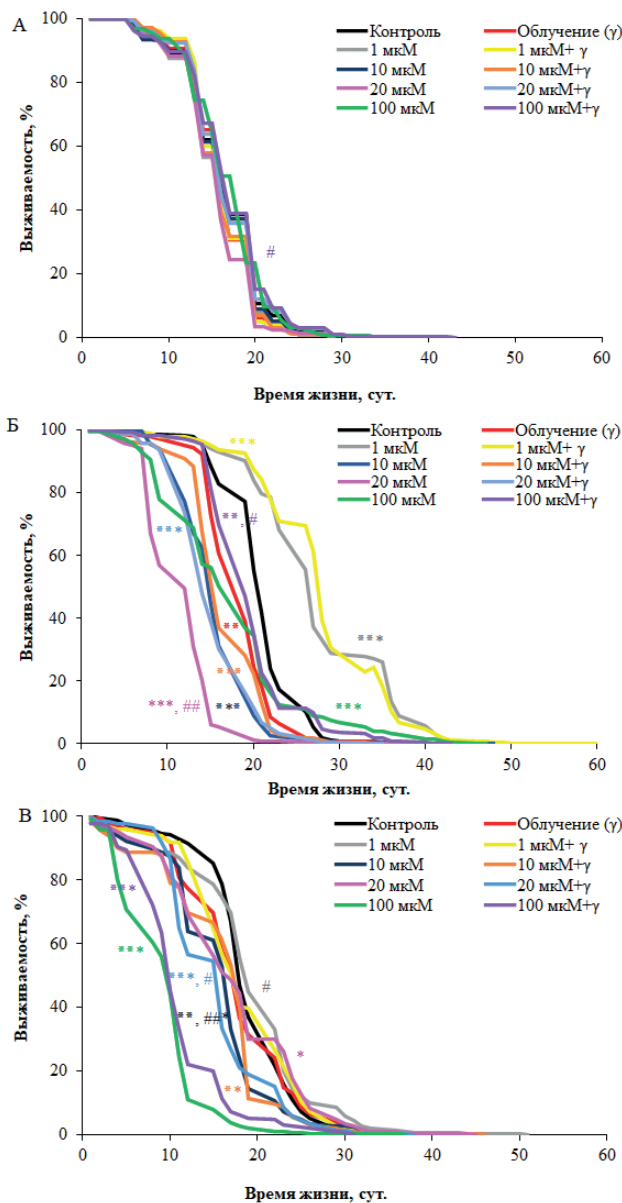


Рисунок 4. Кривые выживания самцов линий *Canton-S* (А), *sod[n1]/+* (Б) и *sod[delta02]/+* (В) после лечения БГТ и хронического низкоинтенсивного облучения (0,42 мГр/ч).

Условные обозначения. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ – по сравнению с контролем; # $p < 0,05$; ## $p < 0,01$ – между необлученными и облученными вариантами в соответствующей концентрации.

Figure 4. Survival curves of males of the *Canton-S* (A), *sod[n1]/+* (B) and *sod[delta02]/+* (B) strains after treatment with BHT and chronic low-intensity irradiation (0.42 mGy/h).

Keys. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ – compared with the control; # $p < 0,05$; ## $p < 0,01$ – between non-irradiated and irradiated variants at the corresponding concentration.

Таблица 1
Продолжительность жизни самцов *D. melanogaster* после воздействия БГТ и хронического облучения мощностью 0,42 мГр/ч

Table 1
Lifespan of *D. melanogaster* males after exposure to BHT and chronic irradiation at a rate of 0.42 mGy/h

Линия	УЭ	Параметры продолжительности жизни					
		M±SE	ΔM	50 %	Δ50 %	90 %	Δ90 %
<i>Canton-S</i>	Контроль	16,6 ± 0,3	H	16	H	22	H
	Облучение (γ)	16,2 ± 0,2	-2,4	16	0	21	-4,5
	1 мкМ	16,4 ± 0,2	-1,2	16	0	21	-4,5
	1 мкМ + γ	16,3 ± 0,2	-1,8	16	0	21	-4,5
	10 мкМ	16,5 ± 0,3	-0,6	17	+6,2	21	-4,5
	10 мкМ + γ	16,2 ± 0,2	-2,4	16	0	21	-4,5
	20 мкМ	15,7 ± 0,3	-5,4	16	0	20	-9,1*
	20 мкМ + γ	16,8 ± 0,2	+1,2	16	0	22#	0
	100 мкМ	17,1 ± 0,3	+3,0	19	+18,7*	21	-4,5
<i>sod[n1]/+</i>	100 мкМ + γ	17,0 ± 0,3	+2,4	17#	-6,2	22	0
	Контроль	22,8 ± 0,4	H	25	H	31	H
	Облучение (γ)	20,2 ± 0,4	-11,4*	22	-12,0	25	-24,0*
	1 мкМ	20,9 ± 0,7	-8,3	30	+20,0*	36	+16,1*
	1 мкМ + γ	27,6 ± 0,5#	+20,0*	21#	-16,0*	31#	0
	10 мкМ	19,3 ± 0,4	-15,3*	17	-32,0*	30	-3,2
	10 мкМ + γ	18,9 ± 0,5	-17,1*	18	-28,0*	30	-3,2
	20 мкМ	16,4 ± 0,2	-28,1*	16	-36,0*	21	-32,2*
	20 мкМ + γ	18,9 ± 0,5#	-17,1*	17	-32,0*	30#	-3,2
<i>sod[delta02]/+</i>	100 мкМ	21,6 ± 0,5	-5,2	21	-16,0*	31	0
	100 мкМ + γ	23,8 ± 0,5	+4,4	25#	0	35	+12,9
	Контроль	24,5 ± 0,3	H	25	H	31	H
	Облучение (γ)	23,8 ± 0,4	-2,8	24	-4,0	31	0
	1 мкМ	24,2 ± 0,4	-1,2	25	0	30	-3,2
	1 мкМ + γ	23,4 ± 0,4	-4,5	25	0	30	-3,2
	10 мкМ	21,2 ± 0,4	-13,4	24	-4,0	30	-3,2
	10 мкМ + γ	22,9 ± 0,3	-6,5	24	-4,0	30	-3,2
	20 мкМ	22,4 ± 0,4	-8,6	23	-8,0	30	-3,2
	20 мкМ + γ	20,8 ± 0,3	-15,1*	23	-8,0*	30	-3,2
	100 мкМ	18,3 ± 0,5	-25,3*	18	-28,0*	29	-6,4
	100 мкМ + γ	20,5 ± 0,3#	-16,3*	23#	-8,0*	29	-6,4

Условные обозначения. УЭ – условия эксперимента; M ± SE – средняя продолжительность жизни (дни) ± стандартная ошибка (SE); 50 % – медианная продолжительность жизни; 90 % – возраст 90 % смертности (дни); ΔM и Δ50 % – различия в средней и медианной продолжительности жизни по сравнению с контролем; Δ90 % – различия в возрасте наступления 90 % смертности по сравнению с контролем; *p<0,05–0,0001 – по сравнению с контролем; #p<0,05–0,0001 – между необлученными и облученными вариантами в соответствующей концентрации; H – не применимо.

Keys. УЭ – experimental conditions; M ± SE – mean lifespan (days) ± standard error (SE); 50 % – median lifespan; 90 % – age at 90 % mortality (days); ΔM and Δ50 % – differences in mean and median lifespan compared to the control; Δ90 % – differences in age at 90 % mortality compared to the control; *p<0.05–0.0001 – compared to the control; #p<0.05–0.0001 – between non-irradiated and irradiated variants at the corresponding concentration; H – not applicable.

необлученных и облученных вариантов этого генотипа после обработки БГТ в концентрации 20 мкМ показало увеличение средней и максимальной ПЖ на 10 и 7 % соответственно (p<0,05–0,0001). Обратная реакция наблюдается при концентрации 100 мкМ, при которой БГТ снижает медианную ПЖ на 10,5 % (p<0,01). У *sod[n1]/+* БГТ вызвал в основном отрицательный эффект на выживаемость по сравнению с контролем (p<0,05–0,0001) (табл. 1, рис. 4). Исключение составляет его действие при концентрации 1 мкМ, увеличивающее медианную и максимальную ПЖ на 20 и 16 % соответственно (p<0,001). Хроническое низкоинтенсивное облучение (0,42 мГр/ч) негативно повлияло на ПЖ самцов, снижая их ПЖ на 11,4 (средняя), 12 (медианная) и 24 (максимальная) %. В условиях облучения БГТ проявил себя как радиопротектор, увеличивая параметры средней ПЖ на 32 (при 1 мкМ), 15,2 (при 20 мкМ) и 10,2 (при 100 мкМ) % (p<0,05–0,0001), параметры медианной и мак-

симальной ПЖ на 6,2 и 42,8 % (при 20 мкМ), 19 и 12,9 (при 100 мкМ) % соответственно. У *sod[delta02]/+* БГТ снижает ПЖ по сравнению с контролем (p<0,05–0,0001). При облучении БГТ способен повысить среднюю и медианную ПЖ особей этого генотипа на 12 и 27,8 % (p<0,05–0,0001).

Следует отметить, что БГТ способен увеличивать продолжительность жизни у линий *Canton-S* и *sod[n1]/+* на 18,7 % (медианная, в концентрации 100 мкМ) и 16,1 % (максимальная, в концентрации 1 мкМ) соответственно. Это указывает на его потенциальные геропротекторные свойства, что согласуется с некоторыми данными исследований, демонстрирующими увеличение продолжительности жизни мышей и дрозофил [17, 18].

На сегодняшний день известны противоречивые факты действия БГТ относительно острого облучения. С одной стороны, БГТ оказывает радиосенсибилизирующее действие, вызывая высокую смертность мышей, подвергшихся воздействию рентгеновских лучей в острой дозе 7,25 Гр [19]. С другой – действует как радиопротектор у дрожжей при γ-излучении в повреждающих дозах 100 и 400 Гр [10]. Как показали представленные в этой статье результаты, БГТ способен влиять на формирование радиорезистентных признаков у хронически облученных дрозофил, но данное его свойство сильно зависит от концентрации вещества и исходного уровня ферментов антиоксидантной системы восстановления в организме. Предположительно, такое радиопротекторное действие БГТ является следствием его способности к детоксикации свободных радикалов, особенно в случаях, когда наблюдается дефицит естественных ферментных систем

антиоксидантной защиты. В пользу данного утверждения имеются сведения литературы, указывающие на то, что БГТ выступает в роли поглотителя свободных радикалов и может выполнять защитные функции, предотвращая химически индуцированные повреждения печени и замедляя процессы старения у животных. Однако БГТ может вызвать токсичность, обусловленную окислительным стрессом, возникающим вследствие селективной потери антиоксидантов, таких как глутатион-S-трансфераза (GSTP1), пероксиредоксин-2 (PRDX2), супероксиддисмутаза1 (Sod1), карбонилредуктаза (NADPH) и бутилированный гидрокситолуолхинонметид (BHT-QM) [7].

Считают, что основной механизм действия БГТ – это предотвращение свободнорадикального окисления [7]. Но есть и другое предположение, в основе которого БГТ рассматривается как ингибитор некоторых форм цитохрома P-450, связываясь с его феррихромом P-450 и вызывая

связывание типа I [20]. Существует также мнение, что наблюдаемые эффекты связаны не столько с самим БГТ, сколько с продуктами его метаболизма [9]. Например, после приема БГТ у крыс формируются метаболиты в виде кислоты БГТ, образующейся при окислении кольцевой метильной группы, которая выделяется как в свободном виде, так и в составе, связанном с глюкуроновой кислотой, и производного меркаптуровой кислоты (S-(3,5-ди-трет-бутил-4-гидроксibenзил)-N-ацетилцистеин) [21]. У человека БГТ метаболизируется в 5-карбокسي-7-(1-карбоксо-1-метилэтил)-3,3-диметил-2-гидрокси-2,3-дигидробензофуран и второстепенный компонент 3,5-ди-[1-13C]метил-1-метилэтил-4-гидроксibenзойную кислоту [21, 22]. Метаболическая судьба БГТ у дрозофилы неизвестна. Поэтому нельзя исключать, что эффекты, наблюдаемые в настоящем исследовании, обусловлены продуктами метаболизма БГТ и не только его исходной неизменной структурой.

Таким образом, можно предположить механизмы действия БГТ при действии облучения и без него. Радио- и геропротекторный эффекты БГТ, скорее всего, происходят посредством его влияния (или метаболитов) на поддержание антиоксидантного статуса животных (в условиях окислительного стресса или сниженного уровня естественных антиоксидантов) и подавления цитохрома P-450. Возможно, эффект БГТ обусловлен не только его прямым антиоксидантным действием, но и модуляцией сигналов о регуляции экспрессии антиоксидантных генов, что требует дополнительного изучения. Степень защиты БГТ при облучении зависит от множества факторов, включая дозу облучения, тип и режим облучения (рентгеновское или γ -излучение, кратковременное или хроническое), концентрации вещества и состояния антиоксидантной системы организма. Особенности таких динамических процессов требуют дальнейших детальных исследований, чтобы полностью понять, каким образом взаимодействуют эти факторы и как можно оптимально использовать потенциальные защитные свойства БГТ при различных формах окислительного стресса.

Оценка коэффициентов взаимодействия БГТ и облучения. При тестировании химических веществ в комбинации с другими факторами (физическими или биологическими) необходимо учитывать характер их взаимодействия (антагонизм, синергизм, аддитивность). Совместное их действие обуславливает принципиально различные типы ответной реакции организма [23]. Особенно это важно при поиске новых радиомодифицирующих средств [24, 25].

Биологический эффект совместного действия БГТ и облучения, оцениваемый на основании расчетов коэффициента взаимодействия (K_w), носит преимущественно антагонистический характер (табл. 2), когда сочетанный эффект двух исследуемых факторов меньше, чем раздельное действие каждого из них, или один фактор ос-

Таблица 2
Значения коэффициентов взаимодействия (K_w) при совместном действии БГТ и облучения

Table 2
Values of interaction coefficients (K_w) under the combined action of BHT and irradiation

Линия	КБГТ, мкМ	Показатель/накопленная доза облучения				
		Повреждения ДНК		СрПЖ	МедПЖ	МаксПЖ
		0,42 мГр/ч	40,3 мГр/ч	0,42 мГр/ч		
<i>Canton-S</i>	1	-0,64	-0,10	-1,50	0	0
	10	0,21	0,32	-1,33	0	0
	20	-15,5	-17,0	-0,40	0	0
	100	0,15	-0,98	0,44	0,33	0
<i>sod[n1]/+</i>	1	-2,25	0	6,86	-0,50	0
	10	-0,25	-0,70	4,33	1,40	-0,20
	20	-0,15	-0,54	1,02	1,33	0,25
	100	-0,60	-1,67	0,71	0	0,66
<i>sod[delta02]/+</i>	1	-0,28	1,77	-2,75	0	1
	10	-0,36	4,05	0,61	0	1
	20	-1,69	-8,54	2,64	2,00	1
	100	-0,50	-2,00	0,73	0,33	1

Условные обозначения. КБГТ – концентрация БГТ (мкМ), СрПЖ – средняя продолжительность жизни, МедПЖ – медианная продолжительность жизни, МаксПЖ – максимальная продолжительность жизни.

Примечание. Значения K_w рассчитаны относительно контрольных значений. Типы взаимодействия исследуемых факторов (БГТ и облучения): антагонистическое ($K_w < 1$), аддитивное ($K_w = 1$) и синергическое ($K_w > 1$).

Keys. КБГТ – BHT concentration (μM); СрПЖ – average lifespan; МедПЖ – median lifespan; МаксПЖ – maximum lifespan.

Note. K_w values are calculated relatively to control values. The interaction types of the studied factors (BHT and irradiation): antagonistic ($K_w < 1$), additive ($K_w = 1$) and synergistic ($K_w > 1$).

лабляет влияние другого. У линии дикого типа *Canton-S* БГТ и облучение (независимо от времени экспозиции) в большей мере проявляют антагонистическое действие на биологические показатели. У особой линии *sod[n1]/+* также наблюдается антагонистический характер воздействия изучаемых агентов на уровень повреждений ДНК и выживаемость. Однако влияние их комбинации на среднюю и медианную продолжительность жизни (но не на максимальную ПЖ) может быть синергическим при концентрациях ниже 100 мкМ. У особой линии *sod[delta02]/+*, помимо антагонистических эффектов, встречаются случаи синергизма, когда комбинация воздействующих факторов выше, чем их раздельное действие. По показателю «повреждения ДНК» синергический эффект выявлен при концентрации вещества 1-10 мкМ и облучении мощностью 40,3 мГр/ч. В то время как влияние компонентов на среднюю и медианную продолжительность жизни является синергическим при концентрации БГТ 20 мкМ и хроническом облучении мощностью 0,42 мГр/ч. Для максимальной продолжительности жизни характерно аддитивное действие БГТ во всех концентрациях и ионизирующего излучения (0,42 мГр/ч), поскольку коэффициент взаимодействия равен единице. Это означает, что эффект совместно действующих факторов такой же, как и эффект суммарного действия каждого из них. Из вышеизложенного можно заключить, что характер взаимодействия двух факторов зависит от концентрации одного из них и генетических особенностей организма, где наличие нарушений в системе антиоксидантной защиты может смещать баланс в сторону усиления эффекта воздействия.

Заключение

Исходя из представленных данных, БГТ можно отнести к препаратам, способным в зависимости от концентрации модифицировать эффекты хронического облучения разной интенсивности (0,42 и 40,3 мГр/ч). Бутилгидрокситолуол как эффективный антиоксидант проявляет радиопротекторное действие не только на уровне повреждений ДНК, но и на организменном уровне (по показателю выживаемости). У облученных особей с нормальным генотипом *Canton-S* БГТ в концентрациях, превышающих 1 мкМ, благоприятно влияет на цитогенетический показатель (снижая его уровень при мощностях дозы 0,42 и 40,3 мГр/ч) и продолжительность жизни (увеличивая ее параметры при мощности дозы 0,42 мГр/ч). Бутилгидрокситолуол обладает более выраженным протекторным действием по отношению к облучению и большей эффективностью (в концентрациях вещества выше 1 мкМ и во всех накопленных дозах облучения) у животных с дисфункцией гена *sod[n1]*, отвечающего за синтез цитоплазматической Cu/Zn-супероксиддисмутазы. В то время как у особей линии *sod[delta02]/+*, отличающихся низким уровнем активности митохондриальной Mn-супероксиддисмутазы, противолучевая защита наблюдается при концентрациях 10–20 (по цитогенетическому показателю) и 100 (по продолжительности жизни) мкМ и только в условиях хронического облучения мощностью 0,42 мГр/ч. Это указывает на специфичность действия БГТ у генотипов с нарушенной активностью супероксиддисмутазы в разных структурах клетки. Анализ коэффициентов взаимодействия демонстрирует, что совместный вклад БГТ и хронического облучения в изменения биологических показателей вызывает в основном антагонистический эффект у всех генотипов. Однако есть случаи синергического и аддитивного действия комбинации БГТ (в концентрациях ниже 100 мкМ) и радиационного фактора на продолжительность жизни (реже на уровень ДНК-разрывов) у особей с нарушенной антиоксидантной системой защиты. Предполагается, что генетические особенности, связанные с антиоксидантной защитой, играют важную роль в определении конечного результата воздействия комбинации факторов. Более того, обнаружен геропротекторный потенциал действия БГТ, заключающийся в его способности снижать уровень повреждений ДНК и повышать продолжительность жизни в зависимости от концентрации препарата и генотипического статуса животных. В целом, экспериментальные данные демонстрируют, что БГТ является препаратом, обладающим концентрационно-зависимой эффективностью, специфичной для различных генотипов, что позволяет говорить о его потенциале в геропротекции и защите от хронического облучения.

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Литература

1. Computational approach for determining the spectrum of DNA damage induced by ionizing radiation /

- H. Nikjoo, P. O'Neill, W. E. Wilson [et al.] // Radiation Research. – 2001. – Vol. 156, № 5. – P. 577–583.
2. Radiation-induced normal tissue damage: oxidative stress and epigenetic mechanisms / J. Wei, B. Wang, H. Wang [et al.] // Oxidative Medicine and Cellular Longevity. – 2019. – Vol. 4. – P. 3010342.
3. Изучение антиоксидантных и радиопротекторных свойств изоборнилфенолов при рентгеновском облучении в малой дозе / Л. Н. Шишкина, А. Ю. Бабкин, М. А. Климович [и др.] // Биофизика. – 2019. – Т. 64, 6. – С. 1200–1207.
4. EFSA panel on food additives and nutrient sources added to food (ANS); Scientific opinion on the reevaluation of butylated hydroxytoluene BHT (E 321) as a food additive // EFSA Journal. – 2012. – Vol. 10, № 3. – P. 2588.
5. Thakore, K. N. Butylated hydroxytoluene / K. N. Thakore // Encyclopedia of Toxicology (Third Edition). – USA : Academic Press, 2014. – P. 583–584.
6. Understanding the chemistry behind the antioxidant activities of butylated hydroxytoluene (BHT): a review / W. A. Yehye, N. A. Rahman, A. Ariffin [et al.] // European Journal of Medicinal Chemistry. – 2015. – Vol. 101. – P. 295–312.
7. Chapter 1.3 – Food auto-oxidation: an overview / A. Garg, R. Sharma, P. Dey [et al.] // Antioxidants Effects in Health. The Bright and the Dark Side. – Elsevier, 2022. – P. 43–68.
8. Chapter 22 – Formulation additives used in pharmaceutical products: Emphasis on regulatory perspectives and GRAS / S. Manchanda, A. Chandra, S. Bandopadhyay [et al.] // Dosage Form Design Considerations. Advances in Pharmaceutical Product Development and Research. – Academic Press, 2018. – Vol. 1. – P. 773–831.
9. Sankaranarayanan, K. The effects of butylated hydroxytoluene on radiation and chemically-induced genetic damage in *Drosophila melanogaster* / K. Sankaranarayanan // Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis. – 1983. – Vol. 108, № 1–3. – P. 203–223.
10. Differential modifying effects of food additive butylated hydroxytoluene toward radiation and 4-nitro-quinoline 1-oxide-induced genotoxicity in yeast / K. B. Anjaria, N. N. Bhat, K. B. Shirsath [et al.] // Journal of Environmental Pathology, Toxicology and Oncology. – 2011. – Vol. 30, № 3. – P. 189–197.
11. Flybase. Revision 3. 2003. – URL: // <http://flybase.bio.indiana.edu>.
12. Ashburner, M. *Drosophila: a laboratory handbook* / M. Ashburner. – Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989. – 1331 p.
13. OASIS portable: user-friendly offline suite for secure survival analysis / S. K. Han, H. C. Kwon, J.-S. Yang [et al.] // Molecules and Cells. – 2024. – Vol. 47, № 2. – P. 100011. 14.
14. Influence of mus201 and mus308 mutations of *Drosophila melanogaster* on the genotoxicity of model chemicals in somatic cells *in vivo* measured with the Comet

- assay/ C. Bilbao, J. A. Ferreira, M. A. Comendador [et al.] // Mutation Research. – 2002. – Vol. 503, № 1. – P. 11–19.
15. Yushkova, E. Interaction effect of mutations in the genes (*piwi* and *aub*) of the *Argonaute* family and *hobo* transposons on the integral survival parameters of *Drosophila melanogaster* / E. Yushkova // Biogerontology. – 2024. – Vol. 25. – P. 131–146.
16. Влияние комбинированного действия ионизирующего излучения и солей тяжелых металлов на частоту хромосомных aberrаций в листовой меристеме ярового ячменя / С. А. Гераськин, В. Г. Дикарев, А. А. Удалова [и др.] // Генетика. – 1996. – Т. 32, № 2. – С. 279–288.
17. Kohn, R. R. Effect of antioxidants on lifespan of C57BL mice / R. R. Kohn // Journal of Gerontology. – 1971. – Vol. 26, № 3. – P. 378–380.
18. Effect of butylated hydroxytoluene on the mean lifespan of *D. melanogaster* / R. Félix, J. Ramirez, V. M. Salceda [et al.] // Drosophila Information Service. – 1970. – Vol. 45. – P. 121–123.
19. Cumming, R. B. Modification of the acute toxicity of mutagenic and carcinogenic chemicals in the mouse by prefeeding with antioxidants / R. B. Cumming, M. F. Walton // Food and Cosmetics Toxicology. – 1973. – Vol. 11. – P. 547–553.
20. Testa, B. Inhibitors of cytochrome P-450 and their mechanisms of action / B. Testa, P. Jenner // Drug Metabolism Reviews. – 1981. – Vol. 12, № 1. – P. 1–117.
21. Daniel, J. W. The metabolism of 3,5-di-tert-butyl-4-hydroxytoluene in the rat and man / J. W. Daniel, J. C. Gage, D. I. Jones // Biochemical Journal. – 1968. – Vol. 106. – P. 783–390.
22. Wieber, L. I. Urinary metabolites of 3,5-di[1]3C]-methyl-l-methyl-ethyl-4-hydroxytoluene (BHT-t3C) in man / L. I. Wieber, J. R. Mercer, A. J. Ryan // Drug Metabolism and Disposition. – 1978. – Vol. 6. – P. 296–302.
23. Петин, В. Г. Комбинированное воздействие факторов окружающей среды на биологические системы / В. Г. Петин, Б. И. Сынзыныс. – Обнинск : ИАТЭ, 1998. – 74 с.
24. Изучение гематопротекторной эффективности дикарбамина в условиях экспериментального пострадиационного костномозгового синдрома / И. Я. Моисеева, А. И. Зиновьев, С. А. Никишин [и др.] // Вопросы онкологии. – 2012. – Т. 58, № 1. – С. 81–84.
25. Радиомодифицирующий эффект гомогената галобактерий и его фракций в опытах *in vitro* / С. П. Ярмоненко, А. А. Вайнсон, Н. Кухинава [и др.] // Медицинская радиология и радиационная безопасность. – 2010. – Т. 55, № 6. – С. 5–7.
2. Radiation-induced normal tissue damage: oxidative stress and epigenetic mechanisms / J. Wei, B. Wang, H. Wang [et al.] // Oxidative Medicine and Cellular Longevity. – 2019. – Vol. 4. – P. 3010342.
3. Изучение антиоксидантных и радиопротекторных свойств изоборнилфенолов при рентгеновском облучении в малой дозе [Study of antioxidant and radioprotective properties of isobornylphenols under low-dose X-ray irradiation] / L. N. Shishkina, A. Yu. Babkin, M. A. Klimovich [et al.] // Биофизика [Biophysics]. – 2019. – Vol. 64, № 6. – P. 1200–1207.
4. EFSA panel on food additives and nutrient sources added to food (ANS); Scientific opinion on the reevaluation of butylated hydroxytoluene BHT (E 321) as a food additive // EFSA Journal. – 2012. – Vol. 10, № 3. – P. 2588.
5. Thakore, K. N. Butylated hydroxytoluene / K. N. Thakore // Encyclopedia of Toxicology (Third Edition). – USA : Academic Press, 2014. – P. 583–584.
6. Understanding the chemistry behind the antioxidant activities of butylated hydroxytoluene (BHT): a review / W. A. Yehye, N. A. Rahman, A. Ariffin [et al.] // European Journal of Medicinal Chemistry. – 2015. – Vol. 101. – P. 295–312.
7. Chapter 1.3 – Food auto-oxidation: an overview / A. Garg, R. Sharma, P. Dey [et al.] // Antioxidants Effects in Health. The Bright and the Dark Side. – Elsevier, 2022. – P. 43–68.
8. Chapter 22 – Formulation additives used in pharmaceutical products: Emphasis on regulatory perspectives and GRAS / S. Manchanda, A. Chandra, S. Bandopadhyay [et al.] // Dosage Form Design Considerations. Advances in Pharmaceutical Product Development and Research. – Academic Press, 2018. – Vol. 1. – P. 773–831.
9. Sankaranarayanan, K. The effects of butylated hydroxytoluene on radiation and chemically-induced genetic damage in *Drosophila melanogaster* / K. Sankaranarayanan // Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis. – 1983. – Vol. 108, № 1–3. – P. 203–223.
10. Differential modifying effects of food additive butylated hydroxytoluene toward radiation and 4-nitro-quinoline 1-oxide-induced genotoxicity in yeast / K. B. Anjaria, N. N. Bhat, K. B. Shirsath [et al.] // Journal of Environmental Pathology, Toxicology and Oncology. – 2011. – Vol. 30, № 3. – P. 189–197.
11. Flybase. Revision 3. 2003. – URL: // <http://flybase.bio.indiana.edu>.
12. Ashburner, M. *Drosophila: a laboratory handbook* / M. Ashburner. – Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989. – 1331 p.
13. OASIS portable: user-friendly offline suite for secure survival analysis / S. K. Han, H. C. Kwon, J.-S. Yang [et al.] // Molecules and Cells. – 2024. – Vol. 47, № 2. – P. 100011. 14.
14. Influence of mus201 and mus308 mutations of *Drosophila melanogaster* on the genotoxicity of model chemicals in somatic cells *in vivo* measured with the Comet assay/ C. Bilbao, J. A. Ferreira, M. A. Comendador

References

- [et al.] // Mutation Research. – 2002. – Vol. 503, № 1. – P. 11–19.
15. Yushkova, E. Interaction effect of mutations in the genes (*piwi* and *aub*) of the *Argonaute* family and *hobo* transposons on the integral survival parameters of *Drosophila melanogaster* / E. Yushkova // Biogerontology. – 2024. – Vol. 25. – P. 131–146.
 16. Vliyanie kombinirovannogo dejstviya ioniziruyushchego izlucheniya i solej tyazhelyh metallov na chastotu hromosomnyh aberracij v listovoj meristeme yarovogo yachmenya [The effect of the combined action of ionizing radiation and heavy metal salts on the frequency of chromosomal aberrations in the leaf meristem of spring barley] / S. A. Geras'kin, V. G. Dikarev, A. A. Udalova [et al.] // Genetika [Genetics]. – 1996. – Vol. 32, № 2. – P. 279–288.
 17. Kohn, R. R. Effect of antioxidants on lifespan of C57BL mice / R. R. Kohn // Journal of Gerontology. – 1971. – Vol. 26, № 3. – P. 378–380.
 18. Effect of butylated hydroxytoluene on the mean lifespan of *D. melanogaster* / R. Félix, J. Ramirez, V. M. Salceda [et al.] // Drosophila Information Service. – 1970. – Vol. 45. – P. 121–123.
 19. Cumming, R. B. Modification of the acute toxicity of mutagenic and carcinogenic chemicals in the mouse by prefeeding with antioxidants / R. B. Cumming, M. F. Walton // Food and Cosmetics Toxicology. – 1973. – Vol. 11. – P. 547–553.
 20. Testa, B. Inhibitors of cytochrome P-450 and their mechanisms of action / B. Testa, P. Jenner // Drug Metabolism Reviews. – 1981. – Vol. 12, № 1. – P. 1–117.
 21. Daniel, J. W. The metabolism of 3,5-di-tert-butyl-4-hydroxytoluene in the rat and man / J. W. Daniel, J. C. Gage, D. I. Jones // Biochemical Journal. – 1968. – Vol. 106. – P. 783–390.
 22. Wieber, L. I. Urinary metabolites of 3,5-di[1¹⁴C]-methyl-l-methyl-ethyl-4-hydroxytoluene (BHT-t3C) in man / L. I. Wieber, J. R. Mercer, A. J. Ryan // Drug Metabolism and Disposition. – 1978. – Vol. 6. – P. 296–302.
 23. Petin, V. G. Kombinirovannoe vozdejstvie faktorov okruzhayushchej sredy na biologicheskie sistemy [Combined effects of environmental factors on biological systems] / V. G. Petin, B. I. Synzynys. – Obninsk : IATE, 1998. – 74 p.
 24. Izuchenie gematoprotektoznoj effektivnosti dikarbamina v usloviyah eksperimental'nogo postradiacionnogo kostnomozgovogo sindroma [Study on the hematoprotective effect of dicarbamine in the conditions of experimental after-radiation bone marrow syndrome] / I. Ya. Moiseeva, A. I. Zinov'ev, S. A. Nikishin [et al.] // Voprosy onkologii [Issues of Oncology]. – 2012. – Vol. 58, № 1. – P. 81–84.
 25. Radiomodificiruyushchij effekt gomogenata galobakterij i ego frakcij v opytah in vitro [Radiomodifying effect of halobacteria homogenate and its fractions in vitro] / S. P. Yarmonenko, A. A. Vajnsjon, N. Kuhnava [et al.] // Medical Radiology and Radiation Safety. – 2010. – Vol. 55, № 6. – P. 5–7.

Благодарность (госзадание)

Исследования выполнены в рамках государственного задания Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме «Генетические механизмы стрессоустойчивости и контроля продолжительности жизни для поиска новых мишеней для геропротекторных вмешательств на модели *Drosophila melanogaster*» (№ 125013101228–2).

Acknowledgements (state task)

The study was carried out within the framework of the state task of the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences on the topic "Geneticheskie mekhanizmy stressoustojchivosti i kontrolya prodolzhitel'nosti zhizni dlya poiska novyh mishenej dlya geroprotektoznyh vmeshatelstv na modeli *Drosophila melanogaster* [Genetic mechanisms of stress tolerance and lifespan control for the search of new targets for geroprotective manipulations with the *Drosophila melanogaster* model]" (№ 125013101228–2).

Информация об авторе:

Юшкова Елена Александровна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 55201677500; ORCID 0000-0002-5580-2276 (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: ushkova@ib.komisc.ru).

About the author:

Elena A. Yushkova – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Science; Scopus Author ID: 55201677500, <https://orcid.org/0000-0002-5580-2276> (28 Kommunisticheskaya st., 167000 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: ushkova@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

Юшкова, Е. А. Радиомодифицирующие свойства бутилгидрокситолуола на примере *Drosophila melanogaster* / Е. А. Юшкова // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2025. – № 7 (83) – С. 25–34.

For citation:

Yushkova, E. A. Radiomodificiruyushchie svoystva butilgidroksitoluola na primere *Drosophila melanogaster* [Radiomodifying properties of butylhydroxytoluene using *Drosophila melanogaster* as an example] / E. A. Yushkova // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series “Experimental Biology and Ecology”. – 2025. – № 7 (83). – P. 25–34.

Дата поступления статьи: 16.06.2025

Прошла рецензирование: 20.06.2025

Принято решение о публикации: 25.06.2025

Received: 16.06.2025

Reviewed: 20.06.2025

Accepted: 25.06.2025

Фрагментация ДНК сперматозоидов у млекопитающих: причины, методы детекции, диагностика фертильности в условиях радиационного воздействия

Н. Н. Старобор, О. В. Раскоша

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

Аннотация

Факторы окружающей среды, в том числе радиационной природы, могут оказывать неблагоприятное воздействие на мужское репродуктивное здоровье, поэтому необходимо своевременно оценивать состояние мужских половых клеток. В настоящее время существует настоятельная необходимость в поиске адекватных показателей и методов для оценки качества мужских гамет. Одним из таких надежных показателей мужской фертильности и качества спермы, который отражает целостность генетического материала, является уровень фрагментации ДНК сперматозоидов. В статье с использованием данных литературы рассмотрены причины, последствия и возможные механизмы, приводящие к фрагментации ДНК сперматозоидов у млекопитающих, а также проанализированы основные методы их детекции. Показана диагностическая значимость определения нарушений структуры хроматина при анализе мужского бесплодия и приведены результаты, полученные авторами, которые свидетельствуют о высокой чувствительности SCD-теста (анализ дисперсии хроматина сперматозоидов) при изучении фрагментации ДНК сперматозоидов у полевков-экономов (*Alexandromys oeconomus* Pall.) в условиях хронического воздействия ионизирующего излучения (доза 40 сГр). Таким образом, данные литературы и полученные нами результаты показали, что уровень фрагментации ДНК сперматозоидов является надежным биомаркером мужской фертильности, а SCD-тест может быть рекомендован в качестве чувствительного метода для оценки состояния мужских половых клеток в радиобиологических исследованиях.

Ключевые слова:

сперматозоиды, фрагментация ДНК, методы детекции, SCD-тест, полевки-экономки, ионизирующее излучение

Введение

Воздействие неблагоприятных факторов окружающей среды на мужскую репродуктивную систему обуславливает необходимость своевременной оценки качества

Sperm DNA fragmentation in mammals: etiology, detection, fertility assessment under radiation exposure

N. N. Starobor, O. V. Raskosha

Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Syktyvkar
starobor@ib.komisc.ru
raskosha@ib.komisc.ru

Abstract

Environmental factors, including radiation-related factors, can adversely affect the male reproductive health, so it is necessary to promptly assess the condition of male germ cells. Currently, there is an urgent need to identify adequate indicators and methods for assessing the quality of male gametes. One such reliable indicator of male fertility and sperm quality, which reflects the integrity of the genetic material, is the level of sperm DNA fragmentation. This article, using literature data, reviews the causes, consequences, and potential mechanisms leading to sperm DNA fragmentation in mammals, as well as analyses the main methods for its detection. The diagnostic significance of assessing chromatin structure abnormalities in the analysis of male infertility is demonstrated. The authors present results indicating the high sensitivity of the SCD test (Sperm Chromatin Dispersion test) in evaluating sperm DNA fragmentation in tundra voles (*Alexandromys oeconomus* Pall.) under conditions of chronic exposure to ionizing radiation (a dose of 40 cGy). Thus, both the literature data and our own findings have demonstrated that sperm DNA fragmentation levels are a reliable biomarker of male fertility. Furthermore, the Sperm Chromatin Dispersion (SCD) test can be recommended as a sensitive method for assessing the condition of male germ cells in radiobiological research.

Keywords:

spermatozoa, DNA fragmentation, detection methods, SCD test, tundra voles, ionising radiation

половых клеток для предотвращения негативных последствий. Важным параметром качества гамет у млекопитающих является целостность ДНК сперматозоидов [1-6].

В рамках этих исследований большое внимание уделено изучению связи между нарушениями ДНК сперматозоидов и фертильностью особи [5–8], так как для передачи здорового генетического материала необходима интактная ДНК [1–5]. Кроме того, нарушение целостности ДНК сперматозоидов у самцов считается одной из причин трансгенерационных дефектов у их потомства [9, 10]. Следует отметить, что при изучении мужской фертильности нужно оценивать как строение сперматозоидов [11–13], так и их содержимое, поскольку от состояния хроматина мужских половых клеток зависят жизнеспособность и развитие зародыша [5, 8, 14]. Даже при нормальных показателях спермограммы особи могут быть бесплодными, что обуславливает потребность в поиске адекватных критериев и методов оценки качества мужских гамет после действия неблагоприятных факторов окружающей среды, в том числе радиационной природы. Таким критерием является уровень фрагментации ДНК сперматозоидов, который, в отличие от стандартных показателей спермограммы [11], дает более глубокую информацию о фертильности гамет, причем при использовании разных методов детекции [4, 13, 15–20]. Всемирная организация здравоохранения (ВОЗ) признала оценку фрагментации ДНК сперматозоидов необходимым элементом скрининга для диагностики причин мужского бесплодия [11].

Целью работы – с использованием данных литературы рассмотреть причины, последствия и основные методы детекции фрагментации ДНК сперматозоидов у млекопитающих, а также апробировать SCD-тест (анализ дисперсии хроматина сперматозоидов) для оценки влияния хронического радиационного воздействия.

Фрагментация ДНК сперматозоидов и ее последствия. Термин «фрагментация ДНК сперматозоидов» подразумевает множество дефектов в структуре ДНК, таких как одно- и двухцепочечные разрывы ДНК, микроделеции, анеуплоидию хромосом, модификацию оснований, меж- или внутрицепочечные поперечные связи и ДНК-белковую перекрестную связь, а также нарушения упаковки хроматина [21–23]. В некоторых работах указано, что важное значение имеет вид дефекта ДНК сперматозоидов. Так, одноцепочечные разрывы ДНК, обусловленные окислительным стрессом, приводят к нарушению оплодотворения [4, 16, 24, 25], тогда как двухцепочечные разрывы ДНК, появляющиеся в результате нарушения репарации ДНК в мейозе [25], оказывают более сильное негативное влияние на репродуктивные исходы, препятствуя эмбриональному развитию, имплантации, а также провоцируют элиминацию эмбриона на ранних этапах эмбриогенеза [5, 8, 16, 26–28]. Несмотря на такой широкий перечень генетических нарушений, существуют многочисленные исследования, свидетельствующие о способности к оплодотворению некоторых сперматозоидов с нарушением целостности ДНК [6, 7, 22, 29–31]. При оплодотворении яйцеклетки сперматозоидами с дефектами ДНК аномалии развития эмбрионов могут проявляться на стадии 4–8 бластомеров, поскольку именно с этого момента начинается экспрессия мужского генома в эмбрионах человека [21]. Ряд исследователей считают, что, зная уровень фрагмен-

тации ДНК в сперматозоидах, можно предположить долю эмбрионов с нарушениями в развитии [32]. Так, по данным М. Н. Коршунова с соавторами [33], при уровне фрагментации ДНК сперматозоидов мужчин свыше 30 % доля ранних потерь беременности наблюдается в 28 % случаев. В исследовании [34] выявлено, что при уровне фрагментации ДНК в сперматозоидах мужчин около 20 % значительно увеличивается количество эмбрионов с нарушениями в развитии, уменьшается частота оплодотворений. В работе [35] установлено, что у мужчин при уровне фрагментации ДНК сперматозоидов свыше 15 % частота эмбрионов с нормальным кариотипом составляла 48 %, тогда как при оплодотворении сперматозоидами с низко фрагментированной ДНК – 66 %. Результаты исследования, проведенного *in vitro* [27], показали, что при увеличении уровня фрагментации ДНК в сперматозоидах подопытных самцов мышей линии C57BL/6 на 14 %, по сравнению с контрольными животными, количество нормально развивающихся эмбрионов снизилось на 38 %. В экспериментах на мышах линии C57BL/6N [31] была подтверждена положительная корреляция между повышенным уровнем фрагментации ДНК сперматозоидов и фертильностью особей. В обзоре [17] приведены значения порогов уровня фрагментации ДНК, проанализированные по структуре хроматина сперматозоидов (метод SCSA), для разных видов животных (свиньи: 6 %, быки: 10–20, лошади: ~28, люди: 25–30 %), превышения которых оказывают негативное влияние на фертильность самцов.

Фрагментация ДНК является важным показателем для оценки качества сперматозоидов [6, 36–39] и считается одним из основных факторов, приводящим к морфологическим дефектам сперматозоидов [2, 13, 14, 19, 38, 40–44]. Так, в работе [38] авторы установили положительную корреляцию между числом сперматозоидов с морфологическими нарушениями (неподвижные сперматозоиды, дефекты головки, дефекты средней части и дефекты хвоста) с уровнем аномальной дисперсии ядерной ДНК сперматозоидов. Показана взаимосвязь высокого процента сперматозоидов с аномалиями головки с повышенной степенью фрагментации ДНК [19, 42], а также между некоторыми параметрами сперматогенеза и уровнем фрагментации ДНК сперматозоидов [13]. Однако существуют и исследования, в которых корреляция между числом атипичных форм сперматозоидов и уровнем фрагментации ДНК не выявлена [2].

Причины фрагментации ДНК сперматозоидов. Сперматозоиды не способны восстанавливать поврежденную ДНК [9, 37, 45], нарушение целостности которой может произойти на любом этапе развития мужских гамет – во время сперматогенеза, спермиогенеза и эпидидимального транзита [23, 37, 46]. К причинам, вызывающим фрагментацию ДНК мужских гамет, относят нарушение созревания хроматина сперматозоидов, нерепарированные повреждения ДНК, дефекты ремоделинга, апоптоз и др. [45, 47–49]. Многие исследователи [4, 9, 33, 39, 50–52] основным фактором, способствующим повреждению ДНК сперматозоидов, считают окислительный стресс, вызванный избыточной продукцией активных форм кислорода (АФК),

в результате наличия низкого уровня ферментативных антиоксидантов [53]. Гиперпродукцию АФК в мужских половых клетках инициирует большое количество различных повреждающих факторов, среди которых основными являются возраст, радиационное воздействие, неблагоприятные факторы окружающей среды [9, 39, 45, 49], что в последующем может привести к апоптозу сперматозоидов [54, 55] либо негативно отразится на их подвижности и акросомальной реакции [9, 52], а также к повышению уровня фрагментации ДНК сперматозоидов [4]. Однако в небольшом количестве АФК продуцируются самими сперматозоидами, поскольку необходимы для регуляции их созревания, усиления клеточных сигнальных путей, а также проникновения в яйцеклетку [52].

Наличие разрывов ДНК сперматозоидов также может быть следствием незавершенного abortивного апоптоза – генетически запрограммированной клеточной гибели, в результате которой происходит сокращение числа сперматогенных клеток на 75 %, а также гибель аномальных сперматозоидов [56–58]. В процессе апоптоза ДНК сперматогенных клеток частично фрагментируется, но при этом они еще сохраняют свою способность дифференцироваться в зрелые и селективно функциональные сперматозоиды, которые будут иметь высокий уровень фрагментированной ДНК даже при нормальной морфологии. Если сперматогенные клетки с нарушением ДНК по каким-то причинам не элиминировались, то в последующем это отражается на увеличении количества зрелых сперматозоидов с поврежденной ДНК [58], поскольку зрелые сперматозоиды не способны завершить апоптоз [5, 59]. В работе [36] авторы высказали интересное предположение, что у мертвых эякулированных сперматозоидов к разрывам ДНК приводят апоптоз и дефекты созревания хроматина, тогда как у жизнеспособных сперматозоидов наличие разрывов ДНК обусловлено окислительным стрессом при их прохождении через мужские половые пути.

Еще одной причиной нарушения целостности ДНК сперматозоидов является переход от нуклеосомной организации хроматина к протаминовой (ремоделинг хроматина), необходимый для уплотнения хроматина и инактивации транскрипции ДНК [5, 59]. Высокая плотность упаковки хроматина обеспечивает защиту ДНК от потенциальных повреждающих воздействий [49, 60]. Однако 85–90 % гистонов в сперматозоидах человека замещаются на протамины, тогда как остальные 10–15 % незамещенных гистонов необходимы для запуска транскрипции сразу после оплодотворения сперматозоидом яйцеклетки [61–63]. В процессе ремоделинга хроматина индукция одно- и двуцепочечных разрывов ДНК сперматозоида происходит в период раскручивания ДНК для удаления гистонов и их замены на протамины. В дальнейшем образовавшиеся разрывы частично репарируются [64–66]. Нерепарированные разрывы ДНК, образовавшиеся во время ремоделинга хроматина, являются одним из источников разрывов ДНК в зрелых сперматозоидах, а их наличие свидетельствует о незавершенном процессе созревания мужской гамет.

Зрелые сперматозоиды не способны к репарации собственной ДНК, поэтому в норме функция биологического

«ремонта» мужского генома принадлежит яйцеклетке, которая, в отличие от сперматозоида, обладает потенциалом репарации [5, 39, 67] и способна восстановить до 8 % поврежденной ДНК сперматозоида [5, 68, 69]. В случае, если репарация ДНК не произошла (например, наличие двуцепочечных разрывов, превышающих способность яйцеклетки к восстановлению [58, 70], либо физиологическая неполноценность самой яйцеклетки [68, 71]), тогда это приводит к появлению мутаций и делеций, которые обуславливают нарушения в развитии эмбриона либо его элиминацию на разных этапах эмбриогенеза, а также могут являться причиной врожденных патологических состояний [5, 8–10].

Методы оценки уровня фрагментации ДНК сперматозоидов. В настоящее время применяют несколько методов оценки уровня фрагментации ДНК сперматозоидов. В шестом издании ВОЗ [11] все тесты на фрагментацию ДНК сперматозоидов внесены в список расширенных методов для установления причин нарушения мужской фертильности и детально описаны. Наиболее распространенными методами являются гель-электрофорез одиночных клеток (анализ ДНК-комет), метод ник-конца dUTP, опосредованный терминальной дезоксирибонуклеотидтрансферазой (TUNEL), анализ структуры хроматина сперматозоидов (SCSA) и анализ дисперсии хроматина сперматозоидов (SCD или Halo тест). Эти методы различаются по уровню сложности в их проведении, стоимости и типу измеряемого разрыва цепи ДНК. Анализы TUNEL и ДНК-комет непосредственно оценивают наличие одно- и/или двуцепочечных разрывов в ДНК, тогда как методы SCSA и SCD определяют восприимчивость хроматина к обработке кислотой. Пороговые значения этих методов будут специфичны для каждого анализа [там же].

Метод TUNEL (*terminal deoxynucleotidyl transferase mediated dUTP nick end labeling*) на сегодняшний день самый популярный анализ для оценки фрагментации ДНК, который относится к прямым способам, т. е. определяет одно- и двуцепочечные разрывы ДНК [72]. Он позволяет количественно оценить включение дезоксиуридинтрифосфата (dUTP) в 3'-ОН концевые фрагменты одно- и двуцепочечных разрывов ДНК, которые в последующем регистрируются при помощи флуоресцентной и световой микроскопии [19, 72, 73]. Участки с разрывами ДНК окрашиваются в зеленый цвет, а здоровые сперматозоиды – в красный. Для расчетов применяют процент TUNEL-позитивно окрашенных клеток [37]. Число разрывов ДНК прямо пропорционально числу встроенных dUTP. Метод TUNEL широко используется для оценки фрагментации ДНК сперматозоидов как индикатора при клинических исследованиях мужской фертильности [74]. Данный метод позволяет оценить очень большое количество клеток, тем самым повышая воспроизводимость и точность анализа, обладает низкой вариабельностью полученных результатов, а также может применяться при малом числе сперматозоидов [37]. Однако основными недостатками метода являются необходимость специального оборудования, сложность выполнения, а также высокая стоимость [19, 37]. Кроме того, анализ TUNEL не позволяет количественно оценить степень фрагментации ДНК внутри данной клет-

ки, поскольку он подсчитывает только количество клеток в популяции с фрагментацией ДНК как TUNEL-положительных клеток [46]. Популярность данного метода оправдана хорошими параметрами контроля качества [37].

Метод ДНК-комет (Comet Assay) применяется для определения уровня фрагментации (одно- и двуцепочечных разрывов) ДНК и является стандартизованным на международном уровне. Данный метод позволяет определить содержание высоко- и низкомолекулярной ДНК при электрофорезе отдельных клеток (*single cell gel electrophoresis*), иммобилизованных в агарозный гель [75]. После окрашивания флуоресцентным красителем полученное изображение напоминает комету с головой, включающую неповрежденную ДНК, и хвостом, состоящим из одно- и двуцепочечных фрагментов ДНК [76], при этом длина хвоста зависит от степени фрагментации ДНК. Анализ ДНК-комет проводят в нейтральной или щелочной среде. В нейтральной версии метода измеряются только ДНК с двуцепочечными разрывами, тогда как в щелочной версии обнаруживаются одно- и двуцепочечные разрывы, а также щелочно-лабильные участки [72]. Степень повреждений ДНК в сперматозоидах определяют при расчете значений длины и интенсивности флуоресценции «хвоста кометы» [16, 77]. Анализ ДНК-комет относительно недорог и является одним из наиболее чувствительных методов измерения фрагментации ДНК. Однако он имеет высокий уровень межлабораторных вариаций и, следовательно, не рекомендуется для рутинного клинического скрининга, но показал свою ценность в исследовательских целях [19, 78]. Клиническое значение этого анализа для оценки мужского бесплодия было продемонстрировано рядом авторов [17, 29, 79].

Метод SCSA (sperm chromatin structure assay, анализ структуры хроматина сперматозоидов), предложенный D. P. Evenson с коллегами [80], является наиболее часто используемым тестом для характеристики степени фрагментации ДНК (%) сперматозоидов. После окрашивания полученной суспензии сперматозоидов акридиновым оранжевым одноцепочечная ДНК (фрагментированная) флуоресцирует красным цветом, а двуцепочечная (интактная) ДНК – зеленым [81–83]. Оценка уровня фрагментации ДНК сперматозоидов, измеряемая с помощью данного метода, в исследованиях по мужской репродукции применяется в течение более длительного периода времени по сравнению с традиционными параметрами оценки сперматозоидов [84, 85]. Основными преимуществами метода являются его высокая чувствительность и специфичность, возможность подсчета большого количества сперматозоидов с помощью проточной цитометрии, объективность количественного анализа ДНК. К недостаткам относят необходимость специального оборудования и высокую стоимость, а также влияние лабораторных факторов на результаты, которые вызывают большие различия между повторами [19, 86]. SCSA-анализ, как и TUNEL-метод, не дает информации о степени фрагментации ДНК в отдельных сперматозоидах [87], а определяет только процент сперматозоидов с фрагментацией ДНК. Так, уровень фрагментации ДНК сперматозоидов, установленный

методом SCSA у самцов трех видов мышей: *Mus musculus*, *M. spretus* и *M. spicilegus*, варьировал от 0,35 до 1,38 % [88]. По данным [18], метод SCSA является более чувствительным, чем тест TUNEL.

SCD-тест (Sperm chromatin dispersion test, анализ дисперсии хроматина сперматозоидов) основан на том, что сперматозоиды, погруженные в агарозную матрицу на предметном стекле, после проведения кислотной денатурации и удаления ядерных протеинов в лизирующем растворе, с фрагментированной ДНК не образуют ореолы из рассеянных петель ДНК, который наблюдается у сперматозоидов с нативной ДНК [89, 90]. Образовавшиеся ореолы соответствуют расслабленным петлям ДНК, прикрепленным к остаточной ядерной структуре, и высвобождаются после удаления ядерных белков. Разрывы ДНК чувствительны к денатурации, вследствие чего образование ореолов у сперматозоидов с поврежденной ДНК не происходит [11]. Эти результаты были подтверждены методом обнаружения разрывов ДНК и флуоресцентной гибридизацией *in situ*, при которой ограниченные одноцепочечные мотивы ДНК, образующиеся в результате разрывов ДНК, могут быть обнаружены и оценены количественно [91]. Особенностью SCD-теста является возможность разделения клеток на категории по степени ФДС в зависимости от размера ореола [11, 90, 92]. В классе сперматозоидов с фрагментированной ДНК выделяют подкласс сперматозоидов, называемых деградированными, с неравномерно и/или слабо окрашенным ядром. В работе [93] при помощи двумерного кометного анализа установлено, что деградировавшие сперматозоиды содержат массивные как дву-, так и одноцепочечные разрывы ДНК и представляют собой субпопуляцию гамет с более сильным ядерным повреждением, затрагивающим как ДНК, так и белковые фракции. Предложенная обработка клеток позволяет сохранять хвосты сперматозоидов, что дает возможность отличить их от других клеток-загрязнителей [94, 95]. Тест не требует использования сложного оборудования. Анализировать клетки можно как на флуоресцентном, так на световом микроскопах после окрашивания сперматозоидов соответствующими красителями [93, 96]. Несмотря на простоту использования, известны некоторые ограничения данного метода, например, в работе [37] сообщается, что при этом анализе могут быть обнаружены нуклеотиды низкой плотности, которые более тусклые и менее контрастные по изображению, вследствие чего периферическую границу гало сложнее отличить от фона.

Применение SCD-теста для диагностики мужской фертильности в условиях радиационного воздействия. Мы апробировали SCD-тест в наших исследованиях при оценке уровня фрагментации ДНК сперматозоидов у полевок-экономов (*Alexandromys oeconomus* Pall.), подвергнутых хроническому воздействию ионизирующего излучения. Следует отметить, что результаты по уровню фрагментации ДНК мужских гамет у полевок-экономов, в том числе после радиационного воздействия, в мировой литературе отсутствуют. Выбор нами SCD-теста для диагностики мужской фертильности в условиях радиационного воздействия был обусловлен тем, что в клиниче-

ских исследованиях данный метод успешно применяется в качестве экспресс-теста для повышения результативности традиционных методов исследований при выявлении причин мужского бесплодия, в тех случаях, когда большинство данных спермограммы соответствует нормальным показателям [19, 97]. Кроме того, ряд исследователей считают его самым чувствительным методом. Так, например, в работе [22] при анализе доли сперматозоидов с повреждением ДНК у бесплодных мужчин установлена более высокая (в два раза) чувствительность SCD-теста по сравнению с TUNEL. Авторы объясняют полученные результаты особенностями применяемых методов; обнаружение разрывов ДНК при помощи TUNEL-метода ограничено из-за высокого уплотнения хроматина, тогда как стадия лизиса в SCD-методе облегчает нахождение повреждений ДНК. В работах [4, 28, 38, 43, 98] также имеются указания на то, что результаты по определению уровня фрагментации ДНК сперматозоидов, полученные с помощью SCD-метода, сопоставимы с наиболее стандартизированным тестом – SCSA, применяемым в различных исследовательских центрах [99]. В работах [15, 16, 91, 100, 101] была установлена корреляция значений уровня фрагментации ДНК сперматозоидов, полученными с помощью SCD-теста с двумя цитометрическими методами анализа (TUNEL и SCSA). В работе [98] показано, что SCD-тест является высокоточным методом для оценки корреляции между клиническими результатами ЭКО и мужским бесплодием.

Самцов полевок-экономов (n=12) опытной и контрольной групп содержали в виварии в Научной коллекции экспериментальных животных Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (<http://www.ckr-rf.ru/usu/471933/>) с соблюдением санитарных норм и правил. Все манипуляции с животными проводили в соответствии с требованиями Директивы Европейского сообщества 86/609 ЕЕС. Самцов опытной группы подвергали хроническому низкоинтенсивному гамма-излучению в течение 75 дней с мощностью дозы 225 мкЗв/ч от источника ^{137}Cs на установке хронического облучения биологических объектов «Фотон» (Россия), накопленная доза составила 40 сГр (рисунок). Животные контрольной группы находились в идентичных условиях при нормальном радиационном фоне. SCD-тест проводили по методикам [94, 95]. Предложенная авторами обработка клеток позволяет сохранять хвосты сперматозоидов (на рисунке указан стрелкой), отличающие их от других клеток. В программе AxioVision LE (ув. 10 × 40) с каждого препарата при помощи микроскопа (Axio Scope. A1) и фотокамеры AxioCam ERs 5s фотографировали по 500 клеток, согласно рекомендации [90, 91]. Измерения размеров ореола и ядра сперматозоида проводили в программе ImageJ с открытым исходным кодом (<http://imagej.nih.gov/ij/download.html>, США) (рисунок). Результаты, полученные с помощью SCD-теста, показали, что уровень фрагментации ДНК сперматозоидов у самцов полевок-экономов после гамма-излучения в дозе в 40 сГр статистически значительно превышал контрольное значение (контроль – $0,4 \pm 0,2\%$, опыт – $9,7 \pm 0,9\%$; $p \leq 0,001$ (критерий Манна-Уитни)).

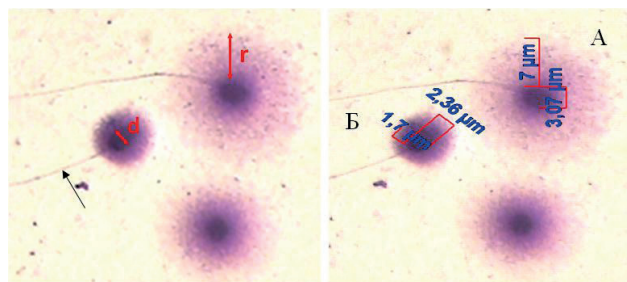


Рисунок. Сперматозоиды полевок-экономов после гамма-облучения в дозе 40 сГр (SCD-тест) (увеличение ок. 10 × об. 40; окраска – по Романовскому-Гимза).

Условные обозначения. r – ширина ореола; d – наименьший диаметр ядра; А – сперматозоид с большим ореолом (с нефрагментированной ДНК); Б – сперматозоид с маленьким ореолом (с фрагментированной ДНК).

Figure. Spermatozoa of tundra voles after gamma irradiation at a dose of 40 cGy (SCD test) (magnification 400x; Romanowsky-Giemsa staining).

Keys. r – halo width; d – smallest nucleus diameter; А – spermatozoon with a large halo (non-fragmented DNA); Б – spermatozoon with a small halo (fragmented DNA).

Закключение

Таким образом, обзор данных литературы и полученные нами результаты показали, что уровень фрагментации ДНК сперматозоидов является надежным биомаркером мужской фертильности. Однако к настоящему времени не существует единых подходов при выборе метода для диагностики фрагментации ДНК сперматозоидов, что приводит к противоречивости результатов исследований и сложностям при их сопоставлении между собой. Тем не менее в научном сообществе укрепляется позиция о том, что анализ фрагментации ДНК сперматозоидов следует проводить в качестве эффективного шага в исследовании мужской фертильности, что позволяет выявлять возможную причину бесплодия, в том числе при нормальных показателях спермограммы. Этот подход нашел официальное подтверждение в шестом руководстве ВОЗ, которое включило данные тесты в число расширенных методов диагностики, рекомендовав устанавливать референсные значения на основе собственной практики лабораторий и наличия контрольных групп. Результаты нашего исследования напрямую подтверждают целесообразность этого подхода: SCD-тест продемонстрировал высокую чувствительность при изучении фрагментации ДНК сперматозоидов у животных в условиях хронического низкоинтенсивного действия ионизирующего излучения, что позволяет рекомендовать его в качестве стандартного метода оценки мужской фертильности в радиобиологических исследованиях.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

1. Paternal influence of sperm DNA integrity on early embryonic development / L. Simon, K. Murphy, M. B. Shamsi [et al.] // Human Reproduction. – 2014. – Vol. 29, № 11. – P. 2402–2412. – DOI: 10.1093/humrep/deu228
2. Investigation on the origin of sperm morphological defects: oxidative attacks, chromatin immaturity, and DNA

- fragmentation / A. Oumaima, A. Tesnim, H. Zohra [et al.] // *Environmental Science and Pollution Research*. – 2018. – Vol. 25. – P. 13775–13786. – DOI: 10.1007/s11356-018-1417-4
3. ДНК фрагментация сперматозоидов при бесплодии. Обзор литературы / Л. К. Айткожина, Т. К. Кудайберген, Х. М. Бикташева [и др.] // *Проблемы репродукции*. – 2019. – Т. 1, № 38. – С. 25–29.
4. Javed, A. Evaluation of sperm DNA fragmentation using multiple methods: a comparison of their predictive power for male infertility / A. Javed, M. S. Talkad, M. K. Ramaiah // *Clinical and Experimental Reproductive Medicine*. – 2019. – Vol. 46, № 1. – P. 14–21. – DOI: 10.5653/cerm.2019.46.1.14
5. Структурные нарушения хроматина сперматозоидов. Патофизиологические аспекты. Клиническая значимость / М. Н. Коршунов, Е. С. Коршунова, П. С. Кызласов [и др.] // *Вестник урологии*. – 2021. – № 9. – С. 95–104. – DOI: 10.21886/2308-6424-2021-9-1-95-104
6. Sperm DNA fragmentation: unraveling its imperative impact on male infertility based on recent evidence / S. Stavros, A. Potiris, E. Molopodi [et al.] // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2024. – Vol. 25. – P. 1–13. – DOI: 10.3390/ijms251810167
7. Авадиева, Н. Э. Применение ДНК фрагментации спермы в андрологической практике / Н. Э. Авадиева // *Вестник урологии*. – 2019. – Т. 7, № 1. – С. 7–11. – DOI: 10.21886/2308-6424-2019-7-1-7-11
8. Sperm DNA fragmentation: a new guideline for clinicians / A. Agarwal, A. Majzoub, S. Baskaran [et al.] // *World Journal in Mens Health*. – 2020. – Vol. 38. – P. 412–471. – DOI: 10.5534/wjmh.200128
9. Oxidative stress and male reproductive health / R. J. Aitken, T. B. Smith, M. S. Jobling [et al.] // *Asian Journal of Andrology*. – 2014. – Vol. 16, № 1. – P. 31–38. – DOI: 10.4103/1008-682X.122203
10. Measuring sperm DNA fragmentation and clinical outcomes of medically assisted reproduction: a systematic review and meta-analysis / M. Cissen, M. van Wely, I. Scholten [et al.] // *PLoS One*. – 2016. – Vol. 11, № 11. – P. e0165125. – DOI: 10.1371/journal.pone.0165125
11. WHO laboratory manual for the examination and processing of human semen // *World Health Organization* : [website]. – 2021. – 27 July. – URL: <https://www.who.int/publications/i/item/9789240030787>
12. Makhlof, A. A. DNA integrity tests in clinical practice: it is not a simple matter of black and white (or red and green) / A. A. Makhlof, C. Niederberger // *Journal of Andrology*. – 2006. – Vol. 27. – P. 316–323. – DOI: 10.2164/jandrol.05217
13. Фрагментация ДНК сперматозоидов: связь с параметрами сперматогенеза у молодых мужчин / Л. В. Осадчук, Д. А. Татару, Н. Н. Кузнецова [и др.] // *Урология*. – 2016. – № 6. – С. 118–123.
14. Cho, C. L. Role of sperm DNA fragmentation in male factor infertility: a systematic review / C. L. Cho, A. Agarwal // *Arab Journal of Urology*. – 2017. – Vol. 16, № 1. – P. 21–34. – DOI: 10.1016/j.aju.2017.11.002
15. Comparison of chromatin assays for DNA fragmentation evaluation in human sperm / K. R. Chohan, J. T. Griffin, M. Lafromboise [et al.] // *Journal of Andrology*. – 2006. – Vol. 27. – P. 53–59. – DOI: 10.2164/jandrol.05068
16. Comprehensive analysis of sperm DNA fragmentation by five different assays: TUNEL assay, SCSA, SCD test and alkaline and neutral Comet assay / J. Ribas-Maynou, A. García-Peiro, A. Fernandez-Encinas [et al.] // *Andrology*. – 2013. – Vol. 1, № 5. – P. 715–722. – DOI: 10.1111/j.2047-2927.2013.00111.x
17. Evenson, D. P. The Sperm Chromatin Structure Assay (SCSA®) and other sperm DNA fragmentation tests for evaluation of sperm nuclear DNA integrity as related to fertility / D. P. Evenson // *Animal Reproduction Science*. – 2016. – Vol. 169. – P. 56–75. – P. 1–20. – DOI: 10.1016/j.anireprosci
18. Sperm Chromatin Structure Assay (SCSA®) and flow cytometry-assisted TUNEL assay provide a concordant assessment of sperm DNA fragmentation as a function of age in a large cohort of approximately 10,000 patients / P. Behdarvandian, A. Nasr-Esfahani, M. Tavalaee [et al.] // *Basic and Clinical Andrology*. – 2023. – Vol. 33, № 33. – P. 1–11. – DOI: 10.1186/s12610-023-00208-9
19. Нарушения структуры хроматина сперматозоидов: клиническое значение, причины, диагностика, лечение (обзор литературы) / В. А. Божедомов, И. В. Виноградов, Н. А. Липатова [и др.] // *Проблемы репродукции*. – 2012. – № 5. – С. 76–84.
20. Evenson, D. P. Evaluation of sperm chromatin structure and DNA strand breaks is an important part of clinical male fertility assessment / D. P. Evenson // *Translational Andrology and Urology*. – 2017. – Vol. 6, № 4. – P. 495–500. – DOI: 10.21037/tau.2017.07.20
21. Мужское бесплодие и нарушение структурной организации хроматина сперматозоидов. Существует ли связь? / О. А. Воробьева, А. В. Воскресенская, А. А. Одинцов [и др.] // *Проблемы репродукции*. – 2005. – № 6. – С. 56–62.
22. Feijó, C. M. Diagnostic accuracy of sperm chromatin dispersion test to evaluate sperm deoxyribonucleic acid damage in men with unexplained infertility / C. M. Feijó, S. C. Esteves // *Fertility and Sterility*. – 2014. – Vol. 101, № 1. – P. 58–63. – DOI: 10.1016/j.fertnstert.2013.09.002
23. Фрагментация ДНК сперматозоидов: клиническая значимость, причины, методы оценки и коррекции / С. Ю. Боровец, В. А. Егорова, А. М. Гзгзян [и др.] // *Урологические ведомости*. – 2020. – Т. 10, № 2. – С. 173–180. – DOI: 10.17816/uroved102173-180
24. Relationship between varicocele and sperm DNA damage and the effect of varicocele repair: a meta-analysis / Y. J. Wang, R. Q. Zhang, Y. J. Lin [et al.] // *Reproductive BioMedicine Online*. – 2012. – Vol. 25, № 3. – P. 307–314. – DOI: 10.1016/j.rbmo.2012.05.002
25. Application of the comet assay for the evaluation of DNA damage in mature sperm / G. Gajski, S. Ravlić, R. Godschalk [et al.] // *Mutation Research*. – 2021. – Vol. 788. – P. 1–20. – DOI: 10.1016/j.mrrev.2021.108398

26. The spectrum of DNA damage in human sperms assessed by single cell gel electrophoresis (Comet assay) and its relationship to fertilization and embryo development / I. D. Morris, S. Iltott, L. Dixon [et al.] // *Human Reproduction*. – 2002. – № 17. – P. 990–998. – DOI:10.1093/humrep/17.4.990
27. Effects of cryopreservation on sperm quality, nuclear DNA integrity, in vitro fertilization, and in vitro embryo development in the mouse / C. Yildiz, P. Ottaviani, N. Law [et al.] // *Reproduction*. – 2007. – Vol. 133. – P. 585–595. – DOI:10.1530/REP-06-0256
28. Gosalvez, J. Sperm chromatin dispersion (SCD) test: technical aspects and clinical applications / J. Gosalvez, C. Lopez-Fernandez, J. L. Fernandez // In: A. Zini, A. Agarwal, editors. *Sperm DNA damage: biological and clinical applications in male infertility and assisted reproduction*. – New York : Springer US, 2011. – P. 151–170.
29. Sperm DNA damage output parameters measured by the alkaline Comet assay and their importance / L. Simon, K. I. Aston, B. R. Emery [et al.] // *Andrologia*. – 2016. – Vol. 49, № 2. – P. 1–12. – DOI: 10.1111/and.12608
30. Hamilton, T. R. S. Sperm DNA fragmentation: causes and identification / T. R. S. Hamilton, M. E. O. D. Assumpção // *Zygote*. – 2019. – Vol. 28, Iss. 1. – P. 1–8. – DOI: 10.1017/S0967199419000595
31. Li, Ming-Wen. DNA fragmentation index (DFI) as a measure of sperm quality and fertility in mice / Ming-Wen Li, K. C. K. Lloyd // *Scientific Reports*. – 2020. – Vol. 10, № 3833. – P. 1–11. – DOI: 10.1038/s41598-020-60876-9
32. Pregnancy prediction by free sperm DNA and sperm DNA fragmentation in semen specimens of IVF/IC-SI-ET patients / T. Bounartzi, K. Dafopoulos, G. Anifantis [et al.] // *Human Fertility*. – 2016. – Vol. 19, № 1. – P. 56–62. – DOI: 10.3109/14647273.2016.115762919
33. Коршунов, М. Н. Прогностическая ценность показателя ДНК-фрагментации сперматозоидов в успехе программ вспомогательных репродуктивных технологий / М. Н. Коршунов, Е. С. Коршунова, С. П. Даренков. – *Экспериментальная и клиническая урология*. – 2017. – № 3. – С. 70–76.
34. DNA fragmentation of normal spermatozoa negatively impacts embryo quality and intracytoplasmic sperm injection outcome / C. Avendano, A. Franchi, H. Duran [et al.] // *Fertility and Sterility*. – 2010. – Vol. 94, № 2. – P. 549–557. – DOI: 10.1016/j.fertnstert.2009.02.050
35. Результаты преимплантационного генетического скрининга эмбрионов у супружеских пар с фрагментацией ДНК сперматозоидов / Ю. Ю. Киселева, М. М. Азова, Т. А. Кодылева [и др.] // *Акушерство и гинекология*. – 2017. – № 8. – С. 104–108. – DOI: 10.18565/aig.2017.8.104-8
36. Sperm DNA fragmentation: mechanisms of origin / M. Muratori, S. Marchiani, L. Tamburrino [et al.] // *Genetic Damage in Human Spermatozoa. Advances in Experimental Medicine and Biology*. – 2019. – Vol. 1166. – P. 78–85. – DOI: 10.1007/978-3-030-21664-1_5
37. Simon, L. Sperm DNA fragmentation: consequences for reproduction / L. Simon, B. Emery, D. T. Carrell // *Advances in Experimental Medicine and Biology*. – 2019. – Vol. 1166. – P. 87–105. – DOI: 10.1007/978-3-030-21664-1_6
38. Relationship between sperm morphology and sperm DNA dispersion / J. Jakubik-Uljasz, K. Gill, A. Rosiak-Gill [et al.] // *Translational Andrology and Urology*. – 2020. – Vol. 9, № 2. – P. 405–415. – DOI: 10.21037/tau.2020.01.31
39. Епанчинцева, Е. А. Индекс фрагментации ДНК сперматозоидов – необходимость для современной клинической практики / Е. А. Епанчинцева, В. Г. Селяницкая, В. А. Божедомов // *Андрология и генитальная хирургия*. – 2020. – Т. 21, № 1. – С. 14–21. – DOI: 10.17650/2070-9781-2020-21-1-14-21
40. Does sperm DNA fragmentation correlate with semen parameters? / M. T. Le, T. A. T. Nguyen, H. T. T. Nguyen [et al.] // *Reproductive Medicine and Biology*. – 2019. – Vol. 18. – P. 390–396. – DOI: 10.1002/rmb2.12297
41. The relationship between isolated teratozoospermia, sperm DNA fragmentation and inflammatory biomarkers: findings from a cross-sectional study / L. Boeri, P. Capogrosso, W. Cazzaniga [et al.] // *The Journal of Urology*. – 2020. – Vol. 203. – P. e400–e401. – DOI: 10.1097/JU.0000000000000865.03
42. Das, S. K. Effect of sperm DNA fragmentation on blastocyst formation rate and subsequent IVF outcome / S. K. Das, K. Kalita // *International Journal of Reproduction, Contraception, Obstetrics and Gynecology*. – 2022. – Vol. 11, № 2. – P. 385–390. – DOI: <https://doi.org/10.18203/2320-1770.ijrcog20220054>
43. Значение индекса ДНК-фрагментации в диагностике мужской infertility / Л. В. Батуревич, И. Д. Шилейко, Л. И. Алехнович [и др.] // *Лабораторная диагностика. Восточная Европа*. – 2022. – Т. 11, № 1. – С. 30–37. – DOI: 10.34883/PI.2022.11.1.013
44. Relationship between spermatogenesis, DNA fragmentation index, and teratozoospermia index / J. M. Budiharto, R. Margiana, W. William [et al.] // *International Journal of Health Sciences*. – 2022. – Vol. 6, № 3. – P. 1827–1837. – DOI: 10.53730/ijhs.v6n3.5808
45. Saghaei, H. Sperm DNA damage in mice irradiated with various doses of X-rays alone or in combination with actinomycin D or bleomycin sulfate: an in vivo study / H. Saghaei, H. Mozdarani, A. Mahmoudzadeh // *International Journal of Radiation Research*. – 2019. – Vol. 17, № 2. – P. 317–323. – DOI: 10.18869/acadpub.ijrr.17.2.317
46. Shamsi, M. B. Evaluation of nuclear DNA damage in human spermatozoa in men opting for assisted reproduction / M. B. Shamsi, R. Kumar, R. Dada // *Indian Journal of Medical Research*. – 2008. – Vol. 127, № 2. – P. 115–123.
47. Zeng, F. Transcript profiling during preimplantation mouse development / F. Zeng, D. A. Baldwin, R. M. Schultz // *Developmental Biology*. – 2004. – Vol. – 272, № 2. – P. 483–496. – DOI: 10.1016/j.ydbio.2004.05.018
48. Impact of radio frequency electromagnetic radiation on DNA integrity in the male germline / R. J. Aitken, L. E. Bennetts, D. Sawyer [et al.] // *International Journal of Andrology*. – 2005. – Vol. 28, № 3. –

- P. 171–179. – DOI: 10.1111/j.1365-2605.2005.00531.x
49. Effect of ionizing radiation on the male reproductive system / A. Wdowiak, M. Skrzypek, M. Stec [et al.] // *Annals of Agricultural and Environmental Medicine*. – 2019. – Vol. 26, № 2. – P. 210–216. – DOI: 10.26444/aaem/106085
 50. Cho, C. L. Novel insights into the pathophysiology of varicocele and its association with reactive oxygen species and sperm DNA fragmentation / C. L. Cho, S. C. Esteves, A. Agarwal // *Asian Journal of Andrology*. – 2016. – Vol. 8. – P. 186–193. – DOI: 10.4103/1008-682X.170441
 51. Oxidative stress status and sperm DNA fragmentation in fertile and infertile men / M. Dorostghoal, S. R. Kazeminejad, N. Shahbazian [et al.] // *Andrologia*. – 2017. – Vol. 49, № 10. – DOI: 10.1111/and.12762
 52. Role of oxidative stress, infection and inflammation in male infertility / A. Agarwal, M. Rana, E. Qiu [et al.] // *Andrologia*. – 2018. – Vol. 50, № 11. – e13126. – DOI: 10.1111/and.13126
 53. Barazani, Y. Functional sperm testing and the role of proteomics in the evaluation of male infertility / Y. Barazani, A. Agrawal, E. S. Jr. Sabanegh // *Urology*. – 2014. – Vol. 84, № 2. – P. 255–261. – DOI: 10.1016/j.urolgy.2014.04.043
 54. Agarwal, A. Role of sperm chromatin abnormalities and DNA damage in male infertility / A. Agarwal, T. M. Said // *Human Reproduction Update*. – 2003. – Vol. 9. – P. 331–345. – DOI: 10.1093/humupd/dmg027
 55. Aitken, R. J. On the possible origins of DNA damage in human spermatozoa / R. J. Aitken, G. N. De Iuliis // *Molecular Human Reproduction*. – 2010. – Vol. 16, № 1. – P. 3–13. – DOI: 10.1093/molehr/gap059
 56. Expression of Bcl-2 family proteins and spontaneous apoptosis in normal human testis / N. B. Oldereid, P. D. Angelis, R. Wiger [et al.] // *Molecular Human Reproduction*. – 2001. – Vol. 7, № 5. – P. 403–408. – DOI: 10.1093/molehr/7.5.403
 57. DNA damage and repair in human reproductive cells / A. García-Rodríguez, J. Gosálvez, A. Agarwal [et al.] // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2018. – Vol. 20, № 1. – P. 1–22. – DOI: 10.3390/ijms20010031
 58. Society for translational medicine: clinical practice guidelines for sperm DNA fragmentation testing in male infertility / A. Agarwal, C. L. Cho, A. Majzoub [et al.] // *Translational Andrology and Urology*. – 2017. – Vol. 6. – P. 720–733. – DOI: 10.21037/tau.2017.08.06
 59. Фрагментация ДНК в сперматозоидах и ее взаимосвязь с нарушением сперматогенеза / С. А. Руднева, Е. Е. Брагина, Е. А. Арифалин [и др.] // *Андрология и генитальная хирургия*. – 2014. – Т. 15, № 4. – С. 26–33. – DOI: 10.17650/2070-9781-2014-4
 60. Direct and delayed X-ray-induced DNA damage in male mouse germ cells / E. Cordelli, P. Eleuteri, M. G. Grollino [et al.] // *Environmental and Molecular Mutagenesis*. – 2012. – Vol. 53, № 6. – P. 429–439. – DOI: 10.1002/em.21703
 61. DNA and total protamine masses in individual sperm from fertile mammalian subjects / G. S. Bench, A. M. Friz, M. H. Corzett [et al.] // *Cytometry*. – 1996. – Vol. 23. – № 4. – P. 263–271. – DOI: 10.1002/(SICI)1097-0320(19960401)23:4<263::AID-CYT01>3.0.CO;2-I
 62. Oliva, R. Proteomics and the genetics of sperm chromatin condensation / R. Oliva, J. Castillo // *Asian Journal of Andrology*. – 2011. – Vol. 13, № 1. – P. 24–30. – DOI: 10.1038/aja.2010.65
 63. Human sperm chromatin epigenetic potential: genomics, proteomics, and male infertility / J. Castillo, J. M. Estanyol, J. L. Ballescà [et al.] // *Asian Journal of Andrology*. – 2015. – Vol. 17, № 4. – P. 601–609. – DOI: 10.4103/1008-682X.153302
 64. Boissonneault, G. Chromatin remodeling during spermiogenesis: a possible role for the transition proteins in DNA strand break repair / G. Boissonneault // *FEBS Letters*. – 2002. – Vol. 514, № 2–3. – P. 111–114. – DOI: 10.1016/S0014-5793(02)02380-3
 65. Gunes, S. Spermatogenesis, DNA damage and DNA repair mechanisms in male infertility / S. Gunes, M. Al-Sadaan, A. Agarwal // *Reprod Biomed Online*. – 2015. – Vol. 31, № 3. – P. 309–319. – DOI: 10.1016/j.rbmo.2015.06.010
 66. Santi, D. Sperm DNA fragmentation index as a promising predictive tool for male infertility diagnosis and treatment management – meta-analyses / D. Santi, G. Spaggiari, M. Simoni // *Reproductive Biomedicine Online*. – 2018. – Vol. 37, № 3. – P. 315–326. – DOI: 10.1016/j.rbmo.2018.06.023
 67. Leem, J. The capacity to repair sperm DNA damage in zygotes is enhanced by inhibiting WIP1 activity / J. Leem, G.-Y. Bai, J. S. Oh // *Frontiers in Cell and Developmental Biology*. – 2022. – Vol. 10. – P. 841327. – DOI: 10.3389/fcell.2022.841327
 68. Setti, A. S. Oocyte ability to repair sperm DNA fragmentation: the impact of maternal age on intracytoplasmic sperm injection outcomes / A. S. Setti, D. P. de A. F. Braga [et al.] // *Fertility and Sterility*. – 2021. – Vol. 116, № 1. – P. 123–129. – DOI: 10.1016/j.fertnstert.2020.10.045
 69. Perspective in the mechanisms for repairing sperm DNA damage / N. Li, H. Wang, S. Zou [et al.] // *Reproductive Sciences*. – 2025. – Vol. 32. – P. 41–51. – DOI: 10.1007/s43032-024-01714-5
 70. A systematic review and meta-analysis to determine the effect of sperm DNA damage on in vitro fertilization and intracytoplasmic sperm injection outcome / L. Simon, A. Zini, A. Dyachenko [et al.] // *Asian Journal of Andrology*. – 2017. – Vol. 19, № 1. – P. 80–90. – DOI: 10.4103/1008-682X.182822
 71. Ye, D. Effects of sperm DNA fragmentation on embryo morphokinetic parameters and laboratory outcomes in women of different ages during intracytoplasmic sperm treatment cycles / D. Ye, Z. Ye, H. Zhang // *Archives of Gynecology and Obstetrics*. – 2025. – Vol. 312, № 1. – P. 191–196. – DOI: 10.1007/s00404-025-07949-0
 72. Clinical relevance of sperm DNA damage in assisted reproduction / N. Tarozzi, D. Bizzaro, C. Flamigni [et al.] // *Reproductive Biomedicine Online*. – 2007. – Vol. 14, № 6. – P. 746–757. – DOI: 10.1016/S1472-6483(10)60678-5
 73. TUNEL assay and SCSA determine different aspects

- of sperm DNA damage / R. Henkel, C. F. Hoogendijk, P. J. Bouic [et al.] // *Andrologia*. – 2010. – Vol. 42, № 5. – P. 305–313. – DOI: 10.1111/j.1439-0272.2009.01002.x
74. Sperm DNA fragmentation: threshold value in male fertility / M. Sergerie, G. Laforest, L. Bujan [et al.] // *Human Reproduction*. – 2005. – Vol. 20, № 12. – P. 3446–3451. – DOI: 10.1093/humrep/dei231
 75. A simple technique for quantitation of low levels of DNA damage in individual cells / N. P. Singh, M. T. McCoy, R. R. Tice [et al.] // *Experimental Cell Research*. – 1988. – Vol. 175, № 1. – P. 184–191. – DOI: 10.1016/0014-4827(88)90265-0
 76. Ostling, O. Microelectrophoretic study of radiation-induced DNA damages in individual mammalian cells / O. Ostling, K. J. Johanson // *Biochemical and Biophysical Research Communications*. – 1984. – Vol. 123, № 1. – P. 291–298. – DOI: 10.1016/0006-291X(84)90411-X
 77. Simon, L. Sperm DNA damage measured by comet assay / L. Simon, D. T. Carrell // *Spermatogenesis. Methods in Molecular Biology*. – 2013. – Vol. 927. – P. 137–146. – DOI: 10.1007/978-1-62703-038-0_13
 78. Analysis of DNA damage in individual cells / P. L. Olive, R. E. Durand, J. P. Banáth [et al.] // *Methods in Cell Biology*. – 2001. – Vol. 64. – P. 235–249. – DOI: 10.1016/S0091-679X(01)64016-0
 79. Lewis, S. E. Sperm DNA tests as useful adjuncts to semen analysis / S. E. Lewis, I. Agbaje, J. Alvarez // *Systems Biology in Reproductive Medicine*. – 2008. – Vol. 54, № 3. – P. 111–125. – DOI: 10.1080/19396360801957739
 80. Evenson, D. P. Sperm chromatin structure assay: its clinical use for detecting sperm DNA fragmentation in male infertility and comparisons with other techniques / D. P. Evenson, K. L. Larson, L. K. Jost // *Journal of Andrology*. – 2002. – Vol. 23. – P. 25–43. – DOI: 10.1002/j.1939-4640.2002.tb02599.x
 81. Evenson, D. P. Sperm chromatin structure assay is useful for fertility assessment / D. P. Evenson, L. Jost // *Methods in Cell Science*. – 2000. – Vol. 22, № 2–3. – P. 169–189. – DOI: 10.1023/a:1009844109023
 82. Schlegel, P. N. Yet another test of sperm chromatin structure / P. N. Schlegel, D. A. Paduch // *Fertility and Sterility*. – 2005. – Vol. 84, № 4. – P. 854–859. – DOI: 10.1016/j.fertnstert.2005.04.050
 83. Sperm DNA fragmentation decreases the pregnancy rate in an assisted reproductive technique / M. Benchaib, V. Braun, J. Lornage [et al.] // *Human Reproduction*. – 2003. – Vol. 18, № 5. – P. 1023–1028. – DOI: 10.1093/humrep/deg228
 84. Evenson, D. P. Sperm Chromatin Structure Assay (SCSAR) for fertility assessment / D. P. Evenson // *Current Protocols*. – 2022. – Vol. 2. – P. 1–16. – DOI: 10.1002/cpz1.508
 85. Sperm DNA damage is associated with an increased risk of pregnancy loss after IVF and ICSI: systematic review and meta-analysis / A. Zini, J. M. Boman, E. Belzile [et al.] // *Human Reproduction*. – 2008. – Vol. 23. – P. 2663–2668. – DOI: 10.1093/humrep/den321
 86. The sperm chromatin structure assay as a diagnostic tool in the human fertility clinic / G. B. Boe-Hansen, J. Fedder, A. K. Ersbøll [et al.] // *Human Reproduction*. – 2006. – Vol. 21, № 6. – P. 1576–1582. – DOI: 10.1093/humrep/del019
 87. Fraser, L. Structural damage to nuclear DNA in mammalian spermatozoa: its evaluation techniques and relationship with male infertility / L. Fraser // *Polish Journal of Veterinary Sciences*. – 2004. – Vol. 7, № 4. – P. 311–321.
 88. Sperm chromatin status and DNA fragmentation in mouse species with divergent mating systems / C. Agudo-Rios, A. Sanchez-Rodriguez, I. D. Idrovo [et al.] // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2023. – Vol. 24, № 21. – P. 15954. – DOI: 10.3390/ijms242115954
 89. The sperm chromatin dispersion test: a simple method for the determination of sperm DNA fragmentation / J. L. Fernández, L. Muriel, M. T. Rivero [et al.] // *Journal of Andrology*. – 2003. – Vol. 24, № 1. – P. 59–66. – DOI: 10.1002/j.1939-4640.2003.tb02641.x
 90. Simple determination of human sperm DNA fragmentation with an improved sperm chromatin dispersion test / J. L. Fernandez, L. Muriel, V. Goyanes [et al.] // *Fertility and Sterility*. – 2005. – Vol. 84. – P. 833–842. – DOI: 10.1016/j.fertnstert.2004.11.089
 91. Single sperm selection and DNA fragmentation analysis: The case of MSOME/IMSI / J. Gosálvez, B. Migueles, C. López-Fernández [et al.] // *Natural Science*. – 2013. – Vol. 5, № 7A. – P. 7–14. – DOI: 10.4236/ns.2013.57A002
 92. Carretero, M. I. Evaluación de la calidad del ADN espermático en camélidos sudamericanos y otras especies domésticas / M. I. Carretero, M. S. Giuliano, D. M. Neild // *Spermova*. – 2017. – Vol. 1, № 7. – P. 18–26. – DOI: 10.18548/aspe/0005.04
 93. Characterisation of a subpopulation of sperm with massive nuclear damage, as recognised with the sperm chromatin dispersion test / J. Gosálvez, M. Rodríguez-Predreira, A. Mosquera [et al.] // *Andrologia*. – 2014. – Vol. 46, № 6. – P. 602–609. – DOI: 10.1111/and.12118
 94. Baumgartner, A. The comet assay in male reproductive toxicology / A. Baumgartner, E. Cemeli, D. Anderson // *Cell Biology and Toxicology*. – 2009. – Vol. 25, № 1. – P. 81–98. – DOI: 10.1007/s10565-007-9041-y
 95. Assessment of sperm deoxyribose nucleic acid fragmentation using sperm chromatin dispersion assay / H. Pratap, S. Y. Hottigoudar, K. S. Nichanahalli [et al.] // *Journal of Pharmacol Pharmacother*. – 2017. – Vol. 8, № 2. – P. 45–49. – DOI: 10.4103/jpp.JPP_187_16
 96. Sperm chromatin dispersion test in the assessment of DNA fragmentation and aneuploidy in human spermatozoa / A. Balasuriya, B. Speyera, P. Serhalb [et al.] // *Reproductive BioMedicine Online*. – 2011. – Vol. 22, № 5. – P. 428–436. – DOI: 10.1016/j.rbmo.2011.01.012
 97. Esteves, S. C. An update on clinical and surgical interventions to reduce sperm DNA fragmentation in infertile men / S. C. Esteves, D. Santi, M. Simoni // *Andrology*. – 2020. – Vol. 8, № 1. – P. 53–81. – DOI: 10.1111/andr.12724
 98. Performing a sperm DNA fragmentation test in addition to semen examination based on the WHO criteria

can be a more accurate diagnosis of IVF outcomes / T. Okubo, N. Onda, T. Hayashi [et al.] // BMC Urology. – 2023. – Vol. 23, № 78. – P. 1–7. – DOI:10.1186/s12894-023-01257-y

99. Evenson, D. P. Sperm Chromatin Structure Assay (SCSA®): evolution from origin to clinical utility / D. P. Evenson // A clinician's guide to Sperm DNA and chromatin damage. – New York: Springer Science, 2018. – P. 65–89. – DOI: 10.1007/978-3-319-71815-6_4
100. Sperm DNA fragmentation induced by DNase I and hydrogen peroxide: an in vitro comparative study among different mammalian species / P. Villani, P. Eleuteri, M. G. Grollino [et al.] // Reproduction. – 2010. – Vol. 140. – P. 445–452. – DOI: 10.1530/REP-10-0176
101. Dynamics of sperm DNA fragmentation in patients carrying structurally rearranged chromosomes / A. Garcia-Peiro, M. Oliver-Bonet, J. Navarro [et al.] // International Journal of Andrology. – 2011. – Vol. 34. – P. 546–553. – DOI: 10.1111/j.1365-2605.2011.01153.x

References

1. Paternal influence of sperm DNA integrity on early embryonic development / L. Simon, K. Murphy, M. B. Shamsi [et al.] // Human Reproduction. – 2014. – Vol. 29, № 11. – P. 2402–2412. – DOI: 10.1093/humrep/deu228
2. Investigation on the origin of sperm morphological defects: oxidative attacks, chromatin immaturity, and DNA fragmentation / A. Oumaima, A. Tesnim, H. Zohra [et al.] // Environmental Science and Pollution Research. – 2018. – Vol. 25. – P. 13775–13786. – DOI: 10.1007/s11356-018-1417-4
3. DNK fragmentaciya spermatozoidov pri besplodii. Obzor literatury [DNA fragmentation of spermatozoa in infertility. Literature review] / L. K. Ajtkozhina, T. K. Kudajbergenov, H. M. Biktasheva [et al.] // Problemy reprodukcii [Reproduction Issues]. – 2019. – Vol. 1, № 38. – P. 25–29.
4. Javed, A. Evaluation of sperm DNA fragmentation using multiple methods: a comparison of their predictive power for male infertility / A. Javed, M. S. Talkad, M. K. Ramaiah // Clinical and Experimental Reproductive Medicine. – 2019. – Vol. 46, № 1. – P. 14–21. – DOI: 10.5653/cerm.2019.46.1.14
5. Strukturnye narusheniya hromatina spermatozoidov. Patofiziologicheskie aspekty. Klinicheskaya znachimost' [Structural disorders of sperm chromatin. Pathophysiological aspects. Clinical significance] / M. N. Korshunov, E. S. Korshunova, P. S. Kyzlasov [et al.] // Vestnik urologii [Bulletin of Urology]. – 2021. – № 9. – P. 95–104. – DOI: 10.21886/2308-6424-2021-9-1-95-104
6. Sperm DNA fragmentation: unraveling its imperative impact on male infertility based on recent evidence / S. Stavros, A. Potiris, E. Molopodi [et al.] // International Journal of Molecular Sciences. – 2024. – Vol. 25. – P. 1–13. – DOI: 10.3390/ijms251810167
7. Avadiev, N. E. Primenenie DNK fragmentacii spermy v andrologicheskoy praktike [The use of DNA fragmentation of sperm in andrological practice] / N. E. Avadiev // Vestnik urologii [Bulletin of Urology]. – 2019. – Vol. 7, № 1. – P. 7–11. – DOI: 10.21886/2308-6424-2019-7-1-7-11
8. Sperm DNA fragmentation: a new guideline for clinicians / A. Agarwal, A. Majzoub, S. Baskaran [et al.] // World Journal in Mens Health. – 2020. – Vol. 38. – P. 412–471. – DOI: 10.5534/wjmh.200128
9. Oxidative stress and male reproductive health / R. J. Aitken, T. B. Smith, M. S. Jobling [et al.] // Asian Journal of Andrology. – 2014. – Vol. 16, № 1. – P. 31–38. – DOI: 10.4103/1008-682X.122203
10. Measuring sperm DNA fragmentation and clinical outcomes of medically assisted reproduction: a systematic review and meta-analysis / M. Cissen, M. van Wely, I. Scholten [et al.] // PLoS One. – 2016. – Vol. 11, № 11. – P. e0165125. – DOI: 10.1371/journal.pone.0165125
11. WHO laboratory manual for the examination and processing of human semen // World Health Organization: [website]. – 2021. – 27 July. – URL: <https://www.who.int/publications/i/item/9789240030787>
12. Makhlof, A. A. DNA integrity tests in clinical practice: it is not a simple matter of black and white (or red and green) / A. A. Makhlof, C. Niederberger // Journal of Andrology. – 2006. – Vol. 27. – P. 316–323. – DOI: 10.2164/jandrol.05217
13. Fragmentaciya DNK spermatozoidov: svyaz s parametrami spermatogeneza u molodyh muzhchin [Fragmentation of sperm DNA: relation to the parameters of spermatogenesis in young men] / L. V. Osadchuk, D. A. Tataru, N. N. Kuznecova [et al.] // Urologiya [Urology]. – 2016. – № 6. – P. 118–123.
14. Cho, C. L. Role of sperm DNA fragmentation in male factor infertility: a systematic review / C. L. Cho, A. Agarwal // Arab Journal of Urology. – 2017. – Vol. 16, № 1. – P. 21–34. – DOI: 10.1016/j.aju.2017.11.002
15. Comparison of chromatin assays for DNA fragmentation evaluation in human sperm / K. R. Chohan, J. T. Griffin, M. Lafromboise [et al.] // Journal of Andrology. – 2006. – Vol. 27. – P. 53–59. – DOI: 10.2164/jandrol.05068
16. Comprehensive analysis of sperm DNA fragmentation by five different assays: TUNEL assay, SCSA, SCD test and alkaline and neutral Comet assay / J. Ribas-Maynou, A. García-Peiro, A. Fernandez-Encinas [et al.] // Andrology. – 2013. – Vol. 1, № 5. – P. 715–722. – DOI: 10.1111/j.2047-2927.2013.00111.x
17. Evenson, D. P. The Sperm Chromatin Structure Assay (SCSA®) and other sperm DNA fragmentation tests for evaluation of sperm nuclear DNA integrity as related to fertility / D. P. Evenson // Animal Reproduction Science. – 2016. – Vol. 169. – P. 56–75. – P. 1–20. – DOI: 10.1016/j.anireprosc
18. Sperm Chromatin Structure Assay (SCSA®) and flow cytometry-assisted TUNEL assay provide a concordant assessment of sperm DNA fragmentation as a function of age in a large cohort of approximately 10,000 patients / P. Behdarvandian, A. Nasr-Esfahani, M. Tavalaei [et al.] // Basic and Clinical Andrology. – 2023. – Vol. 33, № 33. – P. 1–11. – DOI: 10.1186/

19. Narusheniya struktury hromatina spermatozoidov: klinicheskoe znachenie, prichiny, diagnostika, lechenie (obzor literatury) [Disorders of the sperm chromatin structure: clinical significance, causes, diagnosis, treatment (literature review)] / V. A. Bozhe-domov, I. V. Vinogradov, N. A. Lipatova [et al.] // Problemy reprodukcii [Reproduction Issues]. – 2012. – № 5. – P. 76–84.
20. Evenson, D. P. Evaluation of sperm chromatin structure and DNA strand breaks is an important part of clinical male fertility assessment / D. P. Evenson // Translational Andrology and Urology. – 2017. – Vol. 6, № 4. – P. 495–500. – DOI: 10.21037/tau.2017.07.20
21. Muzhskoe besplodie i narushenie strukturnoj organizatsii hromatina spermatozoidov. Sushchestvuet li svyaz? [Male infertility and disruption of the structural organization of sperm chromatin. Is there a connection?] / O. A. Vorob'eva, A. V. Voskresenskaya, A. A. Odincov [et al.] // Problemy reprodukcii [Reproduction Issues]. – 2005. – № 6. – P. 56–62.
22. Feijó, C. M. Diagnostic accuracy of sperm chromatin dispersion test to evaluate sperm deoxyribonucleic acid damage in men with unexplained infertility / C. M. Feijó, S. C. Esteves // Fertility and Sterility. – 2014. – Vol. 101, № 1. – P. 58–63. – DOI: 10.1016/j.fertnstert.2013.09.002
23. Fragmentatsiya DNK spermatozoidov: klinicheskaya znachimost, prichiny, metody ocenki i korrektsii [Fragmentation of sperm DNA: clinical significance, causes, assessment and correction methods] / S. Yu. Borovec, V. A. Egorova, A. M. Gzgzan [et al.] // Urologicheskie vedomosti [Urological bulletin]. – 2020. – Vol. 10, № 2. – P. 173–180. – DOI: 10.17816/uroved102173-18095
24. Relationship between varicocele and sperm DNA damage and the effect of varicocele repair: a meta-analysis / Y. J. Wang, R. Q. Zhang, Y. J. Lin [et al.] // Reproductive BioMedicine Online. – 2012. – Vol. 25, № 3. – P. 307–314. – DOI: 10.1016/j.rbmo.2012.05.002
25. Application of the comet assay for the evaluation of DNA damage in mature sperm / G. Gajski, S. Ravlić, R. Godschalk [et al.] // Mutation Research. – 2021. – Vol. 788. – P. 1–20. – DOI: 10.1016/j.mrrev.2021.108398
26. The spectrum of DNA damage in human sperms assessed by single cell gel electrophoresis (Comet assay) and its relationship to fertilization and embryo development / I. D. Morris, S. Ilott, L. Dixon [et al.] // Human Reproduction. – 2002. – № 17. – P. 990–998. – DOI: 10.1093/humrep/17.4.990
27. Effects of cryopreservation on sperm quality, nuclear DNA integrity, in vitro fertilization, and in vitro embryo development in the mouse / C. Yildiz, P. Ottaviani, N. Law [et al.] // Reproduction. – 2007. – Vol. 133. – P. 585–595. – DOI: 10.1530/REP-06-0256
28. Gosalvez, J. Sperm chromatin dispersion (SCD) test: technical aspects and clinical applications / J. Gosalvez, C. Lopez-Fernandez, J. L. Fernandez // In: A. Zini, A. Agarwal, editors. Sperm DNA damage: biological and clinical applications in male infertility and assisted reproduction. – New York : Springer US, 2011. – P. 151–170.
29. Sperm DNA damage output parameters measured by the alkaline Comet assay and their importance / L. Simon, K. I. Aston, B. R. Emery [et al.] // Andrologia. – 2016. – Vol. 49, № 2. – P. 1–12. – DOI: 10.1111/and.12608
30. Hamilton, T. R. S. Sperm DNA fragmentation: causes and identification / T. R. S. Hamilton, M. E. O. D. Assumpção // Zygote. – 2019. – Vol. 28, Iss. 1. – P. 1–8. – DOI: 10.1017/S0967199419000595
31. Li, Ming-Wen. DNA fragmentation index (DFI) as a measure of sperm quality and fertility in mice / Ming-Wen Li, K. C. K. Lloyd // Scientific Reports. – 2020. – Vol. 10, № 3833. – P. 1–11. – DOI: 10.1038/s41598-020-60876-9
32. Pregnancy prediction by free sperm DNA and sperm DNA fragmentation in semen specimens of IVF/IC-SI-ET patients / T. Bounartzi, K. Dafopoulos, G. Anifandis [et al.] // Human Fertility. – 2016. – Vol. 19, № 1. – P. 56–62. – DOI: 10.3109/14647273.2016.115762919
33. Korshunov, M. N. Prognosticheskaya cennost' pokazatelya DNK-fragmentatsii spermatozoidov v uspekh program vspomogatel'nykh reproduktivnykh tekhnologiy [The predictive value of the indicator of DNA fragmentation of spermatozoa in the success of assisted reproductive technology programs] / M. N. Korshunov, E. S. Korshunova, S. P. Darenkov // Eksperimental'naya i klinicheskaya urologiya [Experimental and Clinical Urology]. – 2017. – № 3. – P. 70–76.
34. DNA fragmentation of normal spermatozoa negatively impacts embryo quality and intracytoplasmic sperm injection outcome / C. Avendano, A. Franchi, H. Duran [et al.] // Fertility and Sterility. – 2010. – Vol. 94, № 2. – P. 549–557. – DOI: 10.1016/j.fertnstert.2009.02.050
35. Rezultaty preimplatacionnogo geneticheskogo skrininga embrionov u supruzheskih par s fragmentatsiej DNK spermatozoidov [Results of preimplantation genetic screening of embryos in married couples with sperm DNA fragmentation] / Yu. Yu. Kiseleva, M. M. Azova, T. A. Kodyleva [et al.] // Akusherstvo i ginekologiya [Obstetrics and Gynecology]. – 2017. – № 8. – P. 104–108. – DOI: 10.18565/aig.2017.8.104-8
36. Sperm DNA fragmentation: mechanisms of origin / M. Muratori, S. Marchiani, L. Tamburrino [et al.] // Genetic Damage in Human Spermatozoa. Advances in Experimental Medicine and Biology. – 2019. – Vol. 1166. – P. 78–85. – DOI: 10.1007/978-3-030-21664-1_5
37. Simon, L. Sperm DNA fragmentation: consequences for reproduction / L. Simon, B. Emery, D. T. Carrell // Advances in Experimental Medicine and Biology. – 2019. – Vol. 1166. – P. 87–105. – DOI: 10.1007/978-3-030-21664-1_6
38. Relationship between sperm morphology and sperm DNA dispersion / J. Jakubik-Uljasz, K. Gill, A. Rosiak-Gill [et al.] // Translational Andrology and Urology. – 2020. – Vol. 9, № 2. – P. 405–415. – DOI: 10.21037/tau.2020.01.31
39. Epanchinceva, E. A. Indeks fragmentatsii DNK spermatozoidov – neobhodimost' dlya sovremennoj klinicheskoy praktiki [Sperm DNA Fragmentation Index – a necessity for modern clinical practice] / E. A. Epanchinceva,

- V. G. Selyatckaya, V. A. Bozhedomov // *Andrologiya i genital'naya hirurgiya [Andrology and Genital Surgery]*. – 2020. – Vol. 21, № 1. – P. 14–21. – DOI: 10.17650/2070-9781-2020-21-1-14-21
40. Does sperm DNA fragmentation correlate with semen parameters? / M. T. Le, T. A. T. Nguyen, H. T. T. Nguyen [et al.] // *Reproductive Medicine and Biology*. – 2019. – Vol. 18. – P. 390–396. – DOI: 10.1002/rmb2.12297
41. The relationship between isolated teratozoospermia, sperm DNA fragmentation and inflammatory biomarkers: findings from a cross-sectional study / L. Boeri, P. Capogrosso, W. Cazzaniga [et al.] // *The Journal of Urology*. – 2020. – Vol. 203. – P. e400–e401. – DOI: 10.1097/JU.0000000000000865.03
42. Das, S. K. Effect of sperm DNA fragmentation on blastocyst formation rate and subsequent IVF outcome / S. K. Das, K. Kalita // *International Journal of Reproduction, Contraception, Obstetrics and Gynecology*. – 2022. – Vol. 11, № 2. – P. 385–390. – DOI: <https://doi.org/10.18203/2320-1770.ijrcog20220054>
43. Znachenie indeksa DNK-fragmentacii v diagnostike muzhskoj infertilnosti [The value of the DNA fragmentation index in the diagnosis of male infertility] / L. V. Baturevich, I. D. Shilejko, L. I. Alekhovich [et al.] // *Laboratornaya diagnostika. Vostochnaya Evropa [Laboratory diagnostics. Eastern Europe]*. – 2022. – Vol. 11, № 1. – P. 30–37. – DOI: 10.34883/PI.2022.11.1.013
44. Relationship between spermatogenesis, DNA fragmentation index, and teratozoospermia index / J. M. Budiharto, R. Margiana, W. William [et al.] // *International Journal of Health Sciences*. – 2022. – Vol. 6, № 3. – P. 1827–1837. – DOI: 10.53730/ijhs.v6n3.5808
45. Saghaei, H. Sperm DNA damage in mice irradiated with various doses of X-rays alone or in combination with actinomycin D or bleomycin sulfate: an in vivo study / H. Saghaei, H. Mozdarani, A. Mahmoudzadeh // *International Journal of Radiation Research*. – 2019. – Vol. 17, № 2. – P. 317–323. – DOI: 10.18869/acadpub.ijrr.17.2.317
46. Shamsi, M. B. Evaluation of nuclear DNA damage in human spermatozoa in men opting for assisted reproduction / M. B. Shamsi, R. Kumar, R. Dada // *Indian Journal of Medical Research*. – 2008. – Vol. 127, № 2. – P. 115–123.
47. Zeng, F. Transcript profiling during preimplantation mouse development / F. Zeng, D. A. Baldwin, R. M. Schultz // *Developmental Biology*. – 2004. – Vol. – 272, № 2. – P. 483–496. – DOI: 10.1016/j.ydbio.2004.05.018
48. Impact of radio frequency electromagnetic radiation on DNA integrity in the male germline / R. J. Aitken, L. E. Bennetts, D. Sawyer [et al.] // *International Journal of Andrology*. – 2005. – Vol. 28, № 3. – P. 171–179. – DOI: 10.1111/j.1365-2605.2005.00531.x
49. Effect of ionizing radiation on the male reproductive system / A. Wdowiak, M. Skrzypek, M. Stec [et al.] // *Annals of Agricultural and Environmental Medicine*. – 2019. – Vol. 26, № 2. – P. 210–216. – DOI: 10.26444/aaem/106085
50. Cho, C. L. Novel insights into the pathophysiology of varicocele and its association with reactive oxygen species and sperm DNA fragmentation / C. L. Cho, S. C. Esteves, A. Agarwal // *Asian Journal of Andrology*. – 2016. – Vol. 8. – P. 186–193. – DOI: 10.4103/1008-682X.170441
51. Oxidative stress status and sperm DNA fragmentation in fertile and infertile men / M. Dorostghoal, S. R. Kazeminejad, N. Shahbazian [et al.] // *Andrologia*. – 2017. – Vol. 49, № 10. – DOI: 10.1111/and.12762
52. Role of oxidative stress, infection and inflammation in male infertility / A. Agarwal, M. Rana, E. Qiu [et al.] // *Andrologia*. – 2018. – Vol. 50, № 11. – e13126. – DOI: 10.1111/and.13126
53. Barazani, Y. Functional sperm testing and the role of proteomics in the evaluation of male infertility / Y. Barazani, A. Agrawal, E. S. Jr. Sabanegh // *Urology*. – 2014. – Vol. 84, № 2. – P. 255–261. – DOI: 10.1016/j.urolgy.2014.04.043
54. Agarwal, A. Role of sperm chromatin abnormalities and DNA damage in male infertility / A. Agarwal, T. M. Said // *Human Reproduction Update*. – 2003. – Vol. 9. – P. 331–345. – DOI: 10.1093/humupd/dmg027
55. Aitken, R. J. On the possible origins of DNA damage in human spermatozoa / R. J. Aitken, G. N. De Iulius // *Molecular Human Reproduction*. – 2010. – Vol. 16, № 1. – P. 3–13. – DOI: 10.1093/molehr/gap059
56. Expression of Bcl-2 family proteins and spontaneous apoptosis in normal human testis / N. B. Oldereid, P. D. Angelis, R. Wiger [et al.] // *Molecular Human Reproduction*. – 2001. – Vol. 7, № 5. – P. 403–408. – DOI: 10.1093/molehr/7.5.403
57. DNA damage and repair in human reproductive cells / A. García-Rodríguez, J. Gosálvez, A. Agarwal [et al.] // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2018. – Vol. 20, № 1. – P. 1–22. – DOI: 10.3390/ijms20010031
58. Society for translational medicine: clinical practice guidelines for sperm DNA fragmentation testing in male infertility / A. Agarwal, C. L. Cho, A. Majzoub [et al.] // *Translational Andrology and Urology*. – 2017. – Vol. 6. – P. 720–733. – DOI: 10.21037/tau.2017.08.06
59. Fragmentaciya DNK v spermatozoidah i ee vzaimosvyaz s narusheniem spermatogeneza [DNA fragmentation in spermatozoa and its relationship with impaired spermatogenesis] / S. A. Rudneva, E. E. Bragina, E. A. Arifulin [et al.] // *Andrologiya i genital'naya hirurgiya [Andrology and Genital Surgery]*. – 2014. – Vol. 15, № 4. – P. 26–33. – DOI: 10.17650/2070-9781-2014-4
60. Direct and delayed X-ray-induced DNA damage in male mouse germ cells / E. Cordelli, P. Eleuteri, M. G. Grollino [et al.] // *Environmental and Molecular Mutagenesis*. – 2012. – Vol. 53, № 6. – P. 429–439. – DOI: 10.1002/em.21703
61. DNA and total protamine masses in individual sperm from fertile mammalian subjects / G. S. Bench, A. M. Friz, M. H. Corzett [et al.] // *Cytometry*. – 1996. – Vol. 23. – № 4. – P. 263–271. – DOI: 10.1002/(SICI)1097-0320(19960401)23:4<263::AID-CYT01>3.0.CO;2-I
62. Oliva, R. Proteomics and the genetics of sperm chromatin condensation / R. Oliva, J. Castillo // *Asian Journal of Andrology*. – 2011. – Vol. 13, № 1. – P. 24–30. – DOI: 10.1038/

- aja.2010.65
63. Human sperm chromatin epigenetic potential: genomics, proteomics, and male infertility / J. Castillo, J. M. Estanyol, J. L. Ballescá [et al.] // *Asian Journal of Andrology*. – 2015. – Vol. 17, № 4. – P. 601–609. – DOI:10.4103/1008-682X.153302
 64. Boissonneault, G. Chromatin remodeling during spermiogenesis: a possible role for the transition proteins in DNA strand break repair / G. Boissonneault // *FEBS Letters*. – 2002. – Vol. 514, № 2–3. – P. 111–114. – DOI: 10.1016/S0014-5793(02)02380-3
 65. Gunes, S. Spermatogenesis, DNA damage and DNA repair mechanisms in male infertility / S. Gunes, M. Al-Sadaan, A. Agarwal // *Reprod Biomed Online*. – 2015. – Vol. 31, № 3. – P. 309–319. – DOI: 10.1016/j.rbmo.2015.06.010
 66. Santi, D. Sperm DNA fragmentation index as a promising predictive tool for male infertility diagnosis and treatment management – meta-analyses / D. Santi, G. Spaggiari, M. Simoni // *Reproductive Biomedicine Online*. – 2018. – Vol. 37, № 3. – P. 315–326. – DOI: 10.1016/j.rbmo.2018.06.023
 67. Leem, J. The capacity to repair sperm DNA damage in zygotes is enhanced by inhibiting WIP1 activity / J. Leem, G-Y. Bai, J. S. Oh // *Frontiers in Cell and Developmental Biology*. – 2022. – Vol. 10. – P. 841327. – DOI:10.3389/fcell.2022.841327
 68. Oocyte ability to repair sperm DNA fragmentation: the impact of maternal age on intracytoplasmic sperm injection outcomes / A. S. Setti, D. P. de A. F. Braga [et al.] // *Fertility and Sterility*. – 2021. – Vol. 116, № 1. – P. 123–129. – DOI: 10.1016/j.fertnstert.2020.10.045
 69. Perspective in the mechanisms for repairing sperm DNA damage / N. Li, H. Wang, S. Zou [et al.] // *Reproductive Sciences*. – 2025. – Vol. 32. – P. 41–51. – DOI: 10.1007/s43032-024-01714-5
 70. A systematic review and meta-analysis to determine the effect of sperm DNA damage on in vitro fertilization and intracytoplasmic sperm injection outcome / L. Simon, A. Zini, A. Dyachenko [et al.] // *Asian Journal of Andrology*. – 2017. – Vol. 19, № 1. – P. 80–90. – DOI: 10.4103/1008-682X.182822
 71. Ye, D. Effects of sperm DNA fragmentation on embryo morphokinetic parameters and laboratory outcomes in women of different ages during intracytoplasmic sperm treatment cycles / D. Ye, Z. Ye, H. Zhang // *Archives of Gynecology and Obstetrics*. – 2025. – Vol. 312, № 1. – P. 191–196. – DOI: 10.1007/s00404-025-07949-0
 72. Clinical relevance of sperm DNA damage in assisted reproduction / N. Tarozzi, D. Bizzaro, C. Flamigni [et al.] // *Reproductive BioMedicine Online*. – 2007. – Vol. 14, № 6. – P. 746–757. – DOI: 10.1016/S1472-6483(10)60678-5
 73. TUNEL assay and SCSA determine different aspects of sperm DNA damage / R. Henkel, C. F. Hoogendijk, P. J. Bouic [et al.] // *Andrologia*. – 2010. – Vol. 42, № 5. – P. 305–313. – DOI: 10.1111/j.1439-0272.2009.01002.x
 74. Sperm DNA fragmentation: threshold value in male fertility / M. Sergerie, G. Laforest, L. Bujan [et al.] // *Human Reproduction*. – 2005. – Vol. 20, № 12. – P. 3446–3451. – DOI: 10.1093/humrep/dei231
 75. A simple technique for quantitation of low levels of DNA damage in individual cells / N. P. Singh, M. T. McCoy, R. R. Tice [et al.] // *Experimental Cell Research*. – 1988. – Vol. 175, № 1. – P. 184–191. – DOI: 10.1016/0014-4827(88)90265-0
 76. Ostling, O. Microelectrophoretic study of radiation-induced DNA damages in individual mammalian cells / O. Ostling, K. J. Johanson // *Biochemical and Biophysical Research Communications*. – 1984. – Vol. 123, № 1. – P. 291–298. – DOI: 10.1016/0006-291X(84)90411-X
 77. Simon, L. Sperm DNA damage measured by comet assay / L. Simon, D. T. Carrell // *Spermatogenesis. Methods in Molecular Biology*. – 2013. – Vol. 927. – P. 137–146. – DOI: 10.1007/978-1-62703-038-0_13
 78. Analysis of DNA damage in individual cells / P. L. Olive, R. E. Durand, J. P. Banáth [et al.] // *Methods in Cell Biology*. – 2001. – Vol. 64. – P. 235–249. – DOI: 10.1016/S0091-679X(01)64016-0
 79. Lewis, S. E. Sperm DNA tests as useful adjuncts to semen analysis / S. E. Lewis, I. Agbaje, J. Alvarez // *Systems Biology in Reproductive Medicine*. – 2008. – Vol. 54, № 3. – P. 111–125. – DOI: 10.1080/19396360801957739
 80. Evenson, D. P. Sperm chromatin structure assay: its clinical use for detecting sperm DNA fragmentation in male infertility and comparisons with other techniques / D. P. Evenson, K. L. Larson, L. K. Jost // *Journal of Andrology*. – 2002. – Vol. 23. – P. 25–43. – DOI: 10.1002/j.1939-4640.2002.tb02599.x
 81. Evenson, D. P. Sperm chromatin structure assay is useful for fertility assessment / D. P. Evenson, L. Jost // *Methods in Cell Science*. – 2000. – Vol. 22, № 2–3. – P. 169–189. – DOI: 10.1023/a:1009844109023
 82. Schlegel, P. N. Yet another test of sperm chromatin structure / P. N. Schlegel, D. A. Paduch // *Fertility and Sterility*. – 2005. – Vol. 84, № 4. – P. 854–859. – DOI: 10.1016/j.fertnstert.2005.04.050
 83. Sperm DNA fragmentation decreases the pregnancy rate in an assisted reproductive technique / M. Benchaib, V. Braun, J. Lornage [et al.] // *Human Reproduction*. – 2003. – Vol. 18, № 5. – P. 1023–1028. – DOI: 10.1093/humrep/deg228
 84. Evenson, D. P. Sperm Chromatin Structure Assay (SCSA) for fertility assessment / D. P. Evenson // *Current Protocols*. – 2022. – Vol. 2. – P. 1–16. – DOI: 10.1002/cpz1.508
 85. Sperm DNA damage is associated with an increased risk of pregnancy loss after IVF and ICSI: systematic review and meta-analysis / A. Zini, J. M. Boman, E. Belzile [et al.] // *Human Reproduction*. – 2008. – Vol. 23. – P. 2663–2668. – DOI: 10.1093/humrep/den321
 86. The sperm chromatin structure assay as a diagnostic tool in the human fertility clinic / G. B. Boe-Hansen, J. Fedder, A. K. Ersbøll [et al.] // *Human Reproduction*. – 2006. – Vol. 21, № 6. – P. 1576–1582. – DOI: 10.1093/humrep/del019

87. Fraser, L. Structural damage to nuclear DNA in mammalian spermatozoa: its evaluation techniques and relationship with male infertility / L. Fraser // Polish Journal of Veterinary Sciences. – 2004. – Vol. 7, № 4. – P. 311–321.
88. Sperm chromatin status and DNA fragmentation in mouse species with divergent mating systems / C. Agudo-Rios, A. Sanchez-Rodriguez, Il. D. Idrovo [et al.] // International Journal of Molecular Sciences. – 2023. – Vol. 24, № 21. – P. 15954. – DOI: 10.3390/ijms242115954
89. The sperm chromatin dispersion test: a simple method for the determination of sperm DNA fragmentation / J. L. Fernández, L. Muriel, M. T. Rivero [et al.] // Journal of Andrology. – 2003. – Vol. 24, № 1. – P. 59–66. – DOI: 10.1002/j.1939-4640.2003.tb02641.x
90. Simple determination of human sperm DNA fragmentation with an improved sperm chromatin dispersion test / J. L. Fernandez, L. Muriel, V. Goyanes [et al.] // Fertility and Sterility. – 2005. – Vol. 84. – P. 833–842. – DOI: 10.1016/j.fertnstert.2004.11.089
91. Single sperm selection and DNA fragmentation analysis: The case of MSOME/IMSI / J. Gosálvez, B. Migueles, C. López-Fernández [et al.] // Natural Science. – 2013. – Vol. 5, № 7A. – P. 7–14. – DOI: 10.4236/ns.2013.57A002
92. Carretero, M. I. Evaluación de la calidad del ADN espermático en camélidos sudamericanos y otras especies domésticas / M. I. Carretero, M. S. Giuliano, D. M. Neild // Spermova. – 2017. – Vol. 1, № 7. – P. 18–26. – DOI:10.18548/asp/0005.04
93. Characterisation of a subpopulation of sperm with massive nuclear damage, as recognised with the sperm chromatin dispersion test / J. Gosálvez, M. Rodríguez-Predreira, A. Mosquera [et al.] // Andrologia. – 2014. – Vol. 46, № 6. – P. 602–609. – DOI: 10.1111/and.12118
94. Baumgartner, A. The comet assay in male reproductive toxicology / A. Baumgartner, E. Cemeli, D. Anderson // Cell Biology and Toxicology. – 2009. – Vol. 25, № 1. – P. 81–98. – DOI: 10.1007/s10565-007-9041-y
95. Assessment of sperm deoxyribose nucleic acid fragmentation using sperm chromatin dispersion assay / H. Pratap, S. Y. Hottigoudar, K. S. Nichanahalli [et al.] // Journal of Pharmacol Pharmacother. – 2017. – Vol. 8, № 2. – P. 45–49. – DOI: 10.4103/jpp.JPP_187_16
96. Sperm chromatin dispersion test in the assessment of DNA fragmentation and aneuploidy in human spermatozoa / A. Balasuriya, B. Speyera, P. Serhalb [et al.] // Reproductive BioMedicine Online. – 2011. – Vol. 22, № 5. – P. 428–436. – DOI: 10.1016/j.rbmo.2011.01.012
97. Esteves, S. C. An update on clinical and surgical interventions to reduce sperm DNA fragmentation in infertile men / S. C. Esteves, D. Santi, M. Simoni // Andrology. – 2020. – Vol. 8, № 1. – P. 53–81. – DOI: 10.1111/andr.12724
98. Performing a sperm DNA fragmentation test in addition to semen examination based on the WHO criteria can be a more accurate diagnosis of IVF outcomes / T. Okubo, N. Onda, T. Hayashi [et al.] // BMC Urology. – 2023. – Vol. 23, № 78. – P. 1–7. – DOI:10.1186/s12894-023-01257-y
99. Evenson, D. P. Sperm Chromatin Structure Assay (SCSA®): evolution from origin to clinical utility / D. P. Evenson // A clinician's guide to Sperm DNA and chromatin damage. – New York: Springer Science, 2018. – P. 65–89. – DOI:10.1007/978-3-319-71815-6_4
100. Sperm DNA fragmentation induced by DNase I and hydrogen peroxide: an in vitro comparative study among different mammalian species / P. Villani, P. Eleuteri, M. G. Grollino [et al.] // Reproduction. – 2010. – Vol. 140. – P. 445–452. – DOI: 10.1530/REP-10-0176
101. Dynamics of sperm DNA fragmentation in patients carrying structurally rearranged chromosomes / A. Garcia-Peiro, M. Oliver-Bonet, J. Navarro [et al.] // International Journal of Andrology. – 2011. – Vol. 34. – P. 546–553. – DOI: 10.1111/j.1365-2605.2011.01153.x

Благодарность (госзадание)

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме «Формирование ответных реакций на действие малых доз ионизирующего излучения и механизмы трансформации форм нахождения радионуклидов в биосистемах», номер государственной регистрации 125020501526-3.

В исследовании использованы полевки из Научной коллекции экспериментальных животных Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (<http://www.ckp-rf.ru/usu/471933/>).

Acknowledgements (state task)

The work was performed within the framework of the state task of the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences on the topic "Formirovanie odvetnykh reaktsij na dejstvie malyh doz

ioniziruyushchego izlucheniya i mekhanizmy transformacii form nahozhdeniya radionuklidov v biosistemah [Formation of response reactions to low doses of ionising radiation and transformation mechanisms of radionuclide forms in biosystems]", state registration number 125020501526-3.

This study was done using tundra voles from the Scientific Collection of Experimental Animals at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (<http://www.ckp-rf.ru/usu/471933/>).

Информация об авторах:

Старобор Наталья Николаевна – младший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 57211402382, <http://orchid.org/0000-0002-3161-6137> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: starobor@ib.komisc.ru).

Раскоша Оксана Вениаминовна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 8660975300, <http://orchid.org/0000-0003-4104-1717> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: raskosha@ib.komisc.ru).

About the authors:

Natalia N. Starobor – Junior Researcher, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Science; Scopus Author ID: 57211402382, <http://orchid.org/0000-0002-3161-6137> (28 Kommunisticheskaya st., 167000 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: starobor@ib.komisc.ru).

Oksana V. Raskosha – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Science; Scopus Author ID: 8660975300, <http://orchid.org/0000-0003-4104-1717> (28 Kommunisticheskaya st., 167000 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: raskosha@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

Старобор, Н. Н. Фрагментация ДНК сперматозоидов у млекопитающих: причины, методы детекции, диагностика фертильности в условиях радиационного воздействия / Н. Н. Старобор, О. В. Раскоша // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2025. – № 7 (83). – С. 35–49.

For citation:

Starobor, N. N. Fragmentaciya DNK spermatozoidov u mlekopitayushchih: prichiny, metody detekcii, diagnostika fertilnosti v usloviyah radiacionnogo vozdejstviya [Sperm DNA fragmentation in mammals: etiology, detection, fertility assessment under radiation exposure] / N. N. Starobor, O. V. Raskosha // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2025. – № 7 (83). – P. 35–49.

Дата поступления статьи: 04.09.2025

Прошла рецензирование: 08.09.2025

Принято решение о публикации: 19.09.2025

Received: 04.09.2025

Reviewed: 08.09.2025

Accepted: 19.09.2025

Особенности морфологического строения почв хребта Каратау в границах геопарка «Янган-Тау» (Республика Башкортостан)

Р. М. Халитов*, Н. М. Халитова*,
П. Г. Полежанкина**

* Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы,

г. Уфа

** Геопарк «Янган-Тау»,

с. Янгантау

Roman-khalitov@mail.ru

Аннотация

В работе приведены первые результаты исследований основных типов почв хребта Каратау в границах первого в России глобального геопарка ЮНЕСКО «Янган-Тау». Хребет Каратау является западным отрогом субширотного расположения Южного Урала. Сложен древними морскими отложениями с наличием карбонатных пород и имеет шарьяжно-надвиговое строение. В ходе исследований были заложены три почвенных разреза в различных ландшафтных условиях хребта Каратау. Описание почвенных разрезов проводили с помощью полевого определителя почв России. В результате исследований выявлена закономерность распространения почв на склонах хребта: на верхних частях склона формируются маломощные почвы, на средних и нижних – полнопрофильные. Химико-аналитические показатели подтверждают полевую диагностику описанных почв. В итоге на хребте Каратау (Южный Урал) фоновый почвенный покров представлен литоземами, темно-серыми почвами под смешанными лесами и черноземами под лугово-разнотравной растительностью на пологих южных склонах.

Ключевые слова:

геопарк «Янган-Тау», хребет Каратау, почвенный покров

Features of the morphological structure of soils of the Karatau ridge within the boundaries of the Yangan-Tau Geopark (Republic of Bashkortostan)

R. M. Khalitov*, N. M. Khalitova*,
P. G. Polezhankina**

* Bashkir State Pedagogical University named after M. Akmully, Ufa

** Yangan-Tau Geopark,

Yangantau village

Roman-khalitov@mail.ru

Abstract

The article presents the first study results of the main soil types of the Karatau ridge within the boundaries of the Yangan-Tau Geopark, which is the first UNESCO global geopark in Russia. The Karatau ridge is a western spur of the sub-latitudinal location of the Southern Urals. It is composed of ancient marine sediments with the presence of carbonate rocks and has a nappe-thrust structure. Totally, our studies include three soil profiles characterising different landscape conditions of the Karatau ridge. The soil profiles have been described using the Field Guide to Soils of Russia. By the study results, we have developed the distribution pattern of soils on the slopes of the ridge: thin soils are formed on the upper parts of the slope, while full-profile soils are formed on its middle and lower parts. Chemical and analytical indicators have confirmed the field diagnostics of the described soils. By the obtained data, the background soil cover of the Karatau ridge (the Southern Urals) is represented by lithozems, dark-grey soils under mixed forests, and chernozems under meadow-herbaceous vegetation on gentle southern slopes.

Keywords:

Yangan-Tau Geopark, Karatau ridge, soil cover

Введение

«Янган-Тау» – первый в Российской Федерации геопарк ЮНЕСКО, созданный в 2017 г. и имеющий площадь 1774 км². Исследуемый ландшафт является единой географической территорией, где располагаются особо ценные геологические, археологические, исторические, культурные объекты. На данной территории проводится работа по сохранению редких местных традиций башкирского этноса, популяризации знаний о Башкортостане, формированию туристско-рекреационного потенциала Са-

лаватского района. Геопарк «Янган-Тау» в декабре 2023 г. прошел процедуру валидации, чтобы подтвердить статус глобального геопарка ЮНЕСКО [1, 2]. Актуальность работы заключается в том, что в геопарке «Янган-Тау» впервые проводятся почвенные исследования. Изучение фациальных и провинциальных особенностей почв горного хребта Каратау, расположенного на Южном Урале, представляет собой важную задачу для понимания экосистемы региона и его агрономического потенциала.

Цель данной работы – описать основные типы почв на хребте Каратау в границах геопарка ЮНЕСКО «Янган-Тау». Для реализации поставленной цели были выработаны следующие задачи: заложить три почвенных разреза на различных ландшафтных участках; отобрать почвенные образцы для подтверждения полевой диагностики почв; описать видовой состав фитоценозов на участках исследования.

Материалы и методы

Условия почвообразования. Салаватский район расположен на северо-востоке Республики Башкортостан, занимает восточную окраину Русской платформы и западные склоны Южного Урала. По тектоническому строению территория состоит из Пермско-Башкирского свода, Предуральского прогиба и Башкирского мегантиклинория [3].

На регионе известны шесть стратиграфических структур: рифей, венд, девон, карбон, пермь и четвертичный период. Каратауская серия позднего рифея представлена песчаниками, сланцами, песчанистыми доломитами. Палеозойские отложения, состоящие из известняков, доломитов и песчаников, указывают на сложную геологическую историю региона, где происходили различные процессы осадкообразования и тектонические изменения [4].

Согласно схеме геоморфологического районирования, геопарк располагается на юго-восточной окраине Уфимского плато, низко- и среднегорьях западного склона Южного Урала и Юрюзано-Айской предгорной равнине [5], представляющей собой увалисто-грядовое предгорное понижение. В западной части расположены широкие долины рек Ай и Юрюзань. Восточная часть равнины приподнята, состоит из системы увалов и плато, сильно расчлененных овражно-балочной сетью. На карбонатных и гипсоносных породах развит карст [6].

Климат умеренно континентальный с теплым летом и холодной зимой. Средняя годовая температура составляет $+2,1^{\circ}\text{C}$; самый холодный месяц – январь ($-14,2^{\circ}\text{C}$), самый теплый – июль ($+17,7^{\circ}\text{C}$). Годовая сумма осадков – 524 мм, в холодный период выпадает 136 мм, в теплый – 388 мм [7]. Сумма активных температур – $1700-1880^{\circ}$. Продолжительность безморозного периода составляет 95–105 дней [5].

Согласно почвенно-географическому районированию, Салаватский район располагается в двух основных провинциях, каждая из которых характеризуется определенными типами почв и условиями их формирования. В Нижнекамской провинции преобладают оподзоленные, выщелоченные, типично-среднегумусные и тучные среднечерноземные, а также серые лесные почвы. В Южно-Уральской горной провинции встречаются как горные почвы, так и различные виды лесных почв [8]. Данный район входит в северо-восточную лесостепную природно-сельскохозяйственную зону, которая подразделяется на Айский равнинный и Юрюзано-Заайский увалисто-предгорный агропочвенные районы [9]. На территории распространены оподзоленные, темно-серые черноземы и серые лесные почвы. Серые лесные почвы

занимают почти 30 % (из них серые лесные – 13 %, темно-серые – 9 %), черноземы – 32 % (из них оподзоленные – 2 %) территории республики. В классификации почв Башкортостана горные почвы по мощности рыхлой части почвенного профиля подразделяются на неразвитые, мало-развитые, неполноразвитые и полноразвитые [5].

По ботанико-географическому районированию Башкортостана территория геопарка входит в Мясогутовский лесостепной район Приайской равнины и Мурсалимкинско-Ургальский район светлых широколиственных и березовых лесов грядово-холмисто-увалистых предгорий западного склона Южного Урала [9].

Хребет Каратау является западным отрогом субширотного расположения Южного Урала, по которому проходит северная граница распространения западных склонов Южного Урала. Максимальная высота – 608 м над ур. м. По литературным данным, разрез темно-серой лесной почвы в сосняке земляничном на элювии известняков в предгорьях Каратау описан А. Х. Мукатановым [10]. Мощность профиля составляет 75 см. Указано, что в почвенном профиле ясно выражены темногомусовый горизонт, характеризующийся высоким содержанием гумуса (9–11 %), и текстурный горизонт [там же]. Исследования почв в южной части западных склонов Южного Урала показали, что катенарная дифференциация почв на низкогорных массивах определяется мощностью элювиально-делювиальных отложений [11]. На среднегорных хребтах центральной части Южного Урала (г. Иремель) прослеживается вертикальная поясность [12].

Индексацию почвенных горизонтов и классификацию почв проводили с помощью полевого определителя почв России [13]. Сначала была описана характеристика места заложения почвенного разреза по факторам почвообразования. Затем проведено морфологическое описание почвенного разреза – ножом разрыхляли узкую вертикальную линию на лицевой стенке на всю глубину, после выделяли генетические почвенные горизонты и прикладывали на лицевую стенку рулетку. Смешанные образцы почв отбирали со всей площади каждого генетического горизонта лицевой стенки почвенного разреза. Лабораторно-аналитические исследования образцов почв производили в почвенной лаборатории Центра защиты леса Республики Башкортостан. Содержание общего органического углерода определяли бихроматным методом [14]. Видовой состав фитоценозов анализировали в полевых условиях с помощью определителя высших растений Башкирской АССР [15].

Результаты и их обсуждение

В ходе маршрутного исследования в геопарке ЮНЕСКО «Янган-Тау» в 2021 г. заложено три почвенных разреза (рисунок) на хребте Каратау.

Разрез 1 (фото 1) заложен в 192 квартале Аркауловского лесничества (координаты: E 57.781051; N 55.339516, абсолютная высота – 359 м). Положение его в рельефе – верхняя часть склона (крутизна – около 3°) северо-восточной экспозиции. Растительность представлена

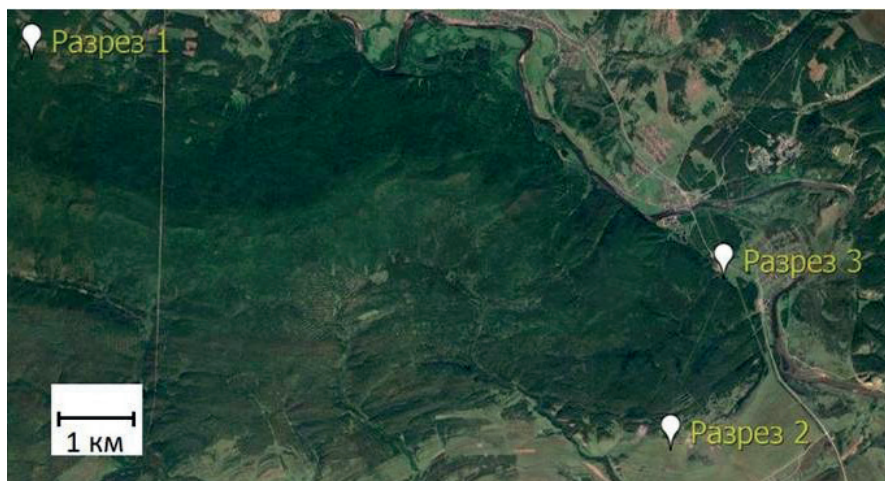


Рисунок. Фрагмент карты с расположением почвенных разрезов на хребте Каратау.
Figure. Map fragment indicating the location of soil sections in the Karatau ridge.



Фото 1. Литозем темногумусовый.
Photo 1. Dark humus lithozem.

смешанным лесом (фото 2), включающим березу повислую (*Betula pendula*), осину дрожащую (*Populus tremula*), ель обыкновенную (*Picea abies*), дуб черешчатый (*Quercus robur*), рябину обыкновенную (*Sorbus aucuparia*), клен остролистный (*Acer platanoides*), и травостоем – землянику лесную (*Fragaria vesca*), сныть обыкновенную (*Aegopodium podagraria*), пырей ползучий (*Elytrigia repens*), вороний глаз четырехлистный (*Paris quadrifolia*), колокольчик жестковолосистый (*Campanula cervicaria*), черноголовку обыкновенную (*Prunella vulgaris*), орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*), баранец обыкновенный (*Huperzia selago*), кукушкин лен (*Polytrichum commune*). Проективное покрытие трав составило 100 %.



Фото 2. Смешанный лес.
Photo 2. Mixed forest.



Фото 3. Чернозем глинисто-иллювиальный.
Photo 3. Clay-illuvial chernozem.

Морфологическое описание разреза:

AU (0–13 см) – на поверхности лесной опад, листья березы, осины, дуба, мелкие ветки деревьев, хвоя сосны. Рыхлый, цвет серый, мелкокомковатая структура, гранулометрический состав имеет средний суглинок, присутствуют обломки почвообразующей породы, горизонт пронизан множеством корней растений, переход к следующему горизонту заметный, граница волнистая.

АС (13–20 см) – цвет буро-серый, рыхлый, множество обломков горной породы, переход постепенный, мелкоземистая часть горизонта имеет влажноватый, мелкокомковатый, легкий суглинок.

С (20–67 см) – почвообразующая порода, включающая песчаник с выраженной горизонтальной делимостью. В пространстве между обломками песчаника присутствует мелкозем, который был отобран для анализа.

Почва представлена темногумусовым среднесуглинистым литоземом на элювиальных песчаных породах.

Результаты лабораторных исследований представлены в табл. 1.

Разрез 2 (фото 3) расположен в 4 км на северо-западе от дер. Гусевка, на пологом склоне (крутизна – около 3°) южной экспозиции хребта Каратау (координаты: 58°05'58.33" E; 55°25'50.00" N, абсолютная высота – 360 м). Раститель-



Фото 4. Луг разнотравный.
Photo 4. Meadow with mixed grasses.

ность сформирована из луга разнотравного (фото 4), проективное покрытие трав составляет 100 %. Разнотравье представлено видами из семейства *Fabaceae* (клевер луговой – *Trifolium pratense*, горошек мышиный – *Vicia*

cracca), а также нивяником обыкновенным (*Leucanthemum vulgare*), лапчаткой гусиной (*Potentilla anserina*), кипреем узколистным (*Epilobium angustifolium*), земляникой зеленой (*Fragaria viridis*), звездчаткой злаковой (*Stellaria graminea*), костером безостым (*Bromopsis inermis*), осокой (*Carex elata*), ковылем (*Stipa pennata*), пыреем ползучим (*Elytrigia repens*), тысячелистником обыкновенным (*Achillea millefolium*), бедренцом большим (*Pimpinella major*), кровохлебкой лекарственной (*Sanguisorba officinalis*), короставником полевым (*Knautia arvensis*), наперстянкой крупноцветковой (*Digitalis grandiflora*), манжеткой обыкновенной (*Alchemilla vulgaris*).

Морфологическое описание горизонтов:

AU (0–28 см) – серый, свежий, уплотнен, комковатый, среднесуглинистый, множество корней трав, граница между горизонтами ровная, переход заметный.

BI (28–57 см) – бурый, плотный, свежий, крупно-комковатый, гумусовые натеки на гранях структурных отделностей, переход постепенный.

BC (57–65 см) – бурый, плотный, глинистый.

Почва представлена глинисто-иллювиальным среднесуглинистым черноземом на делювии глинистых пород.

Результаты химико-аналитических исследований отображены в табл. 1.

Разрез 3 (фото 5) находится в 1,5 км на юго-востоке от дер. Чулпан (координаты: N 55.283533; E 58.113565 абсолютная высота – 283 м). Выкопан в нижней части склона (крутизна – около 9°) северо-восточной экспозиции. Растительность представлена смешанным лесом (береза повислая – *Betula pendula*, осина дрожащая – *Populus tremula*, клен остролистный – *Acer platanoides*, черемуха обыкновенная – *Prunus padus* и сосна обыкновенная – *Pinus sylvestris*) и травостоем (сныть обыкновенная – *Aegopodium podagraria*, орляк обыкновенный – *Pteridium aquilinum*, хвощ полевой – *Equisetum arvense*, земляника лесная – *Fragaria vesca*, борец северный – *Aconitum septentrional*, гравилат речной – *Geum rivale*, будра плющевидная – *Glechoma hederacea*, крапива двудомная – *Urtica dioica*, подмаренник душистый – *Galium odoratum*) (фото 6). Проектное покрытие трав составляет 100 %.

Морфологическая характеристика почвенных горизонтов:

AUe (0–17 см) – серый, рыхлый, свежий, мелкокомковатый, средний суглинок, присутствует белесая присыпка на почвенных частицах в нижней части горизонта, корни трав и деревьев, граница волнистая, переход заметный.

BT (18–42 см) – серо-бурый, плотный, свежий, крупнокомковатый, средний суглинок, натеки гумуса на почвенных агрегатах, корни, граница слабоволнистая, переход заметный.

BC (42–60 см) – бурый, плотный, свежий, крупно-комковатый, тяжелый суглинок, натеки гумуса.

Разрез представлен темно-серой среднесуглинистой почвой на делювиальных глинистых отложениях.

Таблица 1

Химико-аналитические показатели исследованных почв

Table 1

Chemical and analytical parameters of the studied soils

Горизонт	Гумус, %	pH водный	pH солевой
Разрез № 1. Литозем темного гумусовый среднесуглинистый			
AU	7,7	5,5	4,2
AC	3,9	5,5	4,1
C (мелкозем)	0,9	5,9	4,2
Разрез № 2. Чернозем глинисто-иллювиальный среднесуглинистый			
AU	4,0	6,7	5,3
BI	3,4	6,4	5,2
BC	1,9	6,1	4,4
Разрез № 3. Темно-серая среднесуглинистая почва			
AUe	6,1	6,4	5,3
BT	3,0	6,2	4,9
BC	1,4	5,4	4,4

Результаты химико-аналитических исследований отображены в табл. 1.

На верхней части склона, на каменистом элювии песчаника под пологом смешанного леса формируются почвы отдела литоземы (разрез 1). Несмотря на маленькую мощность гумусового горизонта, в нем содержится довольно высокое количество органического углерода, содержание которого резко уменьшается вниз по профилю. Измеренные величины pH водной суспензии выявили слабокислую реакцию по всему профилю. Глинисто-иллювиализированный чернозем содержит 4 % гумуса, и вниз по профилю содержание органического углерода постепенно уменьшается. По значениям pH водной суспензии гумусовый горизонт чернозема является нейтральным. По строению почвенного профиля, содержанию общего гумуса в гумусовом горизонте и особенностям границы между гумусовым и срединным горизонтом есть основание предполагать, что почвенный разрез выкопан на залежном участке. Оподзоленные черноземы Республики Башкортостан характеризуются высоким содержанием гумуса (до 11 %) и определенными значениями pH водной суспензии (от



Фото 5. Темно-серая среднесуглинистая почва.
Photo 5. Dark-grey medium loamy soil.



Фото 6. Смешанный лес.
Photo 6. Mixed forest.

Гранулометрический состав темно-серой почвы, %

Texture of dark-grey soil, %

Горизонт	Фракции механических элементов, мм						
	1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	<0,001	<0,01
AУе	2,6	18,8	34,8	9,3	22,0	12,5	13,8
ВТ	1,3	4,3	41,0	12,1	25,8	15,5	53,4
ВС	1,2	3,0	23,3	8,3	21,1	43,1	72,5

5,2 до 6,0) [5]. В нижних частях склона в аккумулятивных условиях формируются полнопрофильные темно-серые почвы. Горизонт АУе содержит 6 % гумуса, и элювиальный процесс выражен только в качестве признака. По значениям рН водной суспензии гумусовый горизонт является слабокислым. Текстурированный горизонт по морфологической диагностике имеет крупнокомковатую структуру и характерные для этого горизонта натёки на структурных отдельностях. По литературным данным, содержание гумуса в темно-серых почвах находится в диапазоне 6,4–8,5 %, характеризуется высокой степенью гумификации и гуматным составом. Значения рН водной суспензии колеблются в диапазоне от 5,4 до 6,6 [там же]. В табл. 2 отражены результаты гранулометрического анализа.

В результате периодически промывного водного режима происходит дифференциация почвенного профиля темно-серой почвы. По полученным данным определен минимум в горизонте АУе по содержанию частиц физической глины (<0,01). В горизонте ВТ наблюдается накопление фракции пыли в результате иллювирувания из вышележащего горизонта. В соответствии с классификацией почв по гранулометрическому составу по Н. А. Качинскому, горизонт ВТ диагностируется как тяжелосуглинистый мелко-крупнопылеватый [16].

Заключение

Распределение почв на субширотном хребте Каратау (Южный Урал) во многом зависит от экспозиции склонов и мощности четвертичных отложений. Почвенный покров верхних и средних частей склона характеризуется маломощностью, здесь произрастают смешанные леса, почвы имеют высокое содержание органического вещества. Два почвенных разреза (темногумусовый литозем и темно-серая почва) располагаются в лесных фитоценозах, но в разных ландшафтных условиях. Видовой состав фитоценоза участка заложения литозема включает шесть видов деревьев (вид доминант – клен остролистный), девять видов трав (вид доминант – пырей ползучий). Видовой состав фитоценоза участка заложения темно-серой почвы имеет пять видов деревьев (вид доминант – береза повислая), девять видов трав (вид доминант – сныть обыкновенная). Так как разрез темно-серой почвы был заложен в нижней части склона, то в этой части распространена влаголюбивая растительность, такие виды как черемуха обыкновенная, сныть обыкновенная и хвощ полевой. На участке в верхней части склона (темногумусовый литозем) также были встречены влаголюбивые растения

Таблица 2 (сныть обыкновенная и кукушкин лен), но в меньшем количестве. Темногумусовый литозем сформирован на песчанике, характеризующийся высоким содержанием щебня в нижних горизонтах. В связи с этим, предполагаем, что тип водного режима можно охарактеризовать как провальный, что дополнительно создает недостаток влаги. Разрез глинисто-иллювиального чернозема заложен на раз-

нотравном лугу, на южном склоне. Всего было определено в полевых условиях 17 видов растений. Таким образом, по результатам исследований описанные почвы принадлежат к следующим отделам: текстурно-дифференцированные почвы, аккумулятивно-гумусовые почвы и литоземы.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

1. Реализация целей устойчивого развития в глобальном геопарке ЮНЕСКО «Янган-Тау» / Е. А. Богдан, Л. Н. Белан, А. Акбашев [и др.] // Вестник Башкирского университета. – 2018. – № 23 (4). – С. 1128–1138.
2. Лунева, Е. В. Организация геопарков в России и особенности их правового режима / Е. В. Лунева // Lex russica. – 2021. – № 74 (9). – С. 32–43.
3. Геопарк «Янган-Тау» / А. Р. Акбашев, Р. Х. Абдрашитов, Ф. Р. Ардисламов [и др.] // Геологический вестник. – 2018. – № 1. – С. 3–12.
4. Фархутдинов, И. М. Геологическое строение геопарка «Янган-Тау» / И. М. Фархутдинов, А. М. Фархутдинов, Р. А. Исмагилов // Вестник Башкирского университета. – 2018. – № 23 (4). – С. 1128–1138.
5. Морфогенетическая и агропроизводственная характеристика почв Башкирской АССР / Ф. Х. Хазиев, Ю. В. Герасимов, А. Х. Мукатанов [и др.]. – Уфа : БФАН СССР, 1985. – 136 с.
6. Хазиев, Ф. Х. Экология почв Башкортостана / Ф. Х. Хазиев. – Уфа : АН РБ, 2012.
7. Камалова, Р. Г. Климат геопарка «Янган-Тау» и его современные изменения / Р. Г. Камалова, Л. Н. Белан, Е. А. Богдан // Динамика и взаимодействие геосфер Земли: материалы Всероссийской конференции. – Томск, 2021. – С. 134–137.
8. Добровольский, Г. В. География почв / Г. В. Добровольский, И. С. Урушевская. – М.: Изд-во МГУ, 2006. – 460 с.
9. Атлас Республики Башкортостан / отв. ред.: Н. И. Островская [и др.]. – Уфа: Китап, 2005. – 419 с.
10. Мукатанов, А. Х. Лесные почвы Башкортостана / А. Х. Мукатанов. – Уфа: Гилем, 2002. – 263 с.
11. Халитов, Р. М. Классификационное положение некоторых почв горнолесной зоны Южного Урала в новой классификации и диагностике почв России 2004 года / Р. М. Халитов, В. С. Сергеев // Вестник Башкирского государственного аграрного университета. – 2015. – № 1 (33). – С. 32–35.

12. Характеристика почвенного покрова природного парка «Иремель» / Р. Р. Сулейманов, И. М. Габбасова, И. К. Хабилов [и др.] // Известия Самарского НЦ РАН. – 2013. – № 15 (3–4). – С. 1440–1443.
13. Полевой определитель почв России: научно-справочное издание / зав. ред.-изд. группой К. Т. Острикова. – М.: Почвенный ин-т им. В. В. Докучаева, 2008. – 182 с.
14. Skjemstad, J. O. Total and organic carbon / Soil sampling and methods of analysis / J. O. Skjemstad, J. A. Baldock. – 2nd edition. – Boca Raton: CRC Press, 2008. – 836 p.
15. Определитель высших растений Башкирской АССР / Ю. Е. Алексеев, А. Х. Галеева, И. А. Губанов. Т. 2. – М.: Наука, 1989. – 375 с.
16. Информационная система: Почвенно-географическая база данных России. – URL: <https://soil-db.ru/abiturientam-i-shkolnikam/muzei/muzey-pochvovedeniya-im-sa-zaharova/granulometricheskiy-sostav> (дата обращения: 01.10.2023).
17. **References**
1. Realizatsiya tseley ustoychivogo razvitiya v globalnom geoparke YuNESKO «Yangan-Tau» [Implementation of the sustainable development goals in the UNESCO global Yangan-Tau Geopark] / E. A. Bogdan, L. N. Belan, A. A. Akbashev [et al.] // Bulletin of the Bashkir University. – 2018. – № 23 (4). – P. 1128–1138.
2. Luneva, E. V. Organizatsiya geoparkov v Rossii i osobennosti ih pravovogo rezhima [Organisation of geoparks in Russia and the specifics of their legal regime] / E. V. Luneva // Lex russica. – 2021. – № 74 (9). – P. 32–43.
3. Geopark «Yangan-Tau» [Yangan-Tau Geopark] / A. R. Akbashev, R. Kh. Abdrashitov, F. R. Ardislamov [et al.] // Geologicheskii vestnik [Geological Bulletin]. – 2018. – № 1. – P. 3–12.
4. Farkhutdinov, I. M. Geologicheskoe stroenie geoparka «Yangan-Tau» [Geological structure of the Yangan-Tau Geopark] / I. M. Farkhutdinov, A. M. Farkhutdinov, R. A. Ismagilov // Bulletin of the Bashkir University. – 2018. – № 23 (4). – P. 1128–1138.
5. Morfogeneticheskaya i agroproduktivnaya kharakteristika pochv Bashkirskoy ASSR [Morphogenetic and agro-productive characteristics of soils of the Bashkir ASSR] / F. Kh. Khaziev, Yu. V. Gerasimov, A. Kh. Mukatanov [et al.]. – Ufa: BFAN SSSR, 1985.
6. Khaziev, F. Kh. Ekologiya pochv Bashkortostana [Ecology of the soils of Bashkortostan] / F. Kh. Khaziev. – Ufa: AS RB, 2012. – 136 p.
7. Kamalova, R. G. Klimat geoparka «Yangan-Tau» i ego sovremennye izmeneniya [The climate of the Yangan-Tau Geopark and its modern changes] / R. G. Kamalova, L. N. Belan, E. A. Bogdan // Dinamika i vzaimodeystvie geosfer Zemli: materialy Vserossiyskoy konferentsii [Dynamics and Interaction of the Earth's Geospheres: Proceedings of the All-Russian Conference]. – Tomsk, 2021. – P. 134–137.
8. Dobrovolskiy, G. V. Geografiya pochv [Soil geography] / G. V. Dobrovolskiy, I. S. Urusevskaya. – Moscow: MSU, 2006. – 460 p.
9. Atlas Respubliki Bashkortostan [Atlas of the Republic of Bashkortostan] / Resp. Ed.: N. I. Ostrovskaya [et al.]. – Ufa: Kitap, 2005. – 419 p.
10. Mukatanov, A. Kh. Lesnye pochvy Bashkortostana [Forest soils of Bashkortostan] / A. Kh. Mukatanov. – Ufa: Gilem, 2002. – 263 p.
11. Khalitov, R. M. Klassifikatsionnoe polozhenie nekotorykh pochv gornoloznnoy zony Yuzhnogo Urala v novoy klassifikatsii i diagnostike pochv Rossii 2004 goda [Classification position of some soils from the mountain-forest zone of the Southern Urals in the new Russian Soil Classification and Diagnostics 2004] / R. M. Khalitov, V. S. Sergeev // Bulletin of the Bashkir State Agrarian University. – 2015. – № 1 (33). – P. 32–35.
12. Kharakteristika pochvennogo pokrova prirodnogo parka «Iremel» [Characteristics of soils in the Iremel Nature Park] / R. R. Suleymanov, I. M. Gabbasova, I. K. Khabirov [et al.] // Proceedings of the Samara Science Centre of the Russian Academy of Sciences. – 2013. – № 15 (3–4). – P. 1440–1443.
13. Polevoy opredelitel pochv Rossii [Field Guide of Russian Soils] / Head of the Editing and Publishing Group K. T. Ostriкова. – Moscow: Soil Science Institute named after V. V. Dokuchaev, 2008. – 182 p.
14. Skjemstad, J. O. Total and organic carbon / Soil sampling and methods of analysis / J. O. Skjemstad, J. A. Baldock. – 2nd edition. – Boca Raton: CRC Press, 2008. – 836 p.
15. Opredelitel vysshikh rasteniy Bashkirskoy ASSR [Field guide of higher plants of the Bashkir ASSR] / Yu. E. Alekseev, A. H. Galeeva, I. A. Gubanov, Vol. 2. – Moscow: Nauka, 1989. – 375 p.
16. Informacionnaya sistema: Pochvenno-geograficheskaya baza dannykh Rossii [Information system: Soil and geographical database of Russia]. – URL: <https://soil-db.ru/abiturientam-i-shkolnikam/muzei/muzey-pochvovedeniya-im-sa-zaharova/granulometricheskiy-sostav> (date of access: 01.10.2023).

Благодарность (госзадание)

Выражаем благодарность администрации geoparka «Янган-Тау» и региональному отделению Русского географического общества в Республике Башкортостан за организационную поддержку.

Acknowledgements (state task)

The authors are grateful to the administration of the Yangan-Tau Geopark and the Regional Department of the Russian Geographical Community in the Republic of Bashkortostan for support in organisation of the studies.

Информация об авторах:

Халитов Роман Маратович – кандидат биологических наук, старший преподаватель Башкирского государственного педагогического университета имени М. Акмуллы, ORCID: 0000-0001-8654-8138 (450008, Российская Федерация, Республика Башкортостан, г. Уфа, ул. Октябрьской революции, д. 3-а; e-mail: Roman-khalitov@mail.ru).

Халитова Наталья Михайловна – ассистент Башкирского государственного педагогического университета имени М. Акмуллы (450008, Российская Федерация, Республика Башкортостан, г. Уфа, ул. Октябрьской революции, д. 3-а).

Полежанкина Полина Геннадьевна – кандидат биологических наук, сотрудник геопарка ЮНЕСКО «Янган-Тау» (452492, Республика Башкортостан, с. Янгантау, ул. Центральная, д. 20).

About the authors:

Roman M. Khalitov – Candidate of Sciences (Biology), Senior Lecturer at the Akmuulla Bashkir State Pedagogical University, ORCID: 0000-0001-8654-8138-а (3-а Oktyabrskoj revolyucii st., Ufa, Republic of Bashkortostan, 450008 Russian Federation; e-mail: Roman-khalitov@mail.ru).

Natalia M. Khalitova – Assistant at the Akmuulla Bashkir State Pedagogical University (3-а Oktyabrskoj revolyucii st., Ufa, Republic of Bashkortostan, 450008 Russian Federation).

Polina G. Polezhankina – Candidate of Sciences (Biology), UNESCO Yangan-Tau Geopark (20 Centralnaya st., Yangantau village, Republic of Bashkortostan, 452492 Russian Federation).

Для цитирования:

Халитов, Р. М. Особенности морфологического строения почв хребта Каратау в границах геопарка «Янган-Тау» (Республика Башкортостан) / Р. М. Халитов, Н. М. Халитова, П. Г. Полежанкина // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2025. – № 7 (83). – С. 50–56.

For citation:

Khalitov, R. M. Osobennosti morfologicheskogo stroeniya pochv hrebta Karatau v granicah geoparka Yangan-Tau (Respublika Bashkortostan) [Features of the morphological structure of soils of the Karatau ridge within the boundaries of the Yangan-Tau Geopark (Republic of Bashkortostan)] / R. M. Khalitov, N. M. Khalitova, P. G. Polezhankina // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2025. – № 7 (83). – P. 50–56.

Дата поступления статьи: 25.01.2024

Прошла рецензирование: 26.02.2024

Принято решение о публикации: 16.07.2025

Received: 25.01.2024

Reviewed: 26.02.2024

Accepted: 16.07.2025

Ключевые ботанические территории в сети природных резерватов Республики Коми

С. В. Дёгтева, О. Е. Валуиских, Н. Н. Гончарова,
М. В. Дулин, Г. В. Железнова, В. А. Канев,
Д. В. Кириллов, И. А. Кириллова, Д. А. Косолапов,
Е. Е. Кулюгина, М. А. Паламарчук, Е. Н. Патова,
Т. Н. Пыстина, И. А. Романова, Н. А. Семёнова,
Б. Ю. Тетерюк, Л. В. Тетерюк, Т. П. Шубина

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

Аннотация

В статье приведены актуальные сведения о современном состоянии сети особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Республики Коми. На основе анализа сведений о произрастании популяций редких видов растений и грибов (включая лишайники), нуждающихся в охране на международном, региональном и локальном уровнях, данных о разнообразии флор и биот, наличии местообитаний, находящихся под угрозой исчезновения, а также редких и эталонных фитоценозов выделены ключевые ботанические территории в системе резерватов федерального, регионального и местного значения. Продемонстрировано, что сеть особо охраняемых природных территорий Республики Коми успешно выполняет функцию сохранения местообитаний редких видов растений и грибов *in situ*.

Ключевые слова:

ключевые ботанические территории, особо охраняемые природные территории, Республика Коми

Введение

Со второй половины XX в. важнейшим инструментом поддержания экологического баланса и сохранения биологического разнообразия на международном, национальном и региональном уровнях стало формирование сетей ООПТ, объединенных в единый каркас. В Республике Коми планомерную работу по формированию сети ООПТ проводят с начала 1960-х гг. [1, 2]. На конец 2021 г. региональная сеть ООПТ включала 234 объекта, в том числе четыре ООПТ федерального значения, 228 заказников и памятников природы регионального (республиканского) значения и два – местного значения.

Проведенный GAP-анализ при значительном количестве сильных сторон и преимуществ выявил существенные пробелы в региональной сети ООПТ [1]. Для их устранения Министерство природных ресурсов и охраны окружающей

Important Plant Areas in the network of nature reserves of the Komi Republic

S. V. Degteva, O. E. Valuiskikh, N. N. Goncharova,
M. V. Dulin, G. V. Zheleznova, V. A. Kanev,
D. V. Kirillov, I. A. Kirillova, D. A. Kosolapov,
E. E. Kulugina, M. A. Palamarchuk, E. N. Patova,
T. N. Pystina, I. A. Romanova, N. A. Semenova,
B. Yu. Teteryuk, L. V. Teteryuk, T. P. Shubina

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

Abstract

The paper is concerned with current information about the Nature Protected Areas network of the Komi Republic. Based on the analysis of data on the occurrence of rare plants and fungi (including lichens), which are protected at the international, regional and local levels, information on the diversity of floras and biotas, the presence of endangered habitats, as well as rare and reference phytocenoses, the authors have identified the Important Plant Areas in the system of reserves. The Nature Protected Areas network has been demonstrated to successfully fulfil the function of *in situ* preserving habitats of rare plants and fungi.

Keywords:

Important Plant Areas (IPAs), Nature Protected Areas (NPAs), Komi Republic

среды Республики Коми в 2019 г. инициировало подготовку схемы развития и размещения ООПТ республиканского значения [2]. Этот документ готовили ученые Института биологии и Института геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, специалисты ГБУ РК «Центр по особо охраняемым природным территориям», Регионального некоммерческого фонда «Серебряная тайга». Он разработан в соответствии с требованиями постановления Правительства Республики Коми от 08 мая 2019 г. № 221 «О мерах по реализации Закона Республики Коми "Об особо охраняемых природных территориях республиканского и местного значения в Республике Коми"» и утвержден постановлением Правительства Республики Коми от 09 марта 2022 г. № 114. До 2030 г. запланировано организовать 26 ООПТ регионального (республиканского) значения: восемь комплексных

(ландшафтных) заказников, три заказника гидрологического (болотного) профиля, 12 биологических заказников (восемь ботанических и четыре зоологических), а также три памятника природы для сохранения уникальных объектов геологического и палеонтологического наследия.

При разработке схемы развития и размещения особо охраняемых природных территорий республиканского значения особое внимание уделили созданию резерватов в восточно-европейском секторе Арктической зоны Российской Федерации, поскольку типичные ландшафты равнинных тундр, пологоувалистых лесотундровых равнин Предуралья и гряды Чернышева, низменных моренных лесотундровых равнин, а также плоскобугристые болота не были в достаточной степени обеспечены территориальной охраной в региональной сети ООПТ. Требовалось взять под охрану места обитания/произрастания редких видов животных, растений и грибов (включая лишайники), расположенные в полосе притундровых лесов и на западном макросклоне Полярного Урала. Планировали также реализовать задачу повышения эффективности охраны расположенных в крайнесеверной и северной подзонах тайги малонарушенных массивов старовозрастных и девственных лесов, развивающихся в режиме спонтанной динамики [2].

Эти задачи были решены в 2022 г. Постановлением Правительства Республики Коми от 29 июня 2022 г. № 318 для сохранения ландшафтов равнинных кустарниковых тундр учрежден комплексный заказник «Силоваяха», типичных ландшафтов пологоувалистых лесотундровых равнин Предуралья и гряды Чернышева, низменных моренных лесотундровых равнин – комплексные заказники «Водораздел рек Большой Пятombойю и Малый Пятombойю», «Лесотундровый», «Тибейвиска». С целью охраны плоскобугристых торфяников создан комплексный заказник «Плоскобугристые болота водораздела рек Сейда и Лёк-Воркута», редких видов птиц во время миграций – биологический заказник «Сейда», мест обитания охраняемых чешуекрылых – биологический (зоологический) заказник «Елецкий». Биологический заказник «Каньон реки Ния-ю» будет обеспечивать территориальной охраной места произрастания редких видов растений и лишайников. Учреждение геологического памятника природы «Цильменский» должно способствовать обеспечению сохранности уникального местонахождения ископаемых позвоночных и разреза-стратотипа триаса по берегам р. Цильмы. Массив малонарушенных лесов крайнесеверной подзоны тайги будет сохраняться в комплексном заказнике «Тобышский». Постановлением Правительства Республики Коми от 31 мая 2022 г. № 260 в северной и частично средней подзонах тайги были созданы комплексные заказники «Водораздел рек Пыссы и Содзима» и «Карпогорский». Заказник «Водораздел рек Пыссы и Содзима» реорганизован путем включения в его состав заказников «Пысский» и «Содзимский» [3].

Постановлением Правительства Республики Коми от 24 января 2024 г. № 27 с целью сохранения мезоолиготрофной

болотной системы, местообитаний редких видов растений, создания условий для изучения естественных процессов в природных комплексах и контроля изменения состояния экосистем, мониторинга газового состава атмосферы организован гидрологический (болотный) заказник «Усть-Пожегский». Постановлением Правительства Республики Коми от 07 ноября 2024 г. № 456 учреждены еще два резервата. Биологический (зоологический) заказник «Дзервад» будет способствовать сохранению локальных популяций северного оленя (*Rangifer tarandus*). В биологическом (ботаническом) заказнике «Кожвинский» обеспечена территориальной охраной уникальная для таежной зоны республики ценопопуляция тонконога (келерии) Поле – *Koeleria pohleana*, эндемика арктических районов северо-востока Европы, занесенного в Красную книгу Республики Коми [4] с категорией статуса редкости 2.

Таким образом, на 01 сентября 2025 г. в регионе функционируют четыре ООПТ федерального значения: Печоро-Илычский государственный природный заповедник, национальные парки «Югыд ва» и «Койгородский», заказник «Параськины озера», а также 239 резерватов регионального значения, среди которых 193 заказника и 46 памятников природы. Кроме того, учреждены две ООПТ местного значения (один заказник и один памятник природы). Совокупная площадь ООПТ составляет порядка 5 778 914,7 га, или 13,9 % от общей площади республики [5].

Одним из основополагающих принципов при формировании в республике сети ООПТ было определено принятие мер к сохранению генофонда растений и животных, находящихся под угрозой исчезновения. В настоящее время в состав природно-заповедного фонда региона входят 31 ботанический и один лесной заказники, 18 ботанических памятников природы. Болотные экосистемы сохраняются в 91 профильном заказнике и семи памятниках природы [там же]. Инвентаризация биологического разнообразия показала, что редкие представители растительного мира встречаются в границах комплексных заказников [6]; резерватов такого профиля в регионе насчитывается 53 [5]. Анализ пробелов региональной сети ООПТ позволил сделать предварительное заключение о том, что ряд резерватов имеет ключевое значение для сохранения популяций редких видов растений и грибов *in situ* [1]. С 2020 г. специалисты отдела флоры и растительности Института биологии Федерального исследовательского центра «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук» проводят целенаправленные исследования состояния ценопопуляций редких представителей растительного мира, в том числе на ООПТ. Обобщение полученных сведений позволило подойти к решению проблемы выделения для Республики Коми ключевых ботанических территорий (КБТ), которые в последние десятилетия рассматривают как важный инструмент сохранения разнообразия растительного мира [7]. В статье приведены сведения об объектах природно-заповедного фонда региона, которые соответствуют требованиям к КБТ.

Материалы и методы

Ключевые ботанические территории (Important Plant Areas – IPAs) – это природные или полуприродные участки с высоким ботаническим разнообразием и (или) участок, который, по оценке экспертов, поддерживает уникальное сообщество редких, находящихся под угрозой и (или) эндемичных видов, и (или) растительное сообщество с большой ботанической ценностью [7].

При выделении ключевых ботанических территорий используют систему критериев. Важнейший из них (А) – произрастание популяций редких видов, нуждающихся в охране на международном и региональном уровнях. По данному критерию традиционно выделяют четыре категории [там же].

Категория А(i) включает виды, признанные находящимися под глобальной угрозой. Это растения из мирового Красного списка Международного Союза Охраны Природы – МСОП (The IUCN Red List of Threatened Species), относящиеся к категориям охраны CR, EN, VU.

Категория А(ii) объединяет виды или подвиды, признанные находящимися под угрозой в Европе [там же]. Это растения и грибы, внесенные в Европейский Красный список МСОП (The European Red List of Threatened Species) по новым категориям CR, EN, VU или исходным категориям EX (0), E (1) или V (2), а также виды, внесенные в Приложение 1 к Бернской конвенции (The Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats, 1979) и Приложения II b и IV b к Директиве Европейского Союза по местообитаниям (Council Directive 92/43/EEC). Помимо таксонов, отвечающих указанным требованиям, мы сочли возможным включить в категорию А(ii) лишайник Бриория Фремонта – *Bryoria fremontii*, которому в мировом Красном списке МСОП присвоена категория LC.

Категория А(iii), согласно руководству по выделению КБТ [7], включает национальные эндемики (виды, ареал которых не выходит за пределы России), не попавшие в списки А(i) или А(ii) и занесенные в Красную книгу Российской Федерации с категориями МСОП EX (0), EN (1), V (2). Виды, в полной мере соответствующие указанным требованиям, на ООПТ Республики Коми не зарегистрированы. Из национальных эндемиков, занесенных в Красную книгу Российской Федерации [8], в резерватах региона встречаются лишь два вида: кизильник киноварно-красный – *Cotoneaster cinnabarinus* и узколокальный эндемик Арктики кастиллея воркутинская – *Castilleja arctica* subsp. *vorkutensis*; им присвоена категория статуса редкости 3. С учетом этого, и принимая во внимание тот факт, что в регионе на объектах сети ООПТ зарегистрированы 25 эндемиков Урала и европейского Северо-Востока, занесенных в региональную Красную книгу, категория А(iii) была расширена. К ней отнесены эндемики Урала, европейского Северо-Востока, восточно-европейских тундр, занесенные в Красную книгу Российской Федерации [там же] и Красную книгу Республики Коми [4].

Категория А(iv), согласно руководству по выделению КБТ [7], включает национальные субэндемики, не попавшие в списки А(i) или А(ii) и занесенные в Красную кни-

гу Российской Федерации со статусом, соответствующим категориям МСОП EX (0), E (1) или V (2). Субэндемичными считают виды, кроме России распространенные только в одной-двух сопредельных странах, или же виды, не менее 50 % от общей численности которых находится на территории России.

Для Республики Коми предложена дополнительная категория А(v), которая включает виды, занесенные в Красную книгу Республики Коми [4]. Подобный подход ранее использован при выделении ключевых ботанических территорий для Алтае-Саянского региона [9, 10]. Он учитывает специфику Российской Федерации (большая площадь территории и протяженность страны в широтном и меридиональном направлениях, обуславливающие зональность растительности и ее дифференциацию на провинции; наличие крупных горных систем) и показал свою эффективность.

Второй критерий (В), используемый при выделении ключевых ботанических территорий – общее видовое богатство (он основан на представлениях о том, что КБТ предназначены для сохранения участков с исключительным разнообразием представителей растительного мира); третий (С) – наличие местообитаний, находящихся под угрозой исчезновения [7]. Для отнесения участка к КБТ необходимо, чтобы он удовлетворял одному или нескольким критериям в любом их сочетании.

На первом этапе работ для каждого из 245 резерватов, входящих в систему ООПТ Республики Коми, были уточнены списки видов, включенных в Красный список МСОП и Европейский Красный список МСОП, Приложение 1 к Бернской конвенции и Приложения II b и IV b к Директиве Европейского Союза по местообитаниям, Красную книгу Российской Федерации [8] и региональную Красную книгу [4]. При составлении списков были использованы материалы гербария Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (SYKO), опубликованные данные о результатах инвентаризации биологического разнообразия ООПТ [11–18] и неопубликованные сведения, полученные в 2020–2025 гг. при мониторинге состояния ценопопуляций редких видов. На втором этапе работ были проанализированы имеющиеся сведения о видовом богатстве флор и биот ООПТ федерального регионального и местного значений. Данный критерий при выделении КБТ был вспомогательным, поскольку резерваты значительно различаются по занимаемой площади, спектру ландшафтов, экосистем и растительных сообществ, степени изученности растительного мира в целом и отдельных таксономических групп. В качестве вспомогательного критерия было также учтено наличие на ООПТ редких и эталонных фитоценозов.

Результаты и их обсуждение

Анализ распределения видов растений и грибов (включая лишайники), встречающихся на ООПТ Республики Коми, по использованным категориям критерия А показал следующее. В границах резерватов зарегистрированы три представителя царства Грибы категории А(i): беоспора тысячепластинковая – *Baeospora myriadophylla*,

порховка болотная – *Bovista paludosa*, листовичная губка – *Fomitopsis officinalis*. *Bovista paludosa* и *Fomitopsis officinalis* также внесены в Приложение 1 к Бернской конвенции. Существенно разнообразнее представлены виды категорий A(ii) и A(iii), их выявлено соответственно 29 и 27 (в том числе два подвида). Таким образом, трем основным категориям критерия А соответствуют 57 видов и два подвида представителей царств Растения и Грибы, выявленных на ООПТ. Наиболее разнообразны на объектах природно-заповедного фонда региона таксоны, отнесенные к дополнительной категории A(v); отмечено 396 видов растений и грибов, включая лишайники, занесенных в региональную Красную книгу [4] и не входящих в категории A(iii) и A(iv). В целом на ООПТ сохраняются ключевые биотопы 425 редких представителей растительного мира, или 91,6 % от числа таксонов, включенных в Красную книгу Республики Коми [там же].

Рассмотрим, какие резерваты региона могут быть отнесены к числу ключевых ботанических территорий по критерию А.

По категориям исключительно A(i) и A(ii) к КБТ могут быть отнесены 72 ООПТ федерального и регионального значений, исключительно по категории A(iii) – четыре, исключительно по категории A(v) – 59 резерватов (таблица). В общей сложности по критерию А как ключевые ботанические территории классифицированы 136 ООПТ¹; 23 резервата соответствуют КБТ по трем основным критериям: A(i), A(ii) и A(iii). Из видов, признанных находящимися под глобальной угрозой (категория A(ii)), вне границ ООПТ в Республике Коми встречается лишь печеночник *Cephaloziella integerrima*, зарегистрированный на обнажении песчанки у дер. Нонбур. При повторном обследовании указанного местообитания в 2024 г. вид не зарегистрирован. Новые местообитания данного таксона в период с 2009 по 2025 г. не выявлены. Возможно, вид упускают при сборах из-за небольших размеров. Требования к категории A(iv) соответствует только отмеченный вне ООПТ эндемик Европы астрагал песчаный – *Astragalus arenarius*.

Наиболее значительная концентрация редких видов растений и грибов, включая лишайники, отмечена в границах двух ООПТ федерального значения – Печоро-Илычском заповеднике (253 вида) и национальном парке «Югыд ва» (224 вида). Это обусловлено несколькими причинами. Указанные резерваты, входящие в состав объекта Всемирного наследия природы ЮНЕСКО «Девственные леса Коми», занимают общую площадь 2 613 023 га, или 45,2 % от общей площади ООПТ Республики Коми. В их границах расположены естественные экосистемы Печорской низменности, предгорий и гор Приполярного и Северного Урала, не испытывавшие воздействие антропогенного пресса

¹ Без учета геологических памятников природы «Урочище Изпыред», «Скалы Лёк-из», «Татарское Вичко», которые полностью находятся на территории биологического (зоологического) заказника «Илычский», комплексного памятника природы «Параськины озера», полностью расположенного в границах федерального заказника «Параськины озера» и заказника местного значения «Скальный известняковый Каньон на реке Ния-ю», полностью расположенного на территории биологического заказника регионального (республиканского) значения «Каньон реки Ния-ю».

и развивающиеся в режиме спонтанной динамики, а также специфические экотопы (выходы известняков, каменные россыпи, останцы выветривания), служащие ключевыми местообитаниями для многих редких в регионе таксонов, в том числе эндемичных и реликтовых. Данные резерваты отличаются максимальным разнообразием флор и биот [17, 18]. Таким образом, они соответствуют всем трем критериям выделения КБТ. На других ООПТ, учрежденных на западном макросклоне Уральского хребта и занимающих меньшие площади, также сосредоточено значительное число популяций охраняемых таксонов. Так, в заказнике «Уньинский» зарегистрированы 57 редких видов, в заказнике «Каньон реки Ния-ю» – 38, в заказнике «Хребтовый» – 26, в заказнике «Оченьрд» – 18.

Важную роль как ключевые ботанические территории играют заказники, расположенные на Тиманском кряже (см. таблицу): «Белая Кедва» (67 редких видов растений и грибов), «Пижемский» (56), «Сойвинский» (51), «Параськины озера» (42), «Удорский» (30), «Мыльский» (26), «Светлый» (25), «Немский» (24), «Вежавожский» (23), «Помоздинский» (20), «Номбургский» (19). Это обусловлено широким распространением на Тимане карстовых ландшафтов, выходов известняков и мергелей по берегам рек. К перечисленным экотопам приурочены популяции реликтовых, эндемичных и стенобионтных (кальцефитных) видов, которые в силу узкой экологической амплитуды отнесены в республике к числу редких и занесены в региональную Красную книгу [4]. Выходы известняков по берегам рек, прорезающих гряды Чернышёва, а также по берегам р. Каменки также служат биотопами для популяций редких видов, а созданные для их охраны заказники «Адак», «Средние ворота р. Шарью», «Скалы Каменки» – ключевыми ботаническими территориями. В границах данных резерватов зарегистрированы соответственно 42, 12 и 28 редких представителей растительного мира. Занимающие большие площади заказники «Белая Кедва», «Пижемский», «Удорский», «Адак» характеризуются высоким разнообразием флор и биот [11, 13–15]; они могут быть классифицированы как КБТ и по критерию В.

На территории национального парка «Койгородский», расположенного в ландшафтах Северных увалов, на сегодняшний день известно 35 редких таксонов растений и грибов, включая лишайники.

На основе проведенного анализа можно констатировать, что КБТ, наиболее насыщенные редкими видами, приурочены к западному макросклону Урала, Тиманскому кряжу, гряде Чернышёва и возвышенностям Северных увалов. Отметим, что на территориях Печоро-Илычского государственного заповедника, национальных парков «Югыд ва» и «Койгородский», комплексных заказников «Верхнецилемский», «Водораздел Пыссы и Содзима», «Карпогорский», «Удорский», «Сэбысь», «Уньинский» расположены массивы лесов, не подвергавшихся рубкам. Перечисленные резерваты могут рассматриваться как малонарушенные лесные территории, площадь которых в европейской части России в XX столетии резко сократилась [19]. Это повышает их ценность как ключевых ботанических территорий по критерию С.

Ключевые ботанические территории Республики Коми из числа объектов природно-заповедного фонда

Table

Important Plant Areas of the Komi Republic among the NPAs fund

Название / профиль ООПТ	Административный район РК	Число ред- ких видов на ООПТ	Основание для отнесения резервата к ключевыми ботаническим территориям
ООПТ федерального значения			
Печоро-Илычский заповедник	МО МР «Троицко-Печорский»	253	Критерии А, В, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков. Высокое разнообразие флор и биот, фитоценозов. Малонарушенная лесная территория
НП «Югыд ва»	МО МО «Вуктыл», МО МО «Печора»; МО МО «Инта»	224	Критерии А, В, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков. Высокое разнообразие флор и биот, фитоценозов. Малонарушенная лесная территория
НП «Койгородский»	МО МР «Койгородский»	35	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми. Малонарушенная лесная территория. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Параськины озера» / комплексный	МО МО «Ухта»	42	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков
ООПТ регионального (республиканского) значения			
з «Белая Кедва» / комплексный	МО МО «Ухта»	67	Критерии А, В, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков. Высокое разнообразие флор и биот. Редкие и уязвимые растительные сообщества
з «Уньинский» / комплексный	МО МР «Троицко-Печорский»	57	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков. Малонарушенная лесная территория
з «Пижемский» / комплексный	МО МР «Усть-Цилемский», МО МР «Удорский»	56	Критерии А, В, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков. Высокое разнообразие флор и биот. Редкие и уязвимые растительные сообщества. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Сойвинский» / биологический (ботанический)	МО МР «Троицко-Печорский»	51	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Сынинский» / биологический	МО МО «Печора», МО МО «Усинск»	43	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Адак» / комплексный	МО МО «Инта»	42	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Каньон реки Ния-ю» / биологический	МО МО «Воркута»	38	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков
з «Удорский» / комплексный	МО МР «Удорский»	30	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков. Малонарушенная лесная территория. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Скалы Каменки» / геологический	МО МО «Печора»	28	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков
з «Важелью» / комплексный	МО МР «Сыктывдинский»	27	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
з «Хребтовый» / комплексный	МО МО «Воркута»	26	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Мыльский» / биологический (ботанический)	МО МР «Усть-Цилемский»	26	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков

з «Светлый» / комплексный	МО МР «Удорский»	25	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков
з «Немский» / комплексный	МО МР «Усть-Куломский»; МО МР «Троицко-Печорский»	24	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
з «Вежовожский» / комплексный	МО МО «Ухта»	23	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Силоваяха» / комплексный	МО МО «Воркута»	22	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Сыктывкарский» / биологический (ботанический)	МО МР «Сыктывдинский»	22	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Помоздинский» / биологический (ботанический)	МО МР «Усть-Куломский»	20	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Номбургский» / биологический (ботанический)	МО МР «Усть-Цилемский»	19	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Республике Коми, в том числе эндемиков
з «Оченыр» / комплексный	МО МО «Воркута»	18	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков
з «Илычский» / биологический (зоологический), включая: ПП Скалы «Лек-из» / геологический ПП Скалы «Татарское Вичко» / геологический ПП «Урочище Изпыред» / геологический	МО МР «Троицко-Печорский»	18 (23)	Критерии А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков. Малонарушенная лесная территория
		7	
		1	
		1	
з «Юил» / биологический (ботанический)	МО МР «Сыктывдинский»	17	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
з «Сэбысь» / комплексный	МО МР «Ижемский», МО МО «Сосногорск»	16	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми. Малонарушенная лесная территория
з «Синдорский» / комплексный	МО МР «Княжпогостский»	14	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Российской Федерации, Республике Коми
ПП «Средние ворота реки Шарью» / геологический	МО МО «Усинск»	12	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми, в том числе эндемиков
з «Верхнецилемский» / биологический (ботанический)	МО МР «Усть-Цилемский»	12	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков. Малонарушенная лесная территория
з «Верхне-Локчимский» / комплексный	МО МР «Корткеросский»	11	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков
з «Пучкомский» / комплексный	МО МР «Удорский»	11	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми. Малонарушенная лесная территория. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Пузлинский» / биологический (ботанический)	МО МР «Усть-Куломский»	11	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Дон-ты» / комплексный	МО МР «Усть-Куломский»	10	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми. Эталонное болото
з «Водораздел рек Б. Пятombойю и М. Пятombойю» / комплексный	МО МО «Воркута»	9	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Лесотундровый» / комплексный	МО МО «Инта»	9	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Республике Коми. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Белоборский» / комплексный	МО ГО «Сыктывкар»	9	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми

з «Седьюский» / комплексный	МО МО «Ухта»	9	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Водораздел рек Пыссы и Содзима» / комплексный	МО МР «Удорский»	9	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми. Малонарушенная лесная территория. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Павьюжский» / биологический (ботанический)	МО МР «Удорский»	9	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Республике Коми
з «Река Сюзью» / комплексный	МО МО «Ухта»; МО МО «Сосногорск»	8	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Заозерский» / комплексный	МО МР «Сысольский»	8	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Дыньюр» / гидрологический (болотный)	МО МР «Усть-Куломский»	11	Критерии А, В. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми. Высокое разнообразие охраняемых представителей сем. <i>Orchidaceae</i>
з Лемвинский / ботанический	МО МО «Инта»	7	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, Республике Коми, в том числе эндемиков. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Хайминский» / биологический (ботанический)	МО МО «Инта»	7	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Вымский» / биологический (зоологический)	МО МР «Княжпогостский»; МО МО «Ухта»; МО МР «Удорский»	7	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
з «Вишерский» / комплексный	МО МР «Корткеросский»	7	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Российской Федерации, Республике Коми
з «Вуктыльский» / биологический (ботанический)	МО МР «Усть-Куломский»	7	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
з «Океан» / комплексный	МО МР «Усть-Цилемский», МО МР «Ижемский»	7	Критерии А, В. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми. Высокое видовое и ценотическое разнообразие. Эталонное болото
з «Большая Лагорта» / комплексный	МО МО «Воркута»	6	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Понью-Заостренная» / комплексный	МО МО «Инта»	6	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков
з «Ежугский» / комплексный	МО МР «Удорский»	6	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми. Малонарушенная лесная территория. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Енганэпэ» / биологический (лесной)	МО МО «Воркута»	5	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми. Редкий лесной фитоценоз – сообщество с большой ботанической ценностью
з «Гажаягский» / комплексный	МО МО «Сосногорск»	5	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
з «Ляльский» / биологический (ботанический)	МО МР «Княжпогостский»	5	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
з «Карпогорский» / комплексный	МО МР «Удорский»	5	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми. Малонарушенная лесная территория. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Белый» / комплексный	МО МР «Усть-Вымский»; МО МР «Сыктывдинский»	5	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
ПП «Водопад на реке Хальмерью» / гидрологический (водный)	МО МО «Воркута»	4	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Российской Федерации, Республике Коми, в том числе эндемиков
ПП «Кажимский» / ботанический	МО МР «Койгородский»	4	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, Республике Коми
з «Большая Роговая» / комплексный	МО МО «Воркута»	3	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми

з «Кожвинский» / биологический (ботанический)	МО МО «Печора»	3	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми, в том числе эндемиков
з «Тибейвиска» / комплексный	МО МО «Усинск»	3	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Республике Коми. Значительное антропогенное воздействие на сопредельные территории
з «Комский» / биологический (ботанический)	МО МР «Койгородский»	3	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Республике Коми
з «Белоярский» / комплексный (ландш.)	МО МР «Корткеросский»	3	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Доньнюр» («Доннюр») / гидрологический (болотный)	МО МР «Удорский»	3	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Российской Федерации, Республике Коми
з «Тобышский» / комплексный	МО МР «Усть-Цилемский»	3	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
ПП «Гора Пембо» / геологический	МО МО «Воркута»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми, в том числе эндемиков
ПП «Лиственничное» / ботанический	МО МО «Инта»	2	Критерии А, С. Наличие видов, охраняемых в Российской Федерации, Республике Коми. Редкий лесной фитоценоз – сообщество с большой ботанической ценностью
ПП «Парнокаю» («Парнока-ю») / ботанический	МО МО «Инта»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Российской Федерации, Республике Коми
з «Усинский комплексный» / комплексный	МО МО «Усинск», МО МО «Печора»	2	Критерии А, В. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми. Высокое видовое и ценоотическое разнообразие. Эталонное болото
з «Мураснюр» / гидрологический (болотный)	МО МО «Ухта»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
ПП «Параськины озера» / комплексный	МО МО «Ухта»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Иванюр» («Ива-Нюр») / гидрологический (болотный)	МО МО «Вуктыл»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми. Эталонное болото
з «Кайгородканюр» («Кайгородка-Нюр») / гидрологический (болотный)	МО МО «Вуктыл»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми. Эталонное болото
з «Маджский» / комплексный	МО МР «Корткеросский»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
з «Потводельезд» / биологический (ботанический)	МО МР «Корткеросский»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Российской Федерации, Республике Коми
з «Каргортский» / комплексный	МО МР «Сыктывдинский»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Российской Федерации, Республике Коми
з «Мартюшевское» / гидрологический (болотный)	МО МР «Троицко-Печорский»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми. Эталонное болото
з «Нюмлыгинский» / гидрологический (болотный)	МО МР «Троицко-Печорский»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Сисьельнюр» / гидрологический (болотный)	МО МР «Троицко-Печорский»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Скляпский» / гидрологический (болотный)	МО МР «Троицко-Печорский»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Участок реки Печора» / биологический (зоологический)	МО МР «Троицко-Печорский»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Хребетнюр» / гидрологический (болотный)	МО МР «Троицко-Печорский»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Ертомский» / комплексный	МО МР «Удорский»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Российской Федерации, Республике Коми
з «Пойма» / гидрологический (болотный)	МО МР «Удорский»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
з «Вычегда» / комплексный	МО МР «Усть-Куломский»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Кузобнюр» («Кузоб-Нюр») / гидрологический (болотный)	МО МР «Усть-Куломский»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, Республике Коми
з «Плесовка» / биологический (ботанический)	МО МР «Усть-Куломский»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Сед-Ель-Нюр» / гидрологический (болотный)	МО МР «Усть-Куломский»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
з «Ыбинское» / гидрологический (болотный)	МО МР «Усть-Куломский»	2	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Вадчарты» / ботанический	МО МО «Инта»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми

з «Юньяхаты» / ботанический (кедровый)	МО МО «Инта»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Левобережный» / комплексный	МО МО «Печора»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Печорский» / гидрологический (болотный)	МО МО «Печора»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
з «Пурганюр» / комплексный	МО МО «Печора»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
ПП «Кедровка» / ботанический (кедровый)	МО МО «Печора»	1	Критерий А, С. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми, редких растительных сообществ
ПП «Кременьельский» / ботанический (кедровый)	МО МО «Печора»	1	Критерий А, С. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми, редких растительных сообществ
ПП «Соколово» / ботанический (кедровый)	МО МО «Печора»	1	Критерий А, С. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми, редких растительных сообществ
з «Порожский» / биологический (ботанический)	МО МО «Сосногорск»	1	Критерий А, С. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми, редких растительных сообществ
ПП «Сосновский» / геологический	МО МО «Сосногорск»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Сускин-ель» / биологический (ботанический)	МО МО «Ухта»	1	Критерий А, С. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми, редких растительных сообществ
з «Васькакерский» / гидрологический (болотный)	МО МО «Вуктыл»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Побыльничанюр» / гидрологический (болотный)	МО МО «Вуктыл»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Подчерский» / биологический (ботанический)	МО МО «Вуктыл»	1	Критерий А, С. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми, редких растительных сообществ
з «Сопляский» / биологический (ботанический)	МО МО «Вуктыл»	1	Критерий А, С. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми, редких растительных сообществ
з «Лэньюнюр» («Лэню-Нюр») / гидрологический (болотный)	МО МР «Ижемский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Республике Коми. Эталонное болото
з «Дэбо» («Дебо») / гидрологический (болотный)	МО МР «Княжпогостский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Половниковское» / гидрологический (болотный)	МО МР «Княжпогостский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Озеро Вадыб-ты» / гидрологический (озерный)	МО МР «Койгородский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
ПП «Водохранилище Кажимское» / гидрологический (озерный)	МО МР «Койгородский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Борганнюр» / гидрологический (болотный)	МО МР «Корткеросский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
з «Гыбат-Нюр» / гидрологический (болотный)	МО МР «Корткеросский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, Республике Коми
з «Додзънюр» («Додзь-Нюр») / гидрологический (болотный)	МО МР «Корткеросский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Лымва» / комплексный	МО МР «Корткеросский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, Республике Коми
з «Нившера» / гидрологический (болотный)	МО МР «Корткеросский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
з «Сускаель-Локчимский» / биологический (ботанический)	МО МР «Корткеросский»	1	Критерий А, С. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми, редких растительных сообществ
ПП «Борган-Ель-Куш» / гидрологический (болотный)	МО МР «Корткеросский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
З «Тыбъюнюр» («Тыбью-Нюр») / гидрологический (болотный)	МО МР «Корткеросский»; МО МР «Княжпогостский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми. Эталонное болото
з «Летский» / биологический (ботанический)	МО МР «Прилузский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Озельский» / комплексный	МО МР «Сыктывдинский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
ПП «Ярегский» / ботанический	МО МР «Сыктывдинский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
з «Ташнюр» («Таш-Нюр») / гидрологический (болотный)	МО МР «Сыктывдинский»; МО МР «Корткеросский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Митрофановский» / гидрологический (болотный)	МО МР «Троицко-Печорский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Расью» / биологический (ботанический)	МО МР «Троицко-Печорский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Верхне-Вашкинский» / комплексный	МО МР «Удорский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми

з «Чарвидз» / гидрологический (болотный)	МО МР «Удорский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
з «Ыджид-Нюр» («Ыджыднюр») / гидрологический (болотный)	МО МР «Удорский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
ПП «Кочмасский» («Кочмесский») / ботанический (кедровый)	МО МР «Усть-Вымский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Вочь-Вольский» / биологический (ботанический)	МО МР «Усть-Куломский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Габшорский» / биологический (ботанический)	МО МР «Усть-Куломский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Динь-Куш» / гидрологический (болотный)	МО МР «Усть-Куломский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Кельтминское» (Кельтманское) / гидрологический (болотный)	МО МР «Усть-Куломский»	1	Критерии А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми. Эталонное болото
з «Нижневочевский» / биологический (ботанический)	МО МР «Усть-Куломский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Палагинский» / биологический (ботанический)	МО МР «Усть-Цилемский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в Республике Коми
з «Модла-Повнюр» («Модлаповнюр») / гидрологический (болотный)	МО МР «Усть-Куломский»	1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Республике Коми
з «Плоскобугристые болота водораздела рек Сейда и Лёк-Воркута» / комплексный	МО МО «Воркута»	-	Эталонное болото. Растительные сообщества с большой ботанической ценностью
ПП «У фермы Юн-Яга» / гидрологический (болотный)	МО МО «Воркута»	-	Эталонное болото. Растительные сообщества с большой ботанической ценностью
з «Уса-Юньягинское» / гидрологический (болотный)	МО МО «Воркута», МО МО «Инта»	-	Эталонное болото. Растительные сообщества с большой ботанической ценностью
з «Чернореченский» / комплексный	МО МО «Инта»	-	Эталонное болото. Растительные сообщества с большой ботанической ценностью
з «Родионовское» / гидрологический (болотный)	МО МО «Печора»	-	Эталонное болото. Растительные сообщества с большой ботанической ценностью
з «Небесанюр» / комплексный	МО МО «Усинск»	-	Эталонное болото. Растительные сообщества с большой ботанической ценностью
з «Упьюм» («Синдорское») / гидрологический (болотный)	МО МР «Княжпогостский»	-	Эталонное болото. Растительные сообщества с большой ботанической ценностью
з «Усть-Пожегский» / гидрологический (болотный)	МО МР «Сыктывдинский»	-	Эталонное болото. Растительные сообщества с большой ботанической ценностью
з «Чукчинское» / гидрологический (болотный)	МО МР «Усть-Цилемский»	-	Эталонное болото. Растительные сообщества с большой ботанической ценностью
ПП «Яковолеквад» («Яков-Олек-Вад») / ботанический (лесной)	МО МР «Троицко-Печорский»	-	Критерий С. Редкий лесной фитоценоз - сообщество с большой ботанической ценностью
з «Корабельная чаща» / биологический (ботанический)	МО МР «Удорский»	-	Критерий С. Редкий лесной фитоценоз - сообщество с большой ботанической ценностью
ПП «Гамский» / ботанический (луговой)	МО МР «Усть-Вымский»	-	Критерий В. Эталонный луговой фитоценоз - сообщество с большой ботанической ценностью
з «Новоборский» / биологический (ботанический)	МО МР «Усть-Цилемский»	-	Критерий В. Эталонный луговой фитоценоз - сообщество с большой ботанической ценностью
з «Сула-Харьгаинский» / биологический (ботанический)	МО МР «Усть-Цилемский»	-	Критерий С. Редкий лесной фитоценоз - сообщество с большой ботанической ценностью
ООПТ местного значения			
ПП «Воркутинский» / ботанический (луговой)		1	Критерий А. Наличие видов, охраняемых в европейских масштабах, в Российской Федерации, Республике Коми
з «Скальный известняковый Каньон на реке Ния-ю» / комплексный		-	Критерий А. Входит в состав комплексного заказника «Каньон реки Ния-ю»

Условные обозначения. НП – национальный парк; З – заказник; ПП – памятник природы; МО МР – муниципальное образование муниципальный район; МО ГО – муниципальное образование городской округ; МО МО – муниципальное образование муниципальный округ. (-) – редкие виды не зарегистрированы.

Keys. НП – national park; З – reserve; ПП – nature monument; МО МР – municipal formation municipal raion; МО ГО – municipal formation urban district; МО МО – municipal formation of municipal district. (-) – rare species not found.

В процессе мониторинга состояния популяций редких видов на объектах природно-заповедного фонда установлено, что в границах памятников природы «Войвожский», «Лунвожский», «Кедр на острове Медвежий», «Куломью», созданных для сохранения изолированных ценопопуляций сосны сибирской – *Pinus sibirica* на западной границе ареала вида, основные объекты охраны не выявлены [6]. Данные резерваты фактически не выполняют функции КБТ по критерию А, критериям В и С не соответствуют.

При формировании системы ООПТ Республики Коми большое внимание уделяли сохранению объектов животного мира и неживой природы [1, 6]. С этим обстоятельством связано то, что ряд резерватов регионального значения не может быть отнесен к числу ключевых ботанических территорий по критерию А. Так, не зарегистрированы редкие виды грибов и растений в границах 12 геологических памятников природы, 10 биологических («Абкеджский», «Визингский», «Дзервад», «Елецкий», «Каджеромский», «Конецбор-Даниловский», «Пожегский», «Сейда», «Усинский», «Шерьягский») и одного комплексного («Вадбожский») заказников, водного памятника природы «Гарсибский», созданных для охраны редких видов животных, в том числе относящихся к ихтиофауне. Критериям В и С, применяемым для идентификации КБТ, перечисленные ООПТ также не соответствуют. Редкие представители растительного мира, занесенные в Красную книгу Республики Коми [4], не отмечены на территориях 58 заказников, 7 памятников природы гидрологического (болотного) профиля и пяти комплексных заказников («Плоскобугристые болота водораздела рек Сейда и Лёк-Воркута», «Чернореченский», «Хопковский и Клетчатый», «Небесанюр», «Косчовча»), в растительном покрове которых доминируют болота. В связи с отсутствием местообитаний редких видов, угроз стабильному функционированию экосистем и невысоким разнообразием растительного мира не целесообразно относить большинство из них к числу КБТ. Тем не менее комплексные заказники «Плоскобугристые болота водораздела рек Сейда и Лёк-Воркута», «Чернореченский», «Небесанюр», а также 5 резерватов гидрологического (болотного) профиля: заказники «Уса-Юньягинское», «Чукчинское», «Упьюм» и «Родионовское», памятник природы «У фермы Юн-Яга» несомненно должны рассматриваться как ключевые ботанические территории, поскольку учреждены для охраны эталонных болот [20]. На территории гидрологического (болотного) заказника «Усть-Пожегский» специалисты Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН проводят многолетний мониторинг эмиссии парниковых газов. Кроме того, здесь зарегистрированы два вида, включенные в Приложение 1 к Красной книге Республики Коми [4] как виды, нуждающиеся в постоянном контроле численности популяций в природе – пальчатокоренник пятнистый – *Dactylorhiza maculata* и любка двулистная – *Platanthera bifolia*. С учетом этого, данный резерват также следует отнести к числу КБТ.

В список КБТ по критерию В целесообразно включить ботанический заказник «Новоборский» и ботанический памятник природы «Гамский», созданные с целью сохранения высокопродуктивных естественных пойменных лугов, сформировавшихся в долинах Печоры и Вычегды, а по критерию С – ООПТ, учрежденные для сохранения уникальных лесных экосистем: заказники «Сула-Харьгаинский» и «Корабельная чаща», памятник природы «Яков-Олек-Вад». Несмотря на то, что в границах указанных резерватов ботанического профиля не зарегистрированы редкие представители растительного мира, они успешно выполняют функцию сохранения типичных и редких растительных сообществ.

Заключение

Выполненный анализ показал, что 156 ООПТ федерального, республиканского и местного значений, расположенных в Республике Коми, выполняют функции ключевых ботанических территорий. Их доля составляет 63,7 % от общего числа резерватов. Это свидетельствует о том, что при создании системы объектов природно-заповедного фонда была успешно реализована функция сохранения местообитаний редких видов растений и грибов *in situ*. Не обеспечены территориальной охраной в системе ООПТ 40 видов, или 8,6 % от общего числа (464) таксонов растений и грибов, занесенных в региональную Красную книгу [там же]. Восполнение части этих пробелов будет достигнуто к 2030 г. в процессе реализации схемы развития и размещения особо охраняемых природных территорий республиканского значения. Биологическое разнообразие части резерватов, учрежденных в 2022 г., изучено недостаточно. Целенаправленная инвентаризация растительного мира их территорий позволит получить дополнительные сведения о флорах, лишено- и микобиотах, выявить новые местообитания редких видов. Следует продолжить исследования, направленные на выявление КБТ и классификацию биотопов Республики Коми.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

1. Особо охраняемые природные территории Республики Коми: итоги анализа пробелов и перспективы развития / С. В. Дёгтева, Е. Ю. Изъюров, Т. Н. Пыстина [и др.]. – Сыктывкар, 2011. – 256 с.
2. Дёгтева, С. В. Схема развития и размещения особо охраняемых природных территорий Республики Коми / С. В. Дёгтева, А. А. Ермаков // Известия Коми НЦ УрО РАН. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2021. – № 5 (51). – С. 5-12. – DOI: 10.19110/1994-5655-2021-5-5-12.
3. Государственный доклад «О состоянии окружающей среды Республики Коми в 2022 году». – Сыктывкар: Минприроды Республики Коми, 2023. – 164 с.
4. Красная книга Республики Коми: 3-е издание, официальное / гл. ред. С. В. Дёгтева. – Сыктывкар, 2019. – 768 с.

5. Государственный доклад «О состоянии окружающей среды Республики Коми в 2024 году». – Сыктывкар: Минприроды Республики Коми, 2025. – 178 с.
6. Кадастр особо охраняемых природных территорий Республики Коми / под ред.: С. В. Дёгтевой, В. И. Пономарёва. – Сыктывкар, 2014. – 428 с.
7. Андерсон, С. Идентификация ключевых ботанических территорий: руководство по выбору КБТ в Европе и основы развития этих правил для других регионов мира / С. Андерсон. – М.: Изд-во Представительства Всемирного союза охраны природы (IUCN) для России и стран СНГ, 2003. – 39 с.
8. Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы / отв. ред. Д. В. Гельтман. – М.: ВНИИ Экология, 2024. – 944 с.
9. Артемов, И. И. Критерии выделения ключевых ботанических территорий в Алтае-Саянском экорегионе: метод. пособие / И. И. Артемов, А. Ю. Королук, Н. Н. Лашчинский [и др.]. – Новосибирск: Сиб. экол. центр, 2007. – 106 с.
10. Олонова, М. В. Материалы к выделению ключевых ботанических территорий Алтайской горной страны / М. В. Олонова, Д. Чжанг, У. Бекет // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. – 2013. – № 1 (21). – С. 59–73.
11. Охраняемые природные комплексы Вычегодско-Мезенской равнины / отв. ред. С. В. Дёгтева. – Сыктывкар, 2005. – 172 с. (Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Вып. 2).
12. Охраняемые природные комплексы Тимана (Часть I) / отв. ред. С. В. Дёгтева. – Сыктывкар, 2006. – 272 с. (Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Вып. 4, ч. I).
13. Охраняемые природные комплексы Тимана (Часть II). Комплексный ландшафтный заказник «Белая Кедва» / под. ред. С. В. Дёгтевой. – Сыктывкар, 2007. – 208 с. (Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Вып. 4, ч. II).
14. Комплексный ландшафтный заказник «Адак» / отв. ред.: С. В. Дёгтева, Е. М. Лаптева. – Сыктывкар, 2015. – 220 с. (Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Вып. 8).
15. Охраняемые природные комплексы Тимана (Часть III). Комплексный заказник «Пижемский» / отв. ред. С. В. Дёгтева. – Сыктывкар, 2011. – 176 с. (Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Вып. 4, ч. III).
16. Федеральный заказник «Параськины озера» / отв. ред.: С. В. Дёгтева, Е. Н. Патова. – Сыктывкар, 2024. – 442 с. (Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Вып. 9).
17. Лавренко, А. Н. Флора Печоро-Илычского биосферного заповедника / А. Н. Лавренко, З. Г. Улле, Н. П. Сердитов. – СПб.: Наука, 1995. – 255 с.
18. Флоры, лишено-и микобиоты особо охраняемых ландшафтов бассейнов рек Косью и Большая Сыня (Приполярный Урал, национальный парк «Югыд ва») / С. В. Дёгтева, Р. Бришкайте, Н. Н. Гончарова [и др.]. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. – 483 с.
19. Ярошенко, А. Ю. Малонарушенные лесные территории Европейского Севера России / А. Ю. Ярошенко, П. В. Потапов, С. А. Турубанова. – М., 2001. – 75 с.
20. Дёгтева, С. В. Проблемы охраны болот Республики Коми / С. В. Дёгтева, Н. Н. Гончарова // Известия Коми НЦ УрО РАН. – 2012. – № 2 (10). – С. 29–35.

References

1. Osobo ohranyaemye prirodnye territorii Respubliki Komi: itogi analiza probelov i perspektivy razvitiya [Nature Protected Areas of the Komi Republic: results of gap analysis and development prospects] / S. V. Degteva, E. Yu. Vyzyurov, T. N. Pystina [et al.]. – Syktyvkar, 2011. – 256 p.
2. Degteva, S. V. Skhema razvitiya i razmesheniya osobo okhranyaemykh prirodnykh territorii Respubliki Komi [Development and location scheme of Nature Protected Areas of the Komi Republic] / S. V. Degteva, A. A. Ermakov // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2021. – № 5 (51). – P. 5–12. DOI: 10.19110/1994-5655-2021-5-5-12.
3. State Report "On the state of the environment of the Komi Republic in 2022" / ed. E. A. Kiselevich. – Syktyvkar: Ministry of Natural Resources of the Komi Republic, 2023. – 164 p.
4. Red Data Book of the Komi Republic: Third edition, official / ed. S. V. Degteva. – Syktyvkar, 2019. – 768 p.
5. State Report "On the state of the environment of the Komi Republic in 2024" / ed. P. V. Chursin. – Syktyvkar: Ministry of Natural Resources of the Komi Republic, 2025. – 178 p.
6. Cadastre of Nature Protected Areas of the Komi Republic / ed. S. V. Degteva, V. I. Ponomarev. – Syktyvkar, 2014. – 428 p.
7. Anderson, S. Identifikaciya klyuchevykh botanicheskikh territorij: rukovodstvo po vyboru KBT v Evrope i osnovy razvitiya etih pravil dlya drugih regionov mira [Identification of Important Plant Areas: guide to the selection of IPAs in Europe and recommendations for other regions of the world] / S. Anderson. – Moscow: Publishing House of the Representative Office of the World Union for Nature Conservation (IUCN) for Russia and other CIS countries, 2003. – 39 p.
8. Red Data Book of the Russian Federation. Plants and fungi / Resp. Editor D. V. Geltman. – Moscow: VNII Ekologiya, 2024. – 944 p.
9. Artemov, I. I. Kriterii vydeleniya klyuchevykh botanicheskikh territorij v Altae-Sayanskom ekoregione: metod. posobie [Criteria for the identification of Important Plant Areas in the Altai-Sayan Ecoregion: Instruction Manual] / I. I. Artemov, A. Yu. Korolyuk, N. N. Lashchinskiy [et al.]. – Novosibirsk: Sib. Ecol. Centre, 2007. – 106 p.
10. Olonova, M. V. Materialy k vydeleniyu klyuchevykh botanicheskikh territorij Altajskoj gornoj strany [Materials for the identification of Important Plant Areas of the Altai Mountain Country] / M. V. Olonova, D. Zhang, U. Beket //

- Bulletin of the Tomsk State University. Biology. – 2013. – № 1 (21). – P. 59–73.
11. Ohranyaemye prirodnye komplekсы Vychegodsko-Mezen-skoj ravniny [Nature protected complexes of the Vychegda-Mezen plain] / Resp. Ed. S. V. Degteva. – Syktyvkar, 2005. – 172 p. (Biologicheskoe raznoobrazie osobo ohranyaemyh prirodnyh territorij Respubliki Komi [Biodiversity of Nature Protected Areas of the Komi Republic], Issue 2).
 12. Ohranyaemye prirodnye komplekсы Timana [Nature Protected Areas of the Timan Range] (Part I) / Resp. Ed. S. V. Degteva. – Syktyvkar, 2006. – 272 p. (Biologicheskoe raznoobrazie osobo ohranyaemyh prirodnyh territorij Respubliki Komi [Biodiversity of Nature Protected Areas of the Komi Republic], Issue 4, Part I).
 13. Ohranyaemye prirodnye komplekсы Timana [Nature Protected Areas of the Timan Range] (Part II). Kompleksnyj landshaftnyj zakaznik «Belaya Kedva» [Complex Landscape Reserve “Belaya Kedva”] / ed. S. V. Degteva. – Syktyvkar, 2007. – 208 p. (Biologicheskoe raznoobrazie osobo ohranyaemyh prirodnyh territorij Respubliki Komi [Biodiversity of Nature Protected Areas of the Komi Republic], Issue 4, part II).
 14. Kompleksnyj landshaftnyj zakaznik «Adak» [Complex Landscape Reserve “Adak”] / Resp. Eds.: S. V. Degteva, E. M. Lapteva. – Syktyvkar, 2015. – 220 p. (Biologicheskoe raznoobrazie osobo ohranyaemyh prirodnyh territorij Respubliki Komi [Biodiversity of Nature Protected Areas of the Republic Komi Republic], Issue 8).
 15. Ohranyaemye prirodnye komplekсы Timana [Nature Protected Areas of the Timan Range] (Part III). Kompleksnyj zakaznik «Pizhetskij» [Complex Nature Reserve “Pizhetskij”] / Resp. Ed. S. V. Degteva. – Syktyvkar, 2011. – 176 p. (Biologicheskoe raznoobrazie osobo ohranyaemyh prirodnyh territorij Respubliki Komi [Biodiversity of Nature Protected Areas of the Komi Republic], Issue 4, Part III).
 16. Federalnyj zakaznik «Paraskiny ozera» [Federal Reserve “Paraskiny Lakes”] / Resp. Eds.: S. V. Degteva, E. N. Pato-va. – Syktyvkar, 2024. – 442 p. (Biologicheskoe raznoobrazie osobo ohranyaemyh prirodnyh territorij Respubliki Komi [Biodiversity of Nature Protected Areas of the Republic Komi], Issue 9).
 17. Lavrenko, A. N. Flora Pechoro-Ilychskogo biosfernogo zapovednika [Flora of the Pechora-Ilych Biosphere Reserve] / A. N. Lavrenko, Z. G. Ulle, N. P. Serditov. – Saint-Petersburg: Nauka, 1995. – 255 p.
 18. Degteva, S. V. Flory, liheny i mikrobioty osobo ohranyaemyh landshaftov bassejnov rek Kosyu i Bolshaya Synya (Pripolyarnyj Ural, nacionalnyj park «Yugyd va») [Floras, lichen- and mycobiotas of protected landscapes in the basins of the Kosyu and Bolshaya Synya Rivers (Subpolar Urals, Yugyd Va National Park)] / S. V. Degteva, R. Brishkaite, N. N. Goncharova [et al.]. – Moscow: Association of Scientific Publications KMK, 2015. – 483 p.
 19. Yaroshenko, A. Yu. Malonarushennyye lesnye territorii Evropejskogo Severa Rossii [Intact forest areas in the European North of Russia] / A. Yu. Yaroshenko, P. V. Potapov, S. A. Turubanova. – Moscow, 2001. – 75 p.
 20. Degteva, S. V. Problemy ohrany bolot Respubliki Komi [Problems of mire ecosystems protection in the Komi Republic] / S. V. Degteva, N. N. Goncharova // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. – 2012. – № 2 (10). – P. 29–35.

Благодарность (госзадание)

Исследования выполнены по теме государственного задания «Выявление и инвентаризация ключевых биотопов растений и грибов на европейском северо-востоке России» (№ 125021902460-2).

Acknowledgements (state task):

The research was carried out according to the theme of the state task “Vyyavlenie i inventarizaciya klyuchevykh biotopov rastenij i gribov na evropejskom severo-vostoke Rossii [Identification and inventory of important biotopes of plants and fungi in the European North-East of Russia]” (№ 125021902460-2).

Информация об авторах:

Дёгтева Светлана Владимировна – доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, главный научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 8520420200; ORCID 0000-0003-3641-6123 (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: degteva@ib.komisc.ru).

Валуйских Ольга Евгеньевна – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 57208343385; ORCID 0000-0003-2359-1731 (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: valuyskikh@ib.komisc.ru).

Гончарова Надежда Николаевна – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 57194075300; ORCID 0000-0002-

8177-2883 (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: goncharova_n@ib.komisc.ru).

Дулин Михаил Владимирович – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 34976549000; ORCID 0000-0003-0237-421X (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: dulin@ib.komisc.ru).

Железнова Галина Виссарионовна – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 8660450200; ORCID 0000-0002-8208-0838 (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: zheleznova@ib.komisc.ru).

Канев Владимир Алексеевич – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 6602703088; ORCID 0000-0002-6284-0385 (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: kanev@ib.komisc.ru).

Кириллов Дмитрий Валерьевич – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 56989060300; ORCID 0000-0002-6577-693X (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: kirillov@ib.komisc.ru).

Кириллова Ирина Анатольевна – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 56814620200; ORCID 0000-0001-7774-7709 (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: plotnikova@ib.komisc.ru).

Косолапов Денис Александрович – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 15519371000; ORCID 0000-0002-3894-8177 (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: kosolapov@ib.komisc.ru).

Кулюгина Екатерина Евгеньевна – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 57189390778; ORCID 0000-0001-5097-1372 (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: kulugina@ib.komisc.ru).

Паламарчук Марина Анатольевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 35180139300; ORCID 0000-0001-8538-969X (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: palamarchuk@ib.komisc.ru).

Патова Елена Николаевна – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 14627493000; ORCID 0000-0002-9418-1601 (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: patova@ib.komisc.ru).

Пыстина Татьяна Николаевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 57189390778; ORCID 0000-0001-5097-1372 (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: t.pystina@ib.komisc.ru).

Романова Ирина Александровна – ведущий инженер Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: romanova@ib.komisc.ru).

Семёнова Наталия Анатольевна – младший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 57219404283; ORCID 0000-0002-4356-352X (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: semenova@ib.komisc.ru).

Тетерюк Борис Юрьевич – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 56734540700; ORCID 0000-0002-7207-9956 (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: b_teteryuk@ib.komisc.ru).

Тетерюк Людмила Владимировна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 6507484152; ORCID 0000-0002-9573-7923 (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: Teteryuk@ib.komisc.ru).

Шубина Татьяна Павловна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 57210815437; ORCID 0000-0001-6166-7325 (167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: tshubina@ib.komisc.ru).

About the authors:

Svetlana V. Degteva – Doctor of Sciences (Biology), Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Chief Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 8520420200; ORCID 0000-0003-3641-6123 (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167000 Komi Republic, Russian Federation; e-mail: degteva@ib.komisc.ru).

Olga E. Valuiskikh – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 57208343385; ORCID 0000-0003-2359-1731 (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167000 Komi Republic, Russian Federation; e-mail: valuiskikh@ib.komisc.ru).

Nadezhda N. Goncharova – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 57194075300; ORCID 0000-0002-8177-2883 (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167000 Komi Republic, Russian Federation; e-mail: goncharova_n@ib.komisc.ru).

Mikhail V. Dulin – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 34976549000; ORCID 0000-0003-0237-421X (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167000 Komi Republic, Russian Federation; e-mail: dulin@ib.komisc.ru).

Galina V. Zheleznova – Doctor of Sciences (Biology), Leading Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 8660450200; ORCID 0000-0002-8208-0838 (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167000 Komi Republic, Russian Federation; e-mail: zheleznova@ib.komisc.ru).

Vladimir A. Kanev – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 6602703088; ORCID 0000-0002-6284-0385 (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167000 Komi Republic, Russian Federation; e-mail: kanev@ib.komisc.ru).

Dmitry V. Kirillov – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 56989060300; ORCID 0000-0002-6577-693X (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167000 Komi Republic, Russian Federation; e-mail: kirillov@ib.komisc.ru).

Irina A. Kirillova – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 56814620200; ORCID 0000-0001-7774-7709 (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167000 Komi Republic, Russian Federation; e-mail: plotnikova@ib.komisc.ru).

Denis A. Kosolapov – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 15519371000; ORCID 0000-0002-3894-8177 (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167000 Komi Republic, Russian Federation; e-mail: kosolapov@ib.komisc.ru).

Ekaterina E. Kulyugina – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 57189390778; ORCID 0000-0001-5097-1372 (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167000 Komi Republic, Russian Federation; e-mail: kulugina@ib.komisc.ru).

Marina A. Palamarchuk – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 35180139300; ORCID 0000-0001-8538-969X (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167000 Komi Republic, Russian Federation; e-mail: palamarchuk@ib.komisc.ru).

Elena N. Patova – Candidate of Sciences (Biology), Leading Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 14627493000; ORCID 0000-0002-9418-1601 (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167000 Komi Republic, Russian Federation; e-mail: patova@ib.komisc.ru).

Tatyana N. Pystina – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 57189390778; ORCID 0000-0001-5097-1372 (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167000 Komi Republic, Russian Federation; e-mail: t. pystina@ib.komisc.ru).

Irina A. Romanova – Leading Engineer at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167000 Komi Republic, Russian Federation; e-mail: romanova@ib.komisc.ru).

Natalia A. Semenova – Junior Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 57219404283; ORCID 0000-0002-4356-352X (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167000 Komi Republic, Russian Federation; e-mail: semenova@ib.komisc.ru).

Boris Yu. Teteryuk – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 56734540700; ORCID 0000-0002-7207-9956 (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167000 Komi Republic, Russian Federation; e-mail: b_teteryuk@ib.komisc.ru).

Lyudmila V. Teteryuk – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 6507484152; ORCID 0000-0002-9573-7923 (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167000 Komi Republic, Russian Federation; e-mail: Teteryuk@ib.komisc.ru).

Tatyana P. Shubina – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 57210815437; ORCID 0000-0001-6166-7325 (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167000 Komi Republic, Russian Federation; e-mail: tshubina@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

Ключевые ботанические территории в сети природных резерватов Республики Коми / С. В. Дёгтева, О. Е. Валуйских, Н. Н. Гончарова [и др.] // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2025. – № 7 (83) – С. 57–72.

For citation:

Degteva, S. V. Klyuchevye botanicheskie territorii v seti prirodnih rezervatov Respubliki Komi [Important Plant Areas in the network of nature reserves of the Komi Republic] / S. V. Degteva, O. E. Valuiskikh, N. N. Goncharova [et al.] // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2025. – № 7 (83). – P. 57–72.

Дата поступления статьи: 22.09.2025

Прошла рецензирование: 10.10.2025

Принято решение о публикации: 13.10.2025

Received: 22.09.2025

Reviewed: 10.10.2025

Accepted: 13.10.2025

Мохообразные комплексного заказника «Оченырда» (Полярный Урал, Республика Коми, Россия)

М. В. Дулин, Г. В. Железнова, Т. П. Шубина

Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар
dulin@ib.komisc.ru
zheleznova@ib.komisc.ru
tshubina@ib.komisc.ru

Аннотация

Государственный природный комплексный заказник «Оченырда» (3215 га) образован 7 февраля 2019 г. и расположен на территории муниципального образования муниципального округа (МО МО) «Воркута» в месте слияния рек Большая и Малая Кара. Он создан с целью сохранения эталона ландшафтов и биологического разнообразия западного склона Полярного Урала. В работе впервые приведен аннотированный список мохообразных заказника «Оченырда». Для каждого вида указаны наличие структур, связанных с размножением, выявленные местонахождения, субстрат, местообитания. Список включает 175 таксонов, из которых 108 мхов (107 видов и 1 подвид) из 59 родов и 31 семейства и 66 печеночников (63 вида, 2 разновидности и 1 подвид) из 39 родов и 19 семейств. Печеночник *Lophozia excisa* var. *elegans* (R.M. Schust.) Konstant. et Vilnet впервые обнаружен во флоре Республики Коми. Список мохообразных МО МО «Воркута» пополнился 39 таксонами (31 вид мхов и 8 печеночников). Во флоре выявлены охраняемые виды, внесенные в Красную книгу Республики Коми с природоохранным статусом 3 (редкий) – это мох *Cinclidium arcticum* (Bruch & Schimp.) Schimp. и печеночник *Prasanthus suecicus* (Gottsche) Lindb. Установлено, что в исследованной брйофлоре по числу видов лидируют семейства *Mniaceae* (13 видов), *Dicranaceae* и *Anastrophyllaceae* (по 11) и роды *Dicranum* (11), *Sphagnum* (8), *Scapania* (6). Наивысшим таксономическим разнообразием характеризуются тундровые местообитания – 57 видов мхов и 49 печеночников (62,4 % всей флоры заказника). Благодаря наличию на исследованной территории выходов кальцийсодержащих пород флора обогатилась комплексом кальцефильных мхов и печеночников. Интерес вызывает то, что они не приурочены строго к участкам выхода горных пород, но осваивают подходящие ниши в других экотопах – тундрах, ивняках и болотах. В исследованной флоре репродуктивная активность мохообразных невысокая. Спорогонии отмечены у 32 видов мхов и 26 печеночников (34,0 % всей флоры мохообразных). Наиболее активно процесс спорообразования идет в тундровых (33 вида) и прибрежно-водных сообществах (24).

Ключевые слова:

флора, флористические находки, список видов, печеночники, мхи, редкие виды, Красная книга Республики Коми, комплексный заказник «Оченырда»

Bryophytes of the Complex Reserve “Ochenyrd” (Polar Urals, Komi Republic, Russia)

M. V. Dulin, G. V. Zheleznova, T. P. Shubina

Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Syktyvkar
dulin@ib.komisc.ru
zheleznova@ib.komisc.ru
tshubina@ib.komisc.ru

Abstract

The State Nature Complex Reserve “Ochenyrd” (3,215 hectares) was established on February 7, 2019. It is located on the territory of the municipal formation of municipal district “Vorkuta” at the confluence of the Bolshaya and Malaya Kara Rivers. It was created to preserve reference landscapes and biological diversity of the western slope of the Polar Urals. For the first time, an annotated list of bryophytes collected in the Reserve “Ochenyrd” has been published. Each species is provided with the data on structures associated with reproduction, its geographical locations, substrate, and habitats. The list includes 175 taxa, among them 108 are mosses (107 species and 1 subspecies) from 59 genera and 31 families and 66 are liverworts (63 species, 2 varieties, and 1 subspecies) from 39 genera and 19 families. The liverwort *Lophozia excisa* var. *elegans* (R.M. Schust.) Konstant. et Vilnet has been first discovered in the Komi Republic flora. The list of bryophytes in the municipal formation of municipal district “Vorkuta” have got additional 39 taxa (31 mosses and 8 liverworts). The moss *Cinclidium arcticum* (Bruch & Schimp.) Schimp. and the liverwort *Prasanthus suecicus* (Gottsche) Lindb. listed in the Red Data Book of the Komi Republic with Conservation Status 3 (rare species) have been found in the flora. The families *Mniaceae* (13 species), *Dicranaceae*, and *Anastrophyllaceae* (11 species each) and the genera *Dicranum* (11 species), *Sphagnum* (8), and *Scapania* (6) are the dominants by species number in the studied bryoflora. The tundra habitats are characterised by a high taxonomic diversity – 57 species of mosses and 49 of liverworts (62.4 % of the total reserve flora). Due to the presence of limestone outcrops, the flora is enriched with a complex of calciphilic mosses and liverworts. These species are not strictly confined to places where rocks emerge but occupy suitable niches in other ecotopes – tundra, willow thickets and hyponum swamps. The reproductive activity of bryophytes is not high. About 34.0 % of the identified species (32 species of mosses and 26 liverworts) form reproductive structures – sporogonia. The process of spore formation is active in tundra (33 species) and coastal-aquatic communities (24).

Keywords:

flora, floristic records, species list, liverworts, mosses, rare species, Red Data Book of the Komi Republic, the Complex Reserve “Ochenyrd”

Введение

Зона тундровой растительности занимает 4,6 % площади Республики Коми [1]. Уровень изученности разнообразия растительного покрова тундровых экосистем в настоящее время остается недостаточным, и новые исследования весьма актуальны несмотря на то, что мохообразные в тундрах имеют весомую фитоценотическую роль, соразмерную таковой сосудистых растений. Часто бриофиты, наравне с лишайниками, становятся эдификаторами тундровых сообществ. Устойчивое развитие тундровых экосистем возможно лишь при бережном отношении к ним и при условии принятия мер по их охране. В Республике Коми в настоящее время создана и успешно функционирует целая сеть особо охраняемых природных территорий (ООПТ), насчитывающая 245 объектов. Девять из них расположены в тундровой зоне, в пределах Воркутинского района [2]. Государственный природный комплексный заказник республиканского значения «Очечнырд» является одним из них. Он создан постановлением Правительства Республики Коми от 07.02.2019 № 55 с целью сохранения эталона ландшафтов и биологического разнообразия западного склона Полярного Урала [2]. Заказник расположен на территории МО МО «Воркута» в месте слияния рек Большая и Малая Кара и занимает площадь 3215 га. Истоки этих рек расположены в северной части Полярного Урала на территории Ямало-Ненецкого автономного округа. Кара протекает по территории Республики Коми и Ненецкого автономного округа, впадая в Байдарацкую губу Карского моря. Ее протяженность 278 км. Рельеф территории представлен полого-холмистой наклонной равниной с высотами 145–471 м над ур. м. и горной частью с вершинами до 1000 м над ур. м. [3].

В основании равнины лежат сильно дислоцированные палеозойские породы (позднерифей-раннекембрийские и позднекембрийско-позднепермские известняки), обнажающиеся в долине р. Кары и ее притоков. Они на значительной территории перекрыты толщей наносов ледникового происхождения. В горной части широко распространены кристаллические кварцито-хлорито-серицитовые сланцы [4].

В почвенном покрове холмисто-увалистых участков преобладают мерзлотные тундровые поверхностно-глеевые оподзоленные почвы под мохово-лишайниково-ерниковой растительностью, образующие мелкоконтурные комплексы. На равнинных водоразделах преобладают тундрово-болотные торфянисто- и торфяно-глеевые мерзлотные почвы. В горной и предгорной частях почвообразование развивается на маломощном суглинистом обильно щебнистом элюво-делювии коренных пород и формируются горно-тундровые пропитано-гумусовые почвы [5].

Природные условия территории отличаются суровым климатом со среднегодовой температурой ниже -7°C . Средняя температура самых теплых месяцев (июль, август) не превышает $+8...+11^{\circ}\text{C}$. Осадков выпадает от 450 до 600 мм в год. Высота снежного покрова – лишь 40–50 см и менее. Короткий период вегетации растений (60 и ме-

нее дней) сочетается с благоприятными условиями освещения – длинным заполярным световым днем. Почти повсюду встречается сплошная или островная многолетняя мерзлота [4, 6].

По геоботаническому районированию Северо-Востока европейской части России и Нечерноземья европейской части РСФСР [7, 8] территория исследования входит в циркумполярную тундровую область в Коротайхо-Приуральский округ полосы кустарниковых южных тундр. Горные участки характеризуются четко выраженной высотной поясностью растительности. Здесь хорошо обозначены горно-тундровый и гольцовый пояса с характерными каменистыми мохово-лишайниковыми тундрами и сообществами курумников. В растительном покрове предгорий на склонах холмов и моренных гряд преобладают кустарниковые и кустарничковые тундры. В основании возвышенностей в местах с долго залеживающимся снегом формируются нивальные растительные группировки. В долине р. Кары и по ложбинам стока встречаются ивняки и злаково-разнотравные луговины, которые на выровненных обширных участках соседствуют с ерниковыми зарослями. На обрывистых береговых склонах формируются пионерные сообщества со своеобразным комплексом видов, а пологие участки ложбин заняты луговинными тундрами. В низинных и приозерных участках равнины развиты плоскостнобугристые болота.

В тундровой зоне Воркутинского района Республики Коми исследования проводились и ранее. В гербарии SYKO хранятся коллекции, собранные в окрестностях пос. Хальмер-Ю, оз. Харбей-то, ст. Полярный Урал, г. Воркуты, стационара Коми филиала академии наук. Сведения о мохообразных этого региона опубликованы в ряде статей [9–22].

Цель работы – получить новые данные о разнообразии представителей отделов Marchantiophyta и Bryophyta в бассейне р. Кары и на территории комплексного заказника «Очечнырд», в частности, составить максимально полный список таксонов, определить их распространение на исследованной территории и дополнить сведения о распространении мхов и печеночников, занесенных в Красную книгу Республики Коми [23].

Материалы и методы

В работе представлены материалы обработки коллекции мохообразных, собранной М. В. Дулиным в июле 2010 г. в бассейне р. Кары (вблизи слияния рек Малая и Большая Кара) (фото, рисунок). На территории комплексного заказника республиканского значения «Очечнырд» маршрутным методом были обследованы склоны ближайшего горного массива и его подножие, предгорная долина, берега р. Кары и впадающих в нее ручьев, межувалистые ложбины, приозерные участки. Изучено 872 образца мохообразных (410 образцов мхов и 462 – печеночников) из 25 местообитаний. Идентификацию и обработку проводили в лабораторных условиях с использованием общепринятых в бриологии сравнительно-морфологического, анатома-морфологического методов по отече-

ственным и зарубежным руководствам. Определение выполнено по гербаризованным образцам. Для каждого пункта сбора фиксировались географические координаты в системе WGS 84 с помощью GPS-навигатора. Образцы хранятся в УНУ «Научный гербарий Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO)».

Результаты и их обсуждение

Список видов комплексного заказника «Оченырд». Таксоны в аннотированном списке расположены в алфавитном порядке. Их объем и названия соответствуют в основном «An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus» [24]. Редкие виды, включенные в список объектов растительного мира, охраняемые на территории Республики Коми [23], отмечены – «^R», новые для территории исследования – «!», и новые для МО МО «Воркута» – «*». Для каждого таксона цифрами обозначены пункты сбора. Приведены данные о местообитании, где употреблены следующие сокращения: Б – болота; Ер – ерники; Ив – ивняки; (К) – курумники; Л – луговины; НС – нивальные сообщества; ПВ – прибрежно-водные местообитания; Т – тундры. Указано наличие структур, связанных с размножением: «gem.», «and.», «per.», «S+», «♀ ge.», «♂ ge.» – выводковые почки, андроцеи, периантии (включая псевдоперииантии), спорофиты, архегонияльные и антеридиальные подставки соответственно. Сборы М. В. Дулина в списке имеют характерные номера бриофлористических описаний, например, «823мвд».

1 – 67° 55' 26.5" N; 65° 38' 20.3" E, 200 м над ур. м., 1 км к юго-востоку от устья р. Малой Кары, левый берег р. Малой Кары, обширная долина реки, ерник кустарничково-зеленомошный (823мвд), на почве;
2 – 67° 55' 04.7" N; 65° 38' 03.0" E, 240 м над ур. м., 1,5 км к юго-юго-востоку от устья р. Малой Кары, левый берег р. Малой Кары, подножие горы, склон северной экспозиции, курумник мохово-лишайниковый (824мвд), на камнях;
3 – Там же, склон северо-восточной экспозиции, каменистая тундра дриадово-багульниково-шикшево-мохово-лишайниковая (825мвд), на почве между камнями и мерзлотных пятнах-медальонах;

4 – 67° 55' 33.2" N; 65° 38' 09.6" E, 185 м над ур. м., 1 км к юго-востоку от устья р. Малой Кары, левый берег р. Малой Кары, обширная долина реки, тундра ивняково-ерниково-можжевельниковая разнотравно-злаково-зеленомошная (826мвд), на почве;
5 – 67° 55' 42.0" N; 65° 38' 45.8" E, 170 м над ур. м., 500 м к юго-востоку от устья р. Малой Кары, левый берег р. Малой Кары, долина ручья, ивняк древовидный высокоотравно-злаковый (827мвд), на камнях и гниющей древесине;



Фото. Вид на долину реки Кары и отроги горы Борзова.
Photo. The view of the Kara River valley and the spurs of the Borzov Mountain.

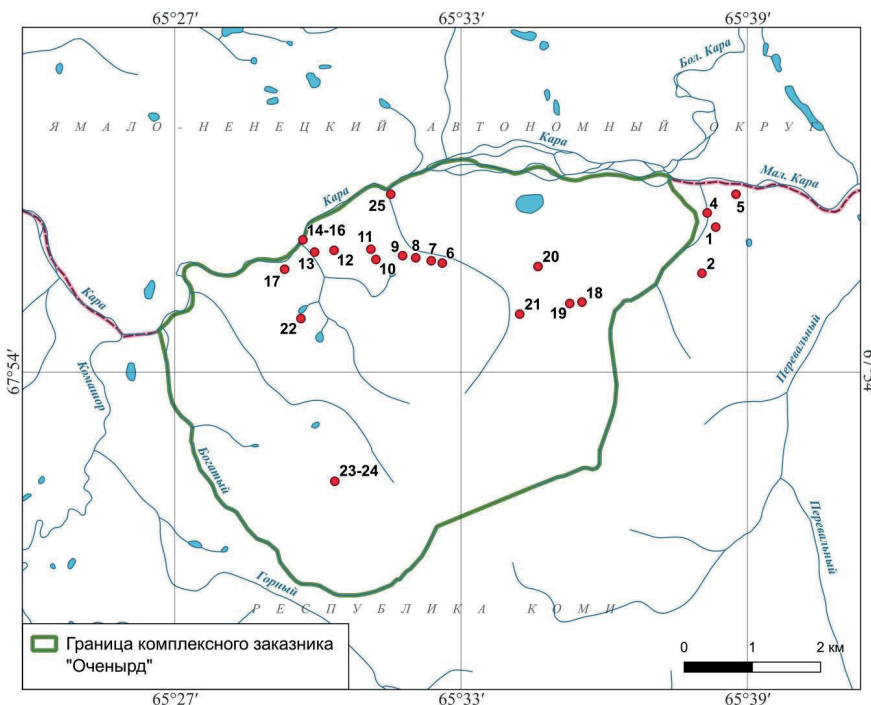


Рисунок. Основные пункты сбора мхов и печеночников в регионе.
Figure. The main collection sites of mosses and liverworts in the study region.

6 – 67° 55′ 09.5″ N; 65° 32′ 36.4″ E, 250 м над ур. м., 3 км к юго-западу-западу от устья р. Малой Кары, левый берег р. Большой Кары, подножие горы, склон северной экспозиции, плоскопологая терраса, тундра ерничково-кустарничково-мохово-лишайниковая с каменистыми пятнами и мерзлотными медальонами (828мвд), на почве, в затененных нишах между камнями и на мерзлотных пятнах-медальонах;

7 – 67° 55′ 10.6″ N; 65° 32′ 22.5″ E, 230 м над ур. м., 3 км к юго-западу-западу от устья р. Малой Кары, левый берег р. Большой Кары, подножие горы, склон северной экспозиции, тундра ивняково-ерниковая разнотравно-кустарничковая с можжевельником (829мвд), на каменистой почве;

8 – 67° 55′ 12.0″ N; 65° 32′ 03.0″ E, 210 м над ур. м., 3,5 км к юго-западу-западу от устья р. Малой Кары, левый берег р. Большой Кары, предгорная долина, ложбина стока временного водотока, ивняк разнотравно-вейниково-зеленомошный с примесью можжевельника и ерника (830мвд), на почве;

9 – 67° 55′ 13.0″ N; 65° 31′ 46.5″ E, 200 м над ур. м., 4 км к юго-западу-западу от устья р. Малой Кары, левый берег р. Большой Кары, предгорная долина, межувалистое понижение с крутыми слабозадернованными бортами (высота – 4 м), нивальная разнотравно-злаковая луговина на участке с долго залеживающимся снегом (831мвд), на почве;

10 – 67° 55′ 11.2″ N; 65° 31′ 12.9″ E, 195 м над ур. м., 4 км к юго-западу-западу от устья р. Малой Кары, левый берег р. Большой Кары, предгорная долина, межувалистое понижение, слабологий склон западной экспозиции, болото хвощево-осоково-пушицево-гипновое (832мвд), на почве и кочках;

11 – 67° 55′ 16.02″ N; 65° 31′ 06.6″ E, 195 м над ур. м., 4 км к юго-западу-западу от устья р. Малой Кары, левый берег р. Большой Кары, предгорная долина, плоскопологая вершина увала, тундра кустарничково-мохово-лишайниковая с мерзлотными медальонами (833мвд), на почве и мерзлотных пятнах-медальонах;

12 – 67° 55′ 15.52″ N; 65° 30′ 20.3″ E, 170 м над ур. м., 4,5 км к юго-западу-западу от устья р. Малой Кары, левый берег р. Большой Кары, предгорная долина, слабологий склон увала южной экспозиции, тундра редкоерничково-кустарничково-пушицево-моховая с мерзлотными медальонами и кочками пушицы (834мвд), на почве и мерзлотных пятнах-медальонах;

13 – 67° 55′ 14.7″ N; 65° 29′ 55.8″ E, 160 м над ур. м., 4,5 км к юго-западу-западу от устья р. Малой Кары, левый берег р. Большой Кары, предгорная долина, долина ручья, ивняк приручейный разнотравно-осоковый (835мвд), на почве и гниющей древесине;

14 – 67° 55′ 20.5″ N; 65° 29′ 41.1″ E, 145 м над ур. м., 5 км к юго-западу-западу от устья р. Малой Кары, левый берег р. Большой Кары, 50 м от берега, пологий склон северной экспозиции, тундра ивняково-ерниковая разнотравно-зеленомошная (836мвд), на почве;

15 – Там же, невысокие (3 м) каменистые выходы по берегу реки северной экспозиции (837мвд), на камнях по

берегу в зоне затопления и мелкозем по взлобку слабозадернованного каменистого склона;

16 – Там же, 50 м от берега, пологий склон северной экспозиции, тундра редкоерничковая кустарничково-мохово-лишайниковая с мерзлотными медальонами (838мвд), на мерзлотных пятнах-медальонах;

17 – 67° 55′ 06.6″ N; 65° 29′ 18.1″ E, 155 м над ур. м., 6 км к юго-западу-западу от устья р. Малой Кары, левый берег р. Большой Кары, 100 м от берега, широкая межувалистая ложбина с пологим склоном северной экспозиции, расширяющаяся к низу и переходящая в прибрежную полосу, луговина злаково-разнотравная с редкими ивками (839мвд), на почве;

18 – 67° 54′ 51.1″ N; 65° 35′ 32.1″ E, 370 м над ур. м., 2 км к юго-западу от устья р. Малой Кары, межгорная долина, пологий склон южной экспозиции, тундра кустарничково-мохово-лишайниковая с каменистыми россыпями и мерзлотными медальонами (840мвд), на почве и мерзлотных пятнах-медальонах;

19 – 67° 54′ 50.4″ N; 65° 35′ 16.7″ E, 380 м над ур. м., 2 км к юго-западу от устья р. Малой Кары, межгорная долина, пологий склон юго-восточной-восточной экспозиции, переходящий в ложбину стока временного водотока, нивальное разнотравно-злаково-мохово-лишайниковое сообщество (841мвд), на почве;

20 – 67° 55′ 07.9″ N; 65° 34′ 36.8″ E, 471 м над ур. м., 2 км к юго-западу от устья р. Малой Кары, вершина господствующей высоты – 471, тундра каменистая фрагментарная мохово-лишайниковая (842мвд), на каменистой почве и камнях;

21 – 67° 54′ 45.4″ N; 65° 34′ 13.8″ E, 350 м над ур. м., 2 км к юго-западу от устья р. Малой Кары, межгорная долина, широкое каменистое русло горного ручья, склон северо-восточной экспозиции (843мвд), на камнях в русле и мелкозем между камнями по берегам;

22 – 67° 54′ 43.3″ N; 65° 29′ 38.6″ E, 200 м над ур. м., 6 км к юго-западу-западу от устья р. Малой Кары, левый берег р. Большой Кары, предгорная долина, тундровое озеро, осоково-сабельниково-гипновое сообщество по берегу озера (844мвд), на почве;

23 – 67° 53′ 26.4″ N; 65° 30′ 21.2″ E, 325 м над ур. м., 5,5 км к юго-западу от устья р. Малой Кары, левый берег р. Большой Кары, подножие горы, крутой склон северо-западной экспозиции, тундра заболоченная мелкоерничково-багульниково-кустарничково-долгомошно-сфаговая (845мвд), на торфянистой почве;

24 – Там же, тундра кустарничково-мохово-лишайниковая с мерзлотными медальонами и каменистыми россыпями (около 845мвд), на мерзлотных пятнах-медальонах;

25 – 67° 55′ 42.0″ N; 65° 31′ 31.5″ E, 150 м над ур. м., 4 км к западу от устья р. Малой Кары, левый берег р. Большой Кары, в средней части каньона, скалистое ущелье в устье горного ручья (846мвд), на уступах скал возле водопада.

Печеночники

Anthelia juratzkana (Limpr.) Trevis. – Т: 6, 16, 18, 24; ПВ: 15, 21 – per., S+.

- Barbilophozia barbata* (Schmidel ex Schreb.) Loeske – T: 4, 11; Ив: 8.
- B. hatcheri* (A.Evans) Loeske – T: 4, 6, 7, 14, 18; ПБ: 15, 21, 25; Ив: 8, 13; Ep: 1; K: 2; Л: 17; HC: 19 – gem.
- Blasia pusilla* L. – ПБ: 15, 21; T: 12.
- Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dumort. – T: 6, 7, 12, 23; Ив: 5, 13; ПБ: 15 – per., S+.
- Calypogeia sphagnicola* (Arnell et J.Perss.) Warnst. et Loeske – T: 23 – gem.
- Cephalozia bicuspidata* (L.) Dumort. – T: 6, 16, 23; Б: 10 – per., S+.
- * *Cephaloziella arctogena* (R.M.Schust.) Konstant. – T: 11, 12; HC: 19; ПБ: 25 – per., S+.
- C. rubella* (Nees) Warnst. – T: 6, 11, 23; HC: 9; Б: 10 – gem., and., per., S+.
- Chiloscyphus pallescens* (Ehrh.) Dumort. – Ив: 13.
- Odontoschisma francisci* (Hook.) L.Söderstr. et Váňa – ПБ: 21 – per., S+.
- Diplophyllum taxifolium* (Wahlenb.) Dumort. – T: 6, 7, 18, 23, 24; HC: 19; ПБ: 15 – gem.
- Fuscocephaloziopsis albescens* (Hook.) Váňa et L.Söderstr. – T: 18, 23; ПБ: 21.
- F. lunulifolia* (Dumort.) Váňa et L.Söderstr. – T: 23 – per., S+.
- F. pleniceps* (Austin) Váňa et L.Söderstr. – T: 7, 23; Б: 10; Ив: 5; HC: 19; ПБ: 15 – and., per., S+.
- Gymnocolea inflata* (Huds.) Dumort. – T: 24 – per.
- Gymnomitrium concinnatum* (Lightf.) Corda – T: 3, 11, 18.
- G. corallioides* Nees – T: 3, 6, 16 – S+.
- Isopaches bicrenatus* (Schmidel ex Hoffm.) H.Buch – T: 6, 11 – gem., per., S+.
- Jungermannia polaris* Lindb. – ПБ: 15, 25; T: 12 – and., per., S+.
- Lophocolea minor* Nees – Ив: 13; ПБ: 15 – and.
- Lophozia silvicola* H.Buch – T: 6, 23; Б: 10; ПБ: 15 – gem., per., S+.
- L. ventricosa* (Dicks.) Dumort. – T: 3, 6, 7, 11, 18, 20, 23, 24; ПБ: 15, 21, 25; HC: 9, 19; Ив: 5; K: 2 – gem., and., per., S+.
- L. longiflora* (Nees) Schiffn. – T: 6; ПБ: 15 – gem., per.
- L. murmanica* Kaal. – ПБ: 15 – gem., and., per.
- Lophoziopsis excisa* (Dicks.) Konstant. et Vilnet – T: 3, 4, 6, 11, 12, 18; ПБ: 15, 25; HC: 9; Ив: 13 – gem., and., per., S+.
- ! * *L. excisa* var. *elegans* (R.M.Schust.) Konstant. et Vilnet – T: 3, 6 – gem., and., per., S+.
- L. longidens* (Lindb.) Konstant. et Vilnet – K: 2; T: 6 – gem.
- * *L. propagulifera* (Gottsche) Konstant. et Vilnet – T: 6, 11 – gem., and., per., S+.
- Marchantia polymorpha* L. subsp. *montivagans* Bischl. et Boissel.-Dub. – Л: 17 – gem.
- M. polymorpha* L. subsp. *ruderalis* Bischl. et Boissel.-Dub. – Ив: 5, 13; ПБ: 15.
- Marsupella apiculata* Schiffn. – T: 3, 18 – per.
- * *M. boeckii* (Austin) Lindb. ex Kaal. – HC: 9.
- M. condensata* (Ångstr. ex C.Hartm.) Lindb. ex Kaal. – T: 18; ПБ: 21 – per.
- M. sprucei* (Limpr.) Bernet – T: 3, 6, 11, 16, 18, 24; HC: 9 – and., per., S+.
- Mesoptychia badensis* (Gottsche ex Rabenh.) L.Söderstr. et Váňa – T: 12.
- M. heterocolpos* (Ted. ex Hartm.) L.Söderstr. et Váňa – Ив: 13, ПБ: 15, 25 – gem., per., S+.
- Mylia anomala* (Hook.) Gray – T: 23.
- Nardia geoscyphus* (De Not.) Lindb. – T: 16, 18, –and., per., S+.
- Neoorthocaulis binsteadii* (Kaal.) L.Söderstr., De Roo et Hedd. – T: 23 – per., S+.
- Pellia neesiana* (Gottsche) Limpr. – Ив: 5, 13; ПБ: 15, 21; Б: 22 – and., per..
- Solenostoma hyalinum* (Lyell) Mitt. – Ив: 5.
- ^R *Prasanthus suecicus* (Gottsche) Lindb. – T: 16 – S+.
- Preissia quadrata* (Scop.) Nees – ПБ: 15 – ♀ re., ♂ re.
- Pseudolophozia sudetica* (Nees ex Huebener) Konstant. et Vilnet – T: 23, 24; ПБ: 21, 25 – gem., per.
- Ptilidium ciliare* (L.) Hampe – T: 3, 4, 6, 7, 11, 12, 14, 18, 23, 24; Ep: 1; Ив: 8; K: 2; HC: 19.
- * *Riccardia latifrons* (Lindb.) Lindb. – T: 23.
- Scapania curta* (Mart.) Dumort. – T: 3, 7, 11, 24; ПБ: 15, 21, 25; Ив: 5; HC: 9 – gem., and., per., S+.
- S. gymnostomophila* Kaal. – T: 12 – gem.
- S. irrigua* (Nees) Nees – ПБ: 21, 25; Ив: 5 – and.
- S. obcordata* (Berggr.) S.W.Arnell – T: 6, 11, 16; HC: 9; ПБ: 21 – gem., and.
- S. parvifolia* Warnst. – T: 3, 6, 11, 23; HC: 9 – gem., and.
- * *S. subalpina* (Nees ex Lindenb.) Dumort. – ПБ: 15, 21, 25; Ив: 5 – gem., and., per.
- Schistochilopsis incisa* (Schrad.) Konstant. – T: 23 – gem., per., S+.
- * *S. opacifolia* (Culm. ex Meyl.) Konstant. – ПБ: 15, 21; T: 7 – gem., per., S+.
- Schljakovia kunzeana* (Huebener) Konstant. et Vilnet – ПБ: 15, 19, 21, 25; T: 3, 4, 6, 23; Б: 10; Ep: 1; K: 2; HC: 9 – gem.
- * *Schljakovianthus quadrilobus* (Lindb.) Konstant. et Vilnet – ПБ: 15.
- S. quadrilobus* (Lindb.) Konstant. et Vilnet var. *glareosus* (Jørg.) Konstant. et Vilnet – T: 12.
- Solenostoma confertissimum* (Nees) Schljakov – ПБ: 15 – per., S+.
- S. pusillum* (C.E.O.Jensen) Steph. – T: 6, 16, 24; ПБ: 15 – and., per., S+.
- S. sphaerocarpum* (Hook.) Steph. – T: 12.
- Sphenolobus minutus* (Schreb. ex D.Crantz) Berggr. – T: 3, 6, 11, 16, 20, 23; Б: 10; ПБ: 15 – gem., and., per., S+.
- S. saxicola* (Schrad.) Steph. – T: 3, 6.
- Tetralophozia setiformis* (Ehrh.) Schljakov – T: 3, 6, 20; K: 2.
- Trilophozia quinqueidentata* (Huds.) Bakalin – T: 3, 6, 11, 12; ПБ: 15, 21, 25; Б: 22; Ив: 13; K: 2.
- Tritomaria scitula* (Taylor) Jørg. – ПБ: 15, 25 – gem.

Мхи

- Abietinella abietina* (Hedw.) M.Fleisch. – T: 11.
- Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp. – Ив: 5.
- Andreaea rupestris* Hedw. – T: 6, 18, 20; ПБ: 15, 21 K: 2 – S+.
- Aquilonium plicatum* (Lindb.) Hedenas, Schlesak & D.Quandt – T: 6, 12.

- Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr. – Т: 4, 6, 12, 23; Б: 10; ПБ: 15.
- Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwägr. – Т: 4, 6, 11, 12, 16; Б: 10; НС: 19.
- Bartramia ithyphylla* Brid. – ПБ: 15, 25; НС: 9, 19; Ив: 13; Т: 7 – S+.
- Brachythecium campestre* (Müll. Hal.) Schimp. – Ив: 13.
- Brachythecium cirrosum* (Schwägr.) Schimp. – Т: 12.
- Brachythecium salebrosum* (Hoffm. ex F. Weber et D. Mohr) Schimp. – Ив: 8, 13; Т: 14.
- * *Brachythecium turgidum* (Hartm.) Kindb. – ПБ: 15.
- * *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* (Hedw.) P. C. Chen – Т: 20.
- Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb. – Б: 22.
- Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb. – Б: 10.
- Campyliadelphus chrysophyllus* (Brid.) R. S. Chopra – Ив: 13, Т: 12.
- Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. – Т: 11, 16; НС: 9 – S+.
- Cinclidium arcticum* (Bruch & Schimp.) Schimp. – Б: 10 – S+.
- * *Cinclidium stygium* Sw. – Б: 10.
- Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber et D. Mohr – Б: 22; Ив: 13.
- * *Conostomum tetragonum* (Hedw.) Lindb. – Т: 18.
- Cynodontium strumiferum* (Hedw.) Lindb. – Т: 3, 6, 11 – S+.
- Cynodontium tenellum* (Schimp.) Limpr. – Т: 3, 6 – S+.
- * *Dicranella humilis* R. Ruthe – Т: 16 – S+.
- Dicranum acutifolium* (Lindb. et Arnell) C. E. O. Jensen – Т: 11, 12, 18; Ep: 1; К: 2; НС: 19.
- Dicranum angustum* Lindb. – НС: 19.
- Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwägr. – Т: 4, 6, 24 – S+.
- Dicranum flexicaule* Brid. – Т: 3, 4, 7, 11, 12, 20, 24; Ep: 1; Ив: 8; К: 2; ПБ: 21 – S+.
- * *Dicranum fragilifolium* Lindb. – Т: 24.
- * *Dicranum laevidens* R. S. Williams. – Б: 10; Т: 4.
- * *Dicranum majus* Sm. – Т: 7, 14.
- Dicranum muehlenbeckii* Bruch & Schimp. – Т: 14.
- * *Dicranum polysetum* Sw. – Ив: 8.
- Dicranum scoparium* Hedw. – НС: 19.
- Dicranum spadiceum* J. E. Zetterst. – Т: 4, 12; Б: 10; НС: 19.
- Distichium capillaceum* (Hedw.) Bruch & Schimp. – ПБ: 15; Т: 12 – S+.
- * *Drepanocladus sendtneri* (Schimp. ex H. Müll.) Warnst. – Б: 10.
- Flexitrichum flexicaule* (Schwägr.) Ignatov & Fedosov – Ив: 13.
- * *Grimmia longirostris* Hook. – ПБ: 21 – S+.
- Helodium blandowii* (F. Weber et D. Mohr) Warnst. – Б: 22.
- Hygrohypnella ochracea* (Turner ex Wilson) Ignatov & Ignatova – ПБ: 21, 25 – S+.
- Hylocomiadelphus triquetrus* (Hedw.) Ochyra & Stebel. – Ив: 8; Т: 7.
- * *Hylocomiastrum pyrenaicum* (Spruce) M. Fleisch. – Б: 10; Ив: 13; НС: 19.
- Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. – Т: 4, 6, 7, 11, 12, 14, 23; Б: 10; Ив: 8; НС: 19; ПБ: 15.
- Hylocomium splendens* var. *obtusifolium* (Geh.) Paris – Б: 10; Т: 16.
- Hymenoloma crispulum* (Hedw.) Ochyra – ПБ: 15, 25; Т: 18 – S+.
- Kiaeria starkei* (F. Weber & D. Mohr) I. Hagen – ПБ: 21; Т: 18 – S+.
- Lescuraea incurvata* (Hedw.) E. Lawton – ПБ: 25; Т: 11.
- Lescuraea saxicola* (Schimp.) Molendo – ПБ: 15 – S+.
- Lescuraea secunda* Arnell – ПБ: 15.
- Meesia triquetra* (Jolyel) Ångstr. – Б: 10.
- Mnium blyttii* Bruch. – Ив: 5; Л: 17; ПБ: 15.
- Mnium stellare* Hedw. – Ив: 13; Т: 14.
- Oncophorus virens* (Hedw.) Brid. – Ив: 13; Т: 14.
- Oncophorus wahlenbergii* Brid. – Т: 18 – S+.
- Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid. – Б: 10.
- Philonotis fontana* (Hedw.) Brid. – ПБ: 15, 21.
- Plagiomnium curvatulum* (Lindb.) Schljakov – Б: 10.
- Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T. J. Kop. – Ив: 5, 13; Б: 10, 22; Л: 17.
- Plagiomnium medium* (Bruch & Schimp.) T. J. Kop. – Ив: 5.
- Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) Bruch et al. – Ив: 5, 13 – S+.
- Plagiothecium laetum* Schimp. – ПБ: 25.
- Platydictya jungermannioides* (Brid.) H. A. Crum – ПБ: 25.
- Platyhypnum duriusculum* (De Not.) Ochyra – ПБ: 25.
- Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. – Т: 4, 6, 7, 11, 14, 16, 23, 24; Ep: 1.
- Pohlia cruda* (Hedw.) Lindb. – ПБ: 21, 25; Л: 17; Т: 3.
- Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. – Ep: 1; НС: 9.
- Pohlia sphagnicola* (Bruch & Schimp.) Broth. – Б: 10; Т: 23 – S+.
- Polytrichastrum alpinum* (Hedw.) G. L. Sm. – Ив: 8; Л: 17; ПБ: 21.
- Polytrichum commune* Hedw. – Т: 4, 7, 24; НС: 9; ПБ: 21.
- Polytrichum hyperboreum* R. Br. – Ep: 1; Т: 6 – S+.
- Polytrichum juniperinum* Hedw. – Т: 7, 11, 12, 14, 20, 24; ПБ: 15, 21; Б: 10; Ep: 1; Ив: 13; НС: 19 – S+.
- Polytrichum pallidisetum* Funck – Б: 22.
- Polytrichum piliferum* Hedw. – Т: 3, 11, 18, 20; К: 2; НС: 9; ПБ: 15.
- Polytrichum strictum* Menzies ex Brid. – Т: 3, 6, 12, 16, 24; Б: 10 – S+.
- Pseudoleskeella rupestris* (Berggr.) Hedenäs et L. Söderstr. – Ив: 5.
- Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. – Т: 12.
- Ptychostomum pseudotriquetrum* (Hedw.) J. R. Spence & H. P. Ramsay ex Holyoak & N. Pedersen – Б: 10; 22; Ив: 13; Л: 17; ПБ: 15; Т: 7 – S+.
- Racomitrium aquaticum* (Brid. ex Schrad.) Brid. – ПБ: 21 – S+.
- Racomitrium canescens* (Hedw.) Brid. – ПБ: 21; Т: 11.
- Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. – Т: 3, 6, 11, 16, 18, 20; К: 2.
- Racomitrium microcarpon* (Hedw.) Brid. – Т: 18.
- Rhizomnium pseudopunctatum* (Bruch et Schimp.) T. J. Kop. – Ив: 13.
- Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T. J. Kop. – Б: 10.
- Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. – Т: 6, 11, 12, 16; НС: 19.

Saelania glaucescens (Hedw.) Broth. – HC: 19 – S+.
Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske – T: 4, 7, 11, 14, 18, 20; ПБ: 15, 21, 25; Б: 10, 22; Ив: 8, 13; Л: 17 – S+.
Schistidium agassizii Sull. & Lesq. – ПБ: 21 – S+.
Schistidium rivulare (Brid.) Podp. – ПБ: 21, 25 – S+.
Sciuro-hypnum latifolium (Kindb.) Ignatov & Huttunen – Л: 17.
Sciuro-hypnum ornellanum (Molendo) Ignatov & Huttunen – Ив: 5; ПБ: 15.
Sciuro-hypnum reflexum (Starke) Ignatov & Huttunen – Ив: 5, 13; Л: 17; HC: 9.
Scorpidium cossonii (Schimp.) Hedenäs – Б: 10 – S+.
* *Scorpidium revolvens* (Sw. ex anon.) Rubers – Б: 10.
Sphagnum capillifolium (Ehrh.) Hedw. – T: 23.
Sphagnum flexuosum Dozy et Molk. – T: 23.
Sphagnum fuscum (Schimp.) H. Klinggr. – T: 23.
Sphagnum girgensohnii Russow – T: 23.
Sphagnum russowii Warnst. – T: 23.
Sphagnum squarrosum Crome – Б: 10.
* *Sphagnum teres* (Schimp.) Ångstr. – Б: 10.
Sphagnum warnstorffii Russow – Б: 10.
Splachnum sphaericum Hedw. – T: 23, 24 – S+.
* *Splachnum vasculosum* Hedw. – Б: 10; Ep: 1 – S+.
Straminergon stramineum (Dicks. ex Brid.) Hedenäs – Б: 10, 22; ПБ: 21 – S+.
Tetraplodon mnioides (Hedw.) Bruch & Schimp. – T: 7, 11, 18, 24; HC: 9; ПБ: 21 – S+.
Timmia austriaca Hedw. – ПБ: 15.
Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske – T: 12, 16; Б: 10.
Warnstorffia fluitans (Hedw.) Loeske – Б: 22.

Впервые изученная флора мохообразных комплексного заказника «Оченыр» и его окрестностей представлена 170 таксонами мохообразных, из них 108 – мхи (107 видов и 1 подвид) из 59 родов и 31 семейства и 66 – печеночники (63 вида, 2 разновидности и 1 подвид) из 39 родов и 19 семейств. В целом, в МО МО «Воркута» (Воркутинский район, Республика Коми), по литературным и гербарным материалам, ранее было известно о 291 таксоне мохообразных, включая 182 таксона мхов и 109 – печеночников (104 вида, 3 разновидности и 2 подвида). В результате проведенного на территории заказника исследования для муниципального округа нами выявлены 31 новый вид мхов и 8 таксонов печеночников.

Значительную часть бриофлоры заказника составляют мхи из семейств *Mniaceae* (13 видов), *Dicranaceae* (11), *Brachytheciaceae*, *Sphagnaceae*, *Grimmiaceae* (по 8), *Polytrichaceae* (7) и родов *Dicranum* (11 видов), *Sphagnum* (8), *Polytrichum* (6), *Brachythecium* (5). В группе печеночников по числу видов выделяются семейства *Anastrophyllaceae* (11 видов), *Lophoziaceae*, *Scapaniaceae* (по 9), *Gymnomitriaceae* (4) и роды *Scapania* (6 видов), *Lophozia*, *Marsupella*, *Solenostoma* (по 4). В целом для МО «Воркута» наблюдается схожая картина. У мхов лидируют семейства *Sphagnaceae* (21 вид), *Dicranaceae*, *Mniaceae* (по 15) и роды *Sphagnum* (21), *Dicranum* (15), *Brachythecium*, *Ptychostomum* (по 8), а у печеночников – *Anastrophyllaceae* (18 видов), *Lophoziaceae*, *Scapaniaceae*

(по 14), *Gymnomitriaceae* (12), а среди родов *Scapania* (10 видов), *Lophozia* (7), *Marsupella*, *Solenostoma* (по 6). Доминирование по числу видов семейства *Sphagnaceae* во флоре МО «Воркута» обусловлено тем, что его территория характеризуется большей заболоченностью в сравнении с предгорным участком исследованного заказника. Это способствует увеличению разнообразия сфагновых мхов.

Почти все виды в исследованной флоре обычны и широко распространены на Севере Голарктики. Находки нескольких таксонов представляют определенный интерес.

Печеночник *Lophoziopsis excisa* var. *elegans* впервые выявлен во флоре Республики Коми. Малоизвестный таксон, в России отмечен в единичных местонахождениях в горах близ северного Полярного круга. Долгое время считался таксоном с арктическим распространением, но найден также южнее – в Якутии (хребты Сунтар-Хаята и Черского) и Бурятии (в бассейне р. Ковыли) [25].

На территории заказника выявлены новые местонахождения мха *Cinclidium arcticum* и печеночника *Prasanthus suecicus*, включенных в список охраняемых на территории Республики Коми видов с природоохранным статусом 3 (редкий) [23]. *Prasanthus suecicus* спорадически отмечается на Урале: Приполярный Урал (хребты Малдынырд, Малдыиз, г. Баркова, окрестности оз. Паджаты и верховья р. Кожим), Северный Урал (г. Хальмерсале). Он предпочитает горные кустарничково-мохово-лишайниковые тундры, где поселяется на почве мерзлотных пятен-медальонов. *Cinclidium arcticum* ранее обнаружен на Полярном Урале (окрестности оз. Щучье, ж.-д. ст. Полярный Урал, бассейн р. Лемвы) и Приполярном Урале (бассейн р. Кожим) в горных тундрах и по заболоченным берегам водоемов [там же]. Кроме того, найдены нуждающиеся в бионадзоре мхи. *Conostomum tetragonum* ранее был собран в национальном парке «Югыд ва» (окрестности и склоны г. Баркова и бассейне р. Кожим) на курумнике и в разных типах тундр, а также на участке с долголежащим снегом по склону г. Отортен. Находки *Mnium blyttii* известны на Приполярном Урале (р. Парнока-ю, Межгорные озера) в расщелинах скал и елово-пихтовом с лиственницей травяном лесу, а также Северном Урале (р. Унья) на облесенных выходах известняков [26].

Эколого-ценотический анализ показал, что наибольшим таксономическим разнообразием мохообразных характеризуются тундровые сообщества, занимающие значительные территории. Они формируются на равнинных участках, плоских вершинах увалов и их склонах в предгорной долине р. Кары и на пологих участках в горной области. Всего в тундрах выявлено 57 мхов и 49 печеночников (106 видов, или 62,4 % всего видового состава исследованной флоры). Видовая насыщенность отдельных тундровых сообществ невелика: 5–21 вид мхов (в среднем – по 11 видов) и 2–24 – печеночников (в среднем – 10). Постоянство сохраняют во всех сообществах не более 4–6 видов с широкой экологической амплитудой. Например, мхи: *Dicranum flexicaule*, *D. acutifolium*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, и печеночники: *Barbilophozia hatcheri*, *Ptilidium ciliare*,

Schljakovia kunzeana. Для тундр отмечено 25 специфических видов мхов и 20 видов печеночников.

Среди изученных нами тундровых сообществ можно выделить несколько групп сообществ, обладающих определенной спецификой. По числу видов на первое место среди них выходят преобладающие на территории исследования кустарничковые мохово-лишайниковые тундры. Они занимают обширные площади и отличаются высоким разнообразием микроместообитаний, например, развитая мозаичность из мерзлотных медальонов и каменистых пятен. Здесь выявлено 40 видов мхов и 41 – печеночников. Кроме широко распространенных во многих типах тундр бриофитов в этой группе отмечено девять специфических видов мхов (*Abietinella abietina*, *Aquilonium plicatum*, *Brachythecium cirrosum*, *Dicranella hymipis*, *Racomitrium microcarpon*, *Conostomum tetragonum*, *Dicranum fragilifolium*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Ptilium crista-castrensis*) и 24 печеночников (например, виды рода *Gymnomitrium* и *Marsupella*, *Scapania obcordata*, *Solenostoma pusillum* и др.).

Видовой состав ивняково-ерниковых травяно-моховых тундр включает 19 и 12 видов мхов и печеночников соответственно, среди них специфичными являются мхи *Dicranum majus*, *D. muehlenbeckii* и печеночник *Schistochilopsis opacifolia*.

В заболоченных кустарничково-моховых тундрах выявлено 10 видов мхов и 19 видов печеночников. Пять влаголюбивых торфообразователей рода *Sphagnum* (*S. capillifolium*, *S. flexuosum*, *S. fuscum*, *S. girgensohnii*, *S. russowii*) являются специфичными. Из печеночников, найденных только в этом типе тундр, можно отметить *Calypogeia sphagnicola*, *Fuscocephaloziopsis lunulifolia*, *Mylia anomala*, *Neoorthocaulis binsteadii*, *Riccardia latifrons*, *Schistochilopsis incisa*.

Таким образом, наблюдается неравномерное распределение видов мохообразных в разных группах тундровых сообществ, что обусловлено различиями в их фитоценотической структуре. Так, например, в ивняково-ерниковых тундрах кустарничковый и травяной ярусы оказывают значительное конкурентное воздействие и препятствуют развитию характерных бриофитов. Большое значение также имеют характеристики экотопа (расположение участка в рельефе местности, экспозиция и угол склона, высота над уровнем моря и др.) и разнообразие микроместообитаний (крупные камни и каменистые россыпи, развитый кустарничковый ярус, участки слабозадернованной почвы, мерзлотные медальоны, торфяные кочки).

На слабозадернованных прибрежно-водных участках (берега реки и каменистых ручьев, уступы водопада) мхов и печеночников также много – 34 и 33 вида соответственно (67 видов, или 39,4 % всей исследованной флоры). Из-за того, что в этих местообитаниях присутствуют увлажненные выходы горных пород, здесь обнаруживается значительное число специфических видов (14 мхов и 15 печеночников). Многие таксоны, произрастающие здесь, приурочены в своем распространении к горным областям. Например, типичные горные (*Schistidium agassizii*, *Sch. rivulare*, *Platydictya jungermannioides*), гипоарктогорные (*Hygrohypnella ochracea*,

Racomitrium aquaticum, *Timmia austriaca*), арктоальпийские (*Brachythecium turgidum*, *Grimmia longirostris*, *Lescurea saxicola*, *L. secunda*, *Platyhypnum duriusculum*) мхи, а также арктомонтанные (*Anthelia juratzkana*, *Cephaloziella arctogena*, *Fuscocephaloziopsis albenscens*, *Jungermannia polaris*, *Marsupella condensata*, *Pseudolophozia sudetica*, *Schistochilopsis opacifolia*, *Solenostoma confertissimum*, *Tritomaria scitula*) печеночники. Наличие в прибрежной полосе выходов известьсодержащих пород (языки породы у уреза воды по берегу реки и уступы водопада в долине ручья) обуславливает присутствие в ценофлоре кальцефильных мхов (*Lescurea incurvata*, *Platydictya jungermannioides*, *Sciuro-hypnum ornellanum*, *Distichium capillaceum*) и печеночников (*Mesoptychia heterocolpos*, *Preissia quadrata*, *Tritomaria scitula*).

В долине р. Кары и по ложбинам стока впадающих в нее ручьев развиваются древовидные и кустарниковые заросли из ив (*Salix* sp.). Здесь найдено 24 вида мхов и 17 – печеночников (всего 41 вид, или 24,1 % всей исследованной флоры). В ивняках также отмечены специфические мхи (*Amblystegium serpens*, *Brachythecium campestre*, *Plagiomnium medium*, *Plagiothecium denticulatum*, *Pseudoleiskeella rupestris*, *Rhizomnium pseudopunctatum*, *Flexitrichum flexicaule*) и печеночники (*Chiloscyphus pallescens*, *Solenostoma hyalinum*). Значительная их часть характеризуется бореальным распространением. Таким образом, ивняки, будучи интразональными сообществами, способствуют распространению бореального компонента флоры с юга на север, поддерживая под своим пологом необходимые для выживания таежных видов условия.

На территории исследования нами были обследованы гипновые болота предгорной долины. Они сформировались в межуалистных понижениях и по берегам предгорных озер. Установлено, что в болотных сообществах произрастают 34 вида мхов и 8 – печеночников (42 вида, или 24,7 % всей исследованной флоры). Специфическими для болот являются 15 мхов (*Cinclidium arcticum*, *C. stygium*, *Drepanocladus sendtneri*, *Helodium blandowii*, *Meesia triquetra*, *Paludella squarrosa* и др.). Болота, как и ивняки, характеризуются интразональностью. В составе их ценофлоры также много бореальных видов мхов и печеночников – 21 и 3 вида соответственно.

Нивальные сообщества в ландшафте приурочены к крутым склонам межуалистных понижений в долине р. Кары и межгорным долинам, к участкам, где долго залеживается снег и формируются снежники. Здесь отмечено 17 видов мхов и 14 печеночников (31 вид, или 18,2 % всей исследованной флоры). Мох *Saelania glaucescens* и печеночник *Marsupella boeckii* являются специфическими для данного местообитания. В целом видовой состав бриофитов нивальных сообществ близок таковому тундр. Несмотря на разницу в доминантах травяно-кустарничкового яруса, условия для произрастания мохообразных мало чем отличаются. Как и в тундрах, здесь есть участки с нарушенным растительным покровом, происходят криогенные процессы и отмечаются выступающие из почвы камни. Все это способствует заселению этих микроместообитаний видами мхов и печеночников из сопредельных тундр.

У подножия горных склонов формируются каменистые россыпи (курумники). Поверхности крупных камней и валунов покрыты пионерной растительностью, среди которой преобладают лишайники. На поверхностях камней и мелкоземме между ними выявлено 5 видов мхов, характерных для каменистых субстратов (*Andreaea rupestris*, *Dicranum acutifolium*, *Racomitrium lanuginosum*, *Dicranum flexicaule*, *Polytrichum piliferum*) и 7 печеночников (*Barbilophozia hatcheri*, *Lophozia ventricosa*, *Lophozia longidens*, *Ptilidium ciliare*, *Schljakovia kunzeana*, *Tetralophozia setiformis*, *Trilophozia quinqueidentata*) (12 видов, или 7,1 % всей исследованной флоры). Среди выявленных печеночников лишь *Tetralophozia setiformis* строго приурочен к такого рода каменистым местообитаниям, а все остальные обладают широкой экологической амплитудой.

Слабополосые широкие склоны в долине р. Кары заняты значительными по площади участками кустарничково-зеленомошных ерников. Тут зафиксировано лишь 8 видов мхов (*Dicranum acutifolium*, *D. flexicaule*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum hyperboreum*, *P. juniperinum*, *Splachnum vasculosum*) и 3 – печеночника (*Barbilophozia hatcheri*, *Ptilidium ciliare*, *Schljakovia kunzeana*) (11 видов, или 6,5 % всей исследованной флоры). Специфических видов в составе ерниковых сообществ так же, как и в сообществах курумных россыпей, не отмечено.

В прибрежной полосе реки по пологим дренированным межувалястым склонам небольшими участками отмечены луговые сообщества. На луговинах произрастает 7 видов мхов (*Mnium blyttii*, *Plagiomnium ellipticum*, *Pohlia cruda*, *Polytrichastrum alpinum*, *Ptychostomum pseudotriquetrum*, *Sciuro-hypnum latifolium*, *S. reflexum*) и 2 – печеночника (*Barbilophozia hatcheri*, *Marchantia polymorpha*) (9 видов, или 5,3 % всей исследованной флоры). *Sciuro-hypnum latifolium* является единственным специфическим арктическим видом мха для луговин.

В сравнительно узкой долине р. Кары осуществляется выпас стад северного оленя, оказывающий сильное трансформирующее влияние на окружающую среду. Выбивание тундры приводит к формированию слабозадернованных участков, пригодных для заселения бриофитов, и преумножению в норме редких микростообитаний, таких как обильные экскременты оленей и останки их скелетов. Некоторые копрофитные мхи специализируются именно на таких субстратах, и обилие последних способствует их процветанию во многих экотопах. Так, *Tetraplodon mnioides*, *Splachnum sphaericum* и *Splachnum vasculosum* нашли свою специфическую нишу в тундрах, на болотах и в ерниковых зарослях. Большинство же мхов и печеночников, выявленных на территории исследования, предпочитают традиционные субстраты и поселяются на мелкоземме между камнями и слабозадернованной почве.

Интересной особенностью исследованной флоры является то, что в ней выявлены кальцефильные виды мхов (*Campyliadelphus chrysophyllus*, *Cinclidium stygium*, *Distichium capillaceum*, *Pseudoleskeella rupestris*, *Saellania glaucescens*, *Abietinella abietina*, *Mnium stellare*, *Flexitrichum flexicaule*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Lescurea incurvata*, *Sciuro-hypnum ornellanum*, *Scorpidium cossonii*)

и печеночников (*Mesoptychia badensis*, *M. heterocolpos*, *Preissia quadrata*, *Scapania gymnostomophila*, *Tritomaria scitula*). Они не имеют строгой приуроченности к одному местообитанию, как это обычно бывает на равнине, где выходы горных пород формируют обнажения, на которых и сосредотачивается весь кальцефильный комплекс видов. В нашем случае мы наблюдаем распределение кальцефилов по разным местообитаниям. Они обнаруживаются не только на участках выхода горных пород по берегу реки, но и на подходящем субстрате в тундрах, ивняках и болотах. Например, характерные для скальных экотопов мох (*Lescurea incurvata*) и печеночники (*Mesoptychia badensis* и *Scapania gymnostomophila*) были найдены в редкоерничково-кустарничково-пушицево-моховой тундре с мерзлотными медальонами. Мхи *Cinclidium stygium* и *Scorpidium cossonii* обнаружены на хвощево-осоково-пушицево-гипновом болоте, а *Sciuro-hypnum ornellanum*, *Flexitrichum flexicaule*, *Mnium stellare*, *Campyliadelphus chrysophyllus*, *Pseudoleskeella rupestris* – в древовидном высокотравно-злаковом и приручейном разнотравно-осоковом ивняках.

Важной характеристикой состояния бриофлоры является оценка репродуктивной активности составляющих ее видов (наличие органов полового и бесполого размножения). Стратегия размножения влияет на встречаемость и обилие вида в сообществах. Наличие спорогона (орган для размножения спорами) указывает на то, что среда, в которой развивается тот или иной вид бриофита, благоприятна и устойчивое развитие идет уже длительный период во времени. Исключением являются лишь виды, у которых в принципе спорогоны неизвестны. К таковым относятся 40 % известных науке мхов [27]. В исследованной флоре спорогоны отмечены у 32 видов мхов и 26 – печеночников (34,0 % всей флоры мохообразных). Наиболее активно процесс образования спорогонов идет в тундровых (у 15 видов мхов и 18 печеночников) и прибрежно-водных сообществах (у 12 видов мхов и 12 печеночников). Органы вегетативного размножения (выводковые почки и тела) формируются у 25 видов печеночников (39,7 % всех видов этой группы).

Заключение

Впервые исследованная флора мохообразных бассейна р. Кары в пределах комплексного заказника «Очелырь» характеризуется умеренным видовым разнообразием. В своем составе, наряду с широко распространенными мхами и печеночниками, характерными для горно-тундровых местообитаний, она содержит редкие таксоны, охраняемые в Республике Коми. Наибольшим таксономическим разнообразием характеризуются тундровые и прибрежно-водные сообщества. Значительная часть мохообразных предпочитает поселяться на каменистых субстратах и слабо задернованной почве. Многие виды проявляют биологическую активность, формируя репродуктивные структуры. Наиболее благоприятные для размножения условия складываются в тундровых и прибрежно-водных сообществах.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

1. Юдин, Ю. П. Геоботаническое районирование // Производительные силы Коми АССР. Т. 3, ч. 3. – М.; Л.: Издательство АН СССР, 1954. – С. 323–369.
2. Комплексный заказник «Оченырд» // Республиканский центр обеспечения функционирования особо охраняемых природных территорий и природопользования. – URL: https://oopt.rkomi.ru/kompleksnyy_zakaznik_ochenyrd (дата обращения: 10.08.2025).
3. Рундквист, Н. А. Урал. Иллюстрированная краеведческая энциклопедия / Н. А. Рундквист, О. В. Задорина. – Екатеринбург: Квист, 2013. – 592 с.
4. Атлас Коми АССР / отв. ред. С. В. Колесник. – М.: ГУГК, 1964. – 112 с.
5. Атлас почв Республики Коми / под ред. Г. В. Добровольского, А. И. Таскаева, И. В. Забоевой. – Сыктывкар: Коми республиканская типография, 2010. – 356 с.
6. Атлас по климату и гидрологии Республики Коми / под ред. А. И. Таскаева. – М.: Дрофа; ДИК, 1997. – 116 с.
7. Растительность европейской части СССР / С. А. Грибова, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко [и др.]. – Л.: Наука, 1980. – 429 с.
8. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР / отв. ред.: В. Д. Александрова, Т. К. Юрковская. – Л.: Наука, 1989. – 64 с.
9. Поле, Р. Р. Материалы для познания растительности северной России. К флоре мхов северной России: труды Императорского Ботанического сада Петра Великого; т. 33, вып. 1 / Р. Р. Поле. – Петроград, 1915. – 148 с.
10. Зиновьева, Л. А. К флоре печеночных мхов Полярного и Северного Урала / Л. А. Зиновьева // Ученые записки Пермского гос. университета. – 1973. – Т. 263. – С. 14–37.
11. Кильдюшевский, И. Д. К флоре печеночников Коми АССР / И. Д. Кильдюшевский // Новости систематики низших растений. – 1975. – Т. 12. – С. 301–306.
12. Железнова, Г. В. Мохообразные / Г. В. Железнова // Флора и фауна водоемов европейского Севера (на примере озер Большеземельской тундры). – Л.: Наука, 1978. – С. 26–161.
13. Железнова, Г. В. Бриофлора юго-восточной части Большеземельской тундры / Г. В. Железнова // Споры растения тундровых биогеоценозов: труды Коми филиала АН СССР; № 49. – Сыктывкар, 1982. – С. 95–108.
14. Железнова, Г. В. К бриофлоре Полярного Урала / Г. В. Железнова // Проблемы бриологии в СССР. – Л.: Наука, 1989. – С. 105–113.
15. Воркута – город на угле, город в Арктике / отв. ред. М. В. Гецен. – Сыктывкар, 2011. – 512 с.
16. Дулин, М. В. К флоре печеночников Республики Коми / М. В. Дулин, Н. А. Константинова, В. А. Бакалин // Ботанический журнал. – 2003. – Т. 88, № 3. – С. 45–52.
17. Дулин, М. В. Печеночники лесного заказника «Енганэпэ» (Полярный Урал, Республика Коми) / М. В. Дулин // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы докладов XVII Всероссийской молодежной научной конференции (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 5–9 апреля 2010 г.). – Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2010. – С. 22–24.
18. Дулин, М. В. Печеночники Полярного Урала / М. В. Дулин // Бриология: традиции и современность: материалы Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения З. Н. Смирновой и 110-летию со дня рождения К. И. Ладыженской (11–15 октября 2010 г., Санкт-Петербург). – СПб., 2010. – С. 56–59.
19. Дулин, М. В. Печеночники окрестностей г. Воркута (Республика Коми) / М. В. Дулин // Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана: доклады II Всероссийской научной конференции (Сыктывкар, Россия, 3–7 июня 2013 г.). – Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2013. – С. 177–184.
20. Duda, J. Bryophytes growing on polygons in the Polar Urals. / J. Duda, I. Novotny // Proceedings of the sixth meeting of the Central and East European Bryological Working Group (CEBWG). – Pruhonice, 1989. – P. 139–148.
21. Novotný, I. *Lophozia (Protolophozia) debiliformis* Schust. & Damsh. (*Hepaticae*) in the Polar Ural Mountains / I. Novotny, L. Klimeš // Acta Mus. Moraviae, Sci. nat. – 1991. – № 76. – P. 281–282.
22. Железнова, Г. В. Флора листостебельных мхов европейского Северо-Востока / Г. В. Железнова. – Л.: Наука, 1994. – 149 с.
23. Красная книга Республики Коми / под общ. ред. С. В. Дёгтевой; 3-е изд., официальное. – Сыктывкар: Коми республиканская типография, 2019. – 768 с.
24. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus / N. G. Hodgetts, L. Söderström, T. L. Blockeel [et al.] // Journal of Bryology. – 2020. – Vol. 42, № 1. – P. 1–116. – DOI: 10.1080/03736687.2019.1694329
25. Софронова, Е. В. Дополнение к флоре печеночников хребта Сунтар-Хаята (Восточная Якутия, Россия) / Е. В. Софронова // Новости систематики низших растений. – 2022. – Т. 56, вып. 1. – С. 181–196. – DOI: 10.31111/nsnr/2022.56.1.181
26. Редкие растения и лишайники в бассейне реки Унья (Северный Урал) / Л. В. Тетерюк, М. В. Дулин, Г. В. Железнова [и др.] // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2024. – № 1. – С. 98–113. – DOI: 10.17076/bg1836
27. Бардунов, Л. В. Древнейшие на суше / Л. В. Бардунов. – Новосибирск: Наука, 1984. – 159 с.

References

1. Yudin, Yu. P. Geobotanicheskoe rajonirovanie [Geobotanical zoning] / Yu. P. Yudin // Proizvoditel'nye sily Komi ASSR [Productive forces of the Komi ASSR]. – Moscow, Leningrad: Publishing House of the USSR Academy of Sciences, 1954. – P. 323–369.
2. Kompleksnyy zakaznik «Ochenyrd» [Complex Nature Reserve “Ochenyrd”] // Respublikanskij centr obespecheniya funkcionirovaniya osobo okhranyaemykh prirodnikh territorij i prirodnopol'zovaniya [Republican Support Centre for Nature Protected Areas and Environmental Management]. – URL: https://oopt.rkomi.ru/kompleksnyy_zakaznik_ochenyrd (date of access: 10.08.2025).

3. Rundqvist, N. A. Ural. Illyustrirovannaya kraevedcheskaya ehnciklopediya [Ural. Illustrated local history encyclopedia] / N. A. Rundqvist, O. V. Zadorina. – Ekaterinburg : Kvist, 2013. – 592 p.
4. Atlas Komi ASSR [Atlas of the Komi ASSR] / Resp. Ed. S. V. Kolesnik. – Moscow : GUGK [Main Directorate for Geodesy and Cartography], 1964. – 112 p.
5. Atlas pochv Respubliki Komi [Soil Atlas of the Komi Republic] / Eds.: G. V. Dobrovolsky, A. I. Taskaev, I. V. Zabojeva. – Syktyvkar : Komi Republican Printing House, 2010. – 356 p.
6. Atlas Respubliki Komi po klimatu i gidrologii [Atlas of the Komi Republic on Climate and Hydrology] / ed. A. I. Taskaev. – Moscow : Drofa, 1997. – 116 p.
7. Rastitel'nost' evropejskoj chasti SSSR [Vegetation in the European part of the USSR] / S. A. Gribova, T. I. Isachenko, E. M. Lavrenko [et al.]. – Leningrad : Nauka, 1980. – 429 p.
8. Geobotanicheskoe rajonirovanie Nechernozemya Evropejskoj chasti RSFSR [Geobotanical zoning of the non-black soil zone of the European part of the RSFSR] / Resp. Eds: V. D. Alexandrova, T. K. Yurkovskaya. – Leningrad : Nauka, 1989. – 64 p.
9. Pole, R. R. Materialy dlya poznaniya rastitelnosti severnoy Rossii. K flore mhov severnoy Rossii [Materials to learn about the vegetation of Northern Russia. To the flora of mosses of the North of Russia]: Proceedings of the Imperial Botanical Garden of Peter the Great; Vol. 33, Iss. 1 / R. R. Pole. – Petrograd, 1915. – 148 p.
10. Zinovyeva, L. A. K flore pechenochnyh mhov Polyarnogo i Severnogo Urala [On the flora of liverworts of the Polar and Northern Urals] / L. A. Zinovyeva // Uchenye zapiski Permskogo gosudarstvennogo universiteta [Scientific Notes of the Perm State University]. – 1973. – Vol. 263. – P. 14–37.
11. Kildyushevsky, I. D. K flore pechyonochnikov Komi ASSR [On the flora of liverworts of the Komi ASSR] / I. D. Kildyushevsky // Novosti sistematiki nizshih rastenij [Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium]. – 1975. – Vol. 12. – P. 301–306.
12. Zheleznova, G. V. Mohoobraznye [Mosses] / G. V. Zheleznova // Flora i fauna vodoemov evropejskogo Severa (na primere ozer Bol'shezemel'skoj tundry) [Flora and Fauna of Water Bodies in the European North (based on the example of the lakes of the Bolshzemelyanskaya tundra)]. – Leningrad : Nauka, 1978. – P. 26–161.
13. Zheleznova, G. V. Brioflora yugo-vostochnoj chasti Bol'shezemel'skoj tundry [The bryoflora of the south-eastern part of the Bolshzemelskaya tundra] / G. V. Zheleznova // Sporovye rasteniya tundrovyyh biogeocенозов [Spore Plants of Tundra Biogeocenoses]: Proceedings of the Komi Branch of the USSR Academy of Sciences; № 49. – Syktyvkar, 1982. – Vol. 49. – P. 95–108.
14. Zheleznova, G. V. K brioflore Polyarnogo Urala [To the bryoflora of the Polar Urals] / G. V. Zheleznova // Problemy briologii v SSSR [Problems of Bryology in the USSR]. – Leningrad : Nauka, 1989. – P. 105–113.
15. Vorkuta – gorod na ugle, gorod v Arktike [Vorkuta – a city on coal, a city in the Arctic] / ed. M. V. Getzen. – Syktyvkar, 2011. – 512 p.
16. Dulin, M. V. K flore pechenochnikov Respubliki Komi [On the flora of liverworts of the Komi Republic] / M. V. Dulin, N. A. Konstantinova, V. A. Bakalin // Botanicheskij zhurnal [Botanical Journal]. – 2003. – Vol. 88, № 3. – P. 45–52.
17. Dulin, M. V. Pechyonochniki lesnogo zakaznika «Enganepe» (Polyarnyj Ural, Respublika Komi) [Liverworts of the Forest Reserve “Yenganepé” (Polar Ural, Komi Republic)] / M. V. Dulin // Aktual'nye problemy biologii i ekologii [Current Issues in Biology and Ecology] : Proceedings of the XVII All-Russian Youth Scientific Conference (Syktyvkar, Komi Republic, Russia, April 5–9, 2010). – Syktyvkar, 2010. – P. 22–24.
18. Dulin, M. V. Pechyonochniki Polyarnogo Urala [Liverworts of the Polar Urals] / M. V. Dulin // Briologiya: tradicii i sovremennost' [Bryology: Traditions and Modernity] : Proceedings of the International Conference dedicated to the 100th anniversary of Z. N. Smirnova and the 110th anniversary of K. I. Ladyzhenskaya (October 11–15, 2010, Saint-Petersburg)]. – Saint-Petersburg, 2010. – P. 56–59.
19. Dulin, M. V. Pechenochniki okrestnostej g. Vorkuta (Respublika Komi) [Liverworts of the region around Vorkuta (Komi Republic)] / M. V. Dulin // Bioraznoobrazie ekosistem Krajnego Severa: inventarizaciya, monitoring, okhrana [Biodiversity of the Far North Ecosystems: Inventory, Monitoring, and Protection] : Reports of the II All-Russian Scientific Conference (Syktyvkar, Russia, June 3–7, 2013)]. – Syktyvkar, 2013. – P. 177–184.
20. Duda, J. Bryophytes growing on polygons in the Polar Urals. / J. Duda, I. Novotny // Proceedings of the sixth meeting of the Central and East European Bryological Working Group (CEBWG). – Pruhonice, 1989. – P. 139–148.
21. Novotný, I. *Lophozia (Protolophozia) debiliformis* Schust. & Damsh. (*Hepaticae*) in the Polar Ural Mountains / I. Novotny, L. Klimeš // Acta Mus. Moraviae, Sci. nat. – 1991. – № 76. – P. 281–282.
22. Zheleznova, G. V. Flora listostebel'nykh mkhov evropejskogo Severo-Vostoka [Flora of leafy mosses in the European North-East] / G. V. Zheleznova. – Leningrad : Nauka, 1994. – 149 p.
23. Krasnaya kniga Respubliki Komi [Red Data Book of the Komi Republic] / ed. S. V. Degteva. – Syktyvkar, 2019. – 768 p.
24. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus / N. G. Hodgetts, L. Söderström, T. L. Blockeel [et al.] // Journal of Bryology. – 2020. – Vol. 42, № 1. – P. 1–116. – DOI: 10.1080/03736687.2019.1694329
25. Sofronova, E. V. Dopolnenie k flore pechenochnikov hrebta Suntar-Hayata (Vostochnaya Yakutiya, Rossiya) [Additions to the liverwort flora of the Suntar-Khayata Range (Eastern Yakutia, Russia)] / E. V. Sofronova // Novosti sistematiki nizshih rastenij [Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium]. – 2022. – Vol. 56, № 1. – P. 181–196. – DOI: 10.31111/nsnr/2022.56.1.181
26. Redkie rasteniya i lishajniki v bassejne reki Un'ya (Severnyj Ural) [Rare plants and lichens in the Unya River basin (Northern Urals)] / L. V. Teteryuk, M. V. Dulin, G. V. Zheleznova [et al.] // Proceedings of the Karelian Science Centre of the Russian Academy of Sciences. – 2024. – № 1. – P. 98–113. – DOI: 10.17076/bg1836
27. Bardunov, L. V. Drevnejšie na sushe [The earliest on land] / L. V. Bardunov. – Novosibirsk : Nauka, 1984. – 159 p.

Благодарность (госзадание)

Исследование выполнено в рамках бюджетной темы НИР «Выявление и инвентаризация ключевых биотопов растений и грибов на европейском северо-востоке России» (№ 125021902460-2).

Авторы признательны Т. А. Мыльниковой за помощь в создании карто-схемы.

Acknowledgements (state task)

This article was prepared in frames of the research topic "Vyyavlenie i inventarizaciya klyuchevykh biotopov rastenij i gribov na evropejskom severo-vostoke Rossii [Identification and inventory of key biotopes of plants and fungi in the European north-east of Russia]" (state registration number 125021902460-2).

The authors are grateful to T. A. Mylnikova for assistance in creating the sketch-map.

Информация об авторах:

Дулин Михаил Владимирович – кандидат биологических наук, научный сотрудник отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 34976549000, <https://orcid.org/0000-0003-0237-421X> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: dulin@ib.komisc.ru).

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

Шубина Татьяна Павловна – кандидат биологических наук, научный сотрудник отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 57210815437, <https://orcid.org/0000-0003-2215-4724> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: tshubina@ib.komisc.ru).

About the authors:

Mikhail V. Dulin – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Department of Flora and Vegetation of the North, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 34976549000, <https://orcid.org/0000-0003-0237-421X> (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar 167982, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: dulin@ib.komisc.ru).

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

Tatyana P. Shubina – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Department of Flora and Vegetation of the North, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 57210815437, <https://orcid.org/0000-0003-2215-4724> (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar 167982, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: tshubina@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

Дулин, М. В. Мохообразные комплексного заказника «Оченырда» (Полярный Урал, Республика Коми, Россия) / М. В. Дулин, Г. В. Железнова, Т. П. Шубина // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2025. – № 7 (83). – С. 73–84.

For citation:

Dulin, M. V. Mohoobraznye kompleksnogo zakaznika «Ochenyrd» (Polyarnyj Ural, Respublika Komi, Rossiya) [Bryophytes of the Complex Reserve "Ochenyrd" (Polar Urals, Komi Republic, Russia)] / M. V. Dulin, G. V. Zheleznova, T. P. Shubina // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2025. – № 7 (83). – P. 73–84.

Дата поступления статьи: 05.09.2025

Прошла рецензирование: 16.09.2025

Принято решение о публикации: 17.09.2025

Received: 05.09.2025

Reviewed: 16.09.2025

Accepted: 17.09.2025

Первые сведения о грибах Федерального заказника «Параськины озера» (Республика Коми)

М. А. Паламарчук, Д. В. Кириллов

Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар
palamarchuk@ib.komisc.ru
kirdimka@mail.ru

Аннотация

Получены первые сведения о микобиоте Федерального заказника «Параськины озера». На территории резервата выявлено 88 видов макромицетов. Отмечены новые местонахождения пяти редких видов грибов, включенных в Красную книгу Республики Коми: *Craterellus cornucopioides*, *Fomitopsis officinalis*, *Microstoma protractum*, *Pluteus umbrosus*, *Trichoderma nybergianum*. Впервые для Республики Коми приводится *Albatrellopsis confluens*.

Ключевые слова:

агарикоидные базидиомицеты, афиллофороидные базидиомицеты, аскомицеты, микобиота

Введение

Особо охраняемые природные территории (ООПТ) являются основным инструментом сохранения биоразнообразия [1, 2]. Республика Коми на сегодняшний день располагает одной из наиболее разветвленных сетей ООПТ среди других субъектов Российской Федерации, входящих в состав Северо-Западного федерального округа. В регионе функционируют четыре ООПТ федерального значения – Печоро-Илычский государственный природный заповедник, национальный парк «Югыд ва», национальный парк «Койгородский» и Федеральный заказник «Параськины озера», а также 228 резерватов регионального значения [3]. Для трех ООПТ федерального значения (Печоро-Илычский заповедник, национальный парк «Югыд ва», национальный парк «Койгородский») имеются сведения о разнообразии грибов [4–6], тогда как на территории Федерального заказника «Параськины озера» ранее подобные исследования не проводились.

Федеральный заказник «Параськины озера» создан в 2021 г. в 55 км на юго-запад от г. Ухты, в бассейне р. Ухты и его правого притока р. Тобысь (Республика Коми). Его площадь составляет 17,11 тыс. га. Территория заказника расположена на юго-западном склоне Южного Тимана и характеризуется специфическим рельефом, геологическим строением, развитием карста и, как следствие, своеобразными наземными и водными экосистемами.

The first data about fungi of the Federal Reserve "Paraskiny Lakes" (Komi Republic)

M. A. Palamarchuk, D. V. Kirillov

Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the
Russian Academy of Sciences,
Syktyvkar
palamarchuk@ib.komisc.ru
kirdimka@mail.ru

Abstract

The authors have obtained the first data on the mycobiota of the Federal Reserve "Paraskiny Lakes". The territory of the reserve has been identified for 88 species of macromycetes. New locations for five rare species of fungi, which are included in the Red Data Book of the Komi Republic, as *Craterellus cornucopioides*, *Fomitopsis officinalis*, *Microstoma protractum*, *Pluteus umbrosus*, *Trichoderma nybergianum* have been discovered. *Albatrellopsis confluens* is reported for the Komi Republic for the first time.

Keywords:

agaricoid basidiomycetes, aphyllorphoroid basidiomycetes, ascomycetes, mycobiota

Целенаправленное изучение разнообразия наземных и водных экосистем Федерального заказника «Параськины озера» проводили в 2020 и 2022 гг. По результатам этой работы опубликован девятый выпуск серии «Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми» [7]. В книге обобщены данные о растительности, почвах, флоре, лишайнобиоте, фауне наземных и водных экосистем заказника. Флора заказника включает 333 вида сосудистых растений, 134 вида листостебельных мхов и 257 видов лишайников [там же]. До проведения настоящих микологических исследований единственной официально подтвержденной находкой из грибов было указание *Microstoma protractum* (Fr.) Kanouse в Красной книге Республики Коми [8]. Кроме того, ранее были обнародованы сведения о находках *Cortinarius agathosmus* Brandrud, H. Lindstr. et Melot, *C. vibratilis* (Fr.) Fr. и *Leccinum vulpinum* Watling как видов, новых для территории Республики Коми [9].

Материалы и методы

С 31 июля по 3 августа 2023 г. на территории Федерального заказника «Параськины озера» проведены исследования по выявлению видового разнообразия грибов. В работе использован общепринятый в микологии марш-

рутный метод исследования биоценозов. Данные о находках легко определяемых в природе видов фиксировали в полевом дневнике. Собранный материал гербаризовали согласно стандартной методике [10, 11]. Также учтены отдельные сборы Д. В. Кириллова, выполненные на территории заказника в предыдущие годы.

Согласно ботанико-географическому районированию, территория заказника расположена в полосе экотона средней и северной тайги Кольско-Печорской подпровинции Североевропейской таежной провинции Евразийской таежной (хвойно-лесной) области [12]. В растительном покрове преобладают леса, встречаются небольшие по площади участки болот переходного, реже – верхового и низинного типов. К долинам рек приурочены луга и заросли кустарников. Доминируют сосновые леса, преимущественно средневозрастные, лишайникового, лишайниково-зеленомошного и зеленомошного типов. По окраинам болот встречаются сосняки кустарничково-сфагновые и травяно-сфагновые. Лиственные леса занимают около 10 % территории и представлены преимущественно березняками, реже – осиновыми древостоями. Они имеют вторичную природу, сформировались на месте еловых и сосновых лесов на участках, ранее затронутых хозяйственной деятельностью, пройденных пожарами. Темнохвойные леса не занимают больших площадей, встречаются в долинах рек и мезопонижениях на водоразделах. На плакорах распространены ельники зеленомошные, в долинах рек и ручьев – ельники травяные [7].

Макроскопические характеристики плодовых тел грибов описывали в полевых условиях, а идентификацию собранного материала осуществляли в отделе флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН). Микроструктуры изучали с использованием микроскопа Olympus CX43 (Olympus, Япония) с цифровой камерой Moticam S12 и стандартного набора реактивов (5%-ный раствор KOH, реактив Мельцера). Изученные образцы хранятся в коллекции грибов гербария Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO). Номенклатура и сокращения авторов таксонов грибов приведены в соответствии с рекомендациями международного таксономического ресурса Index Fungorum [13].

Результаты и их обсуждение

В результате проведенных исследований получены первые сведения о микобиоте Федерального заказника «Параськины озера». Ниже приведен аннотированный список грибов, отмеченных на территории резервата. В аннотации к каждому виду указаны местонахождение, местообитание, субстрат, дата сбора, номер в гербарии Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (SYKO), трофическая группа. Знаком «!» обозначены виды, включенные в Красную книгу Республики Коми [8]. Для обозначения трофических групп приняты следующие сокращения: Fd – сапротрофы на опаде, Hu – гумусовые сапротрофы, Le – ксилотрофы (дереворазрушающие грибы), M – сапротрофы на мхах (бриотрофы), Mm – сапротрофы на плодовых телах макромицетов (микотрофы), Mr – микоризообразо-

ватели (предполагаемые эктомикоризные фитобионты: Б – береза, Е – ель, Ив – ива, Л – лиственница, Лист – лиственные виды деревьев и кустарников, Ол – ольха, Ос – осина, С – сосна, Хв – хвойные виды деревьев), Р – паразиты, St – сапротрофы на подстилке.

Список видов грибов Федерального заказника «Параськины озера»

Отдел Аскомицеты – *Ascomycota*

Порядок *Helotiales*

Семейство *Cudoniaceae*

Cudonia confusa Bres. – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34518° с. ш., 52.89257° в. д., ельник чернично-зеленомошный, на подстилке, 01.08.2023, SYKO F-4517. – St.

Spathularia flavida Pers. – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34518° с. ш., 52.89257° в. д., ельник чернично-зеленомошный, на подстилке, 01.08.2023, SYKO F-4516. – St.

Порядок *Hypocreales*

Семейство *Hypocreaceae*

Trichoderma nybergianum (T. Ulvinen et H. L. Chamb.) Jaklitsch et Voglmayr – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34365° с. ш., 52.89350° в. д., березово-еловый лес травяно-кустарничково-зеленомошный, на подстилке, 01.08.2023, SYKO F-4433. – St.

Порядок *Pezizales*

Семейство *Otideaceae*

Otidea cantharella (Fr.) Quél. – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34518° с. ш., 52.89257° в. д., ельник чернично-зеленомошный, на подстилке, 01.08.2023, SYKO F-4518. – Mr.

Семейство *Sarcoscyphaceae*

Microstoma protractum (Fr.) Kanouse – бассейн р. Тобысь, у озера Большое Параськино, 63.335972° с. ш., 52.937031° в. д., сосняк с примесью лиственницы зеленомошный, на хвойном опаде, 02.06.2011, SYKO F-2704. – St.

Отдел Базидиомицеты – *Basidiomycota*

Порядок *Agaricales*

Семейство *Agaricaceae*

Lepiota cristata (Bolton) P. Kumm. – бассейн р. Ухты, около горелого моста, 63.43203° с. ш., 52.97013° в. д., ольховник с ивой и черемухой по берегу реки, на почве, 03.08.2023, SYKO F-4465. – Hu.

L. magnispora Murrill – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34212° с. ш., 52.89156° в. д., березняк разнотравный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4483. – Hu.

Семейство *Amanitaceae*

Amanita muscaria (L.) Lam. – бассейн р. Тобысь, 63.350013° с. ш., 52.912198° в. д., сосняк чернично-зеленомошный, на почве, 02.08.2023, SYKO F-4462. – Mr: Хв, Лист.

Семейство *Bolbitiaceae*

Pholiotina vexans (P.D. Orton) Bon – бассейн р. Ухты, около горелого моста, 63.43203° с. ш., 52.97013° в. д., бечевник, заросший травой, на почве, 03.08.2023, SYKO F-4463. – Hu.

Семейство *Clitocybaceae*

Clitocybe fragrans (With.) P. Kumm. – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34518° с. ш., 52.89254° в. д., сосняк

с елью и березой чернично-зеленомошный, на подстилке, 01.08.2023, SYKO F-4493. – St.

Collybia cirrhata (Pers.) Quél. – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34366° с. ш., 52.89476° в. д., сосняк чернично-зеленомошный, на плодовых телах гнилых макромицетов, 01.08.2023, SYKO F-4424. – Mm.

Семейство *Cortinariaceae*

Cortinarius armillatus (Fr.) Fr. – бассейн р. Тобысь, 63.36449° с. ш., 52.92024° в. д., сосняк лишайниковый, на почве, 31.07.2023, SYKO F-4498; там же, северные воронки, 63.34518° с. ш., 52.89257° в. д., ельник чернично-зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4497. – Mr: Б.

C. caperatus (Pers.) Fr. – бассейн р. Тобысь, 63.36617° с. ш., 52.92425° в. д., сосняк зеленомошный, на почве, 31.07.2023, SYKO F-4452. – Mr: Хв, Лист.

C. croceus (Schaeff.) Gray – бассейн р. Тобысь, 63.36449° с. ш., 52.92024° в. д., сосняк лишайниковый, на почве, 31.07.2023, SYKO F-4472; там же, северные воронки, 63.34268° с. ш., 52.89293° в. д., сосняк зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4471. – Mr: Хв, Лист.

C. gossypinus H. Lindstr. – бассейн р. Ухта, около горелого моста, 63.43203° с. ш., 52.97013° в. д., ольховник с ивой и черемухой по берегу реки, на почве, 03.08.2023, SYKO F-4473. – Mr: Ив.

C. laniger Fr. – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34212° с. ш., 52.89156° в. д., ельник чернично-зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4479 (образец ранее был ошибочно определен и опубликован как *C. agathosmus* Brandrud, H. Lindstr. et Melot [9]). – Mr: Е.

C. malicorius Fr. – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34212° с. ш., 52.89156° в. д., ельник чернично-зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4480. – Mr: Е, Ол.

C. mucosus (Bull.) J. Kickx – бассейн р. Тобысь, 63.36449° с. ш., 52.92024° в. д., сосняк лишайниковый, на почве, 31.07.2023, SYKO F-4438; там же, северные воронки, 63.34268° с. ш., 52.89293° в. д., сосняк зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4494. – Mr: С.

C. pholideus (Lilj.) Fr. – северные воронки, 63.34248° с. ш., 52.88558° в. д., смешанный (ель, сосна, лиственница, береза, осина) лес чернично-зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4428. – Mr: Б.

C. semisanguineus (Fr.) Gillet – бассейн р. Тобысь, южные воронки, 63.33241° с. ш., 52.91557° в. д., смешанный (ель, сосна, лиственница, береза, осина) лес чернично-зеленомошный, на почве, 02.08.2023, SYKO F-4458. – Mr: С.

C. trivialis J. E. Lange – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34248° с. ш., 52.88558° в. д., смешанный (ель, сосна, лиственница, береза, осина) лес чернично-зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4495; там же, южные воронки, 63.32891° с. ш., 52.90938° в. д., сосняк с лиственницей, березой и осинкой чернично-зеленомошный, на почве, 02.08.2023, SYKO F-4496. – Mr: Лист.

Thaxterogaster vibratilis (Fr.) Niskanen et Liimat. (= *Cortinarius vibratilis* (Fr.) Fr.) – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34518° с. ш., 52.89257° в. д., ельник чернично-зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4478 [9]. – Mr: Е, С.

Семейство *Hydnangiaceae*

Laccaria proxima (Boud.) Pat. – бассейн р. Тобысь, 63.34268° с. ш., 52.89293° в. д., смешанный (ель, береза, сосна, лиственница) лес зеленомошный, на почве, 31.07.2023, SYKO F-4481. – Mr: Хв, Лист.

Семейство *Hygrophoraceae*

Ampulloclitocybe clavipes (Pers.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys – бассейн р. Тобысь, 63.36696° с. ш., 52.92560° в. д., ельник морошково-сфагновый по краю болота, на подстилке, 31.07.2023, SYKO F-4457. – St.

Hygrocybe conica (Schaeff.) P. Kumm. – бассейн р. Тобысь, южные воронки, 63.32983° с. ш., 52.90476° в. д., смешанный (ель, осина, береза) лес разнотравный, на почве, 02.08.2023, SYKO F-4459. – Ну.

Семейство *Hymenogastraceae*

Gymnopilus sapineus (Fr.) Murrill – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34248° с. ш., 52.88558° в. д., смешанный (ель, сосна, лиственница, береза, осина) лес чернично-зеленомошный, на валеже ели, 01.08.2023, SYKO F-4502. – Le.

Семейство *Inocybaceae*

Inocybe dulcamara (Pers.) P. Kumm. – бассейн р. Ухты, около горелого моста, 63.43424° с. ш., 52.97336° в. д., ивняк разнотравный, на почве, 03.08.2023, SYKO F-4476. – Mr: Хв, Лист.

I. lanuginosa (Bull.) Kalchbr. – бассейн р. Тобысь, 63.36762° с. ш., 52.92709° в. д., болото, на почве, 31.07.2023, SYKO F-4501. – Mr: Хв, Лист.

Семейство *Lyophyllaceae*

Lyophyllum decastes (Fr.) Singer – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.33946° с. ш., 52.88895° в. д., смешанный лес чернично-зеленомошный, на почве, большой группой, срастаясь основаниями ножек, 01.08.2023, SYKO F-4474; там же, 63.34054° с. ш., 52.88401° в. д., сосняк зеленомошный, старая лесная дорога, на почве, большой группой, срастаясь основаниями ножек, 01.08.2023, SYKO F-4475. – Ну.

Семейство *Mycenaceae*

Mycena haematopus (Pers.) P. Kumm. – бассейн р. Ухты, около горелого моста, 63.43424° с. ш., 52.97336° в. д., ольховник, на гнилой древесине, 03.08.2023, SYKO F-4499. – Le.

M. pura (Pers.) P. Kumm. – бассейн р. Тобысь, южные воронки, 63.33241° с. ш., 52.91557° в. д., смешанный (ель, сосна, лиственница, береза, осина) лес чернично-зеленомошный, на подстилке, 02.08.2023, SYKO F-4441. – St.

Семейство *Omphalotaceae*

Gymnopus androsaceus (L.) Della Magg. et Trassin. – бассейн р. Тобысь, 63.36696° с. ш., 52.92560° в. д., ельник разнотравно-сфагновый по краю болота, на хвое, 31.07.2023, SYKO F-4455. – Fd, St.

G. aquosus (Bull.) Antonín et Noordel. – бассейн р. Тобысь, 63.36696° с. ш., 52.92560° в. д., ельник морошково-сфагновый, по краю болота, на подстилке, 31.07.2023, SYKO F-4482. – St.

Семейство *Pluteaceae*

Pluteus leoninus (Schaeff.) P. Kumm. – бассейн р. Тобысь, 63.35999° с. ш., 52.91316° в. д., березняк разнотрав-

ный, на валеже, 31.07.2023, SYKO F-4503; там же, южные воронки, 63.33241° с. ш., 52.91557° в. д., смешанный лес травяно-чернично-зеленомошный, на гнилой древесине, погруженной в подстилку, 02.08.2023, SYKO F-4506. – Le.

P. leucoborealis Justo, E. F. Malysheva, Bulyonk. et Minnis – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34212° с.ш., 52.89156° в. д., березняк разнотравный, на валеже березы, 01.08.2023, SYKO F-4507. – Le.

P. podospileus Sacc. et Cub. – бассейн р. Тобысь, южные воронки, 63.33241° с. ш., 52.91557° в. д., смешанный лес травяно-чернично-зеленомошный, на валеже, 02.08.2023, SYKO F-4505; бассейн р. Ухта, около горелого моста, 63.43424° с. ш., 52.97336° в. д., ольховник разнотравный, на гнилой древесине, 03.08.2023, SYKO F-4504; там же, ивняк разнотравный, на валеже березы, 03.08.2023, SYKO F-4508. – Le, Ну.

P. semibulbosus (Lasch) Quél. – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34248° с. ш., 52.88558° в. д., смешанный (ель, сосна, лиственница, береза, осина) лес чернично-зеленомошный, на валеже березы, 01.08.2023, SYKO F-4509. – Le.

P. umbrosus (Pers.) P. Kumm. – бассейн р. Ухты, около горелого моста, 63.43200° с. ш., 52.97080° в. д., ивняк травяной в долине ручья, на валеже березы, 03.08.2023, SYKO F-4432. – Le.

Семейство *Squamanitaceae*

Cystoderma amianthinum (Scop.) Fayod – бассейн р. Тобысь, южные воронки, 63.32891° с. ш., 52.90938° в. д., сосняк чернично-зеленомошный, на подстилке, 02.08.2023, SYKO F-4468. – St.

Семейство *Strophariaceae*

Bogbodia uda (Pers.) Redhead – бассейн р. Тобысь, 63.36762° с. ш., 52.92709° в. д., болото, на мхах, 31.07.2023, SYKO F-4484. – М, Ну.

Hebeloma pusillum J. E. Lange – бассейн р. Ухта, около горелого моста, 63.43203° с. ш., 52.97013° в. д., ольховник с ивой и черемухой по берегу реки, на почве, 03.08.2023, SYKO F-4464. – Mr: Ив.

Hypholoma myosotis (Fr.) M. Lange – бассейн р. Тобысь, 63.36762° с. ш., 52.92709° в. д., болото, среди сфагнума, 31.07.2023, SYKO F-4485. – М, Ну.

Kuehneromyces mutabilis (Schaeff.) Singer et A. H. Sm. – бассейн р. Тобысь, 63.34268° с. ш., 52.89293° в. д., смешанный лес, на гнилой древесине, 31.07.2023, SYKO F-4429. – Le.

Pholiota flammans (Batsch) P. Kumm. – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34610° с. ш., 52.90530° в. д., сосняк чернично-зеленомошный, на гнилой древесине, 01.08.2023, SYKO F-4435. – Le.

Pyrrhulomyces astragalinus (Fr.) E. J. Tian et Matheny (= *Pholiota astragalina* (Fr.) Singer). – бассейн р. Тобысь, южные воронки, 63.32983° с. ш., 52.90476° в. д., смешанный (береза, осина, ель) лес разнотравный, на гнилой древесине, погруженной в подстилку, 02.08.2023, SYKO F-4467. – Le.

Семейство *Tricholomataceae*

Tricholoma frondosae Kalamees et Shchukin – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.33946° с. ш., 52.88895° в. д., смешанный (ель, сосна, лиственница, береза, осина) лес

чернично-зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4431. – Mr: Ос.

T. inamoenum (Fr.) Gillet – бассейн р. Тобысь, 63.36696° с. ш., 52.92560° в. д., ельник морошково-сфагновый по краю болота, на почве, 31.07.2023, SYKO F-4437. – Mr: Е.

T. portentosum (Fr.) Quél. – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.340515° с. ш., 52.884008° в. д., сосняк зеленомошный, старая лесная дорога, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4500. – Mr: Хв, Лист.

Семейство *Tubariaceae*

Flammulaster limulatus (Fr.) Watling – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34212° с. ш., 52.89156° в. д., березняк травяной, на гнилой древесине, 01.08.2023, SYKO F-4469. – Le.

Agaricales incertae sedis

Cystodermella granulosa (Batsch) Harmaja – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34518° с. ш., 52.89257° в. д., ельник чернично-зеленомошный, на подстилке, 01.08.2023, SYKO F-4466. – St.

Infundibulicybe gibba (Pers.) Harmaja – северные воронки, 63.34268° с. ш., 52.89293° в. д., сосняк бруснично-зеленомошный, на подстилке, 01.08.2023, SYKO F-4423. – St.

Tricholomopsis decora (Fr.) Singer – бассейн р. Тобысь, южные воронки, 63.32983° с. ш., 52.90476° в. д., смешанный (ель, сосна, лиственница, береза, осина) лес разнотравный, на валеже, 02.08.2023, SYKO F-4443. – Le.

Порядок *Boletales*

Семейство *Boletaceae*

Boletus paluster Peck – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34248° с. ш., 52.88558° в. д., смешанный (ель, сосна, лиственница, береза, осина) лес чернично-зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4450. – Mr: Л.

Leccinum holopus (Rostk.) Watling – бассейн р. Тобысь, 63.36762° с. ш., 52.92709° в. д., болото, на почве, 31.07.2023, SYKO F-4492. – Mr: Б.

L. schistophilum Bon – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34248° с. ш., 52.88558° в. д., смешанный (ель, сосна, лиственница, береза, осина) лес чернично-зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4490. – Mr: Б.

L. versipelle (Fr. et Hök) Snell – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34518° с. ш., 52.89257° в. д., ельник с березой чернично-зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4491. – Mr: Б.

L. vulpinum Watling – бассейн р. Тобысь, 63.36449° с. ш., 52.92024° в. д., сосняк лишайниковый, на почве, 31.07.2023, SYKO F-4489 [9]. – Mr: С.

Xerocomus ferrugineus (Schaeff.) Alessio – бассейн р. Тобысь, южные воронки, 63.32891° с. ш., 52.90938° в. д., сосняк чернично-зеленомошный, на почве, 02.08.2023, SYKO F-4442. – Mr: Хв, Лист.

Семейство *Gomphidiaceae*

Gomphidius glutinosus (Schaeff.) Fr. – северные воронки, 63.34518° с. ш., 52.89257° в. д., ельник чернично-зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4425. – Mr: Е.

Семейство *Suillaceae*

Boletinus cavipes (Klotzsch) Kalchbr. – бассейн р. Тобысь, 63.35001° с. ш., 52.91219° в. д., сосняк с лиственни-

цей чернично-зеленомошный, на почве, 02.08.2023, SYKO F-4461. – Mr: Л.

Suillus clintonianus (Peck) Kuntze – бассейн р. Тобысь, 63.34268° с. ш., 52.89293° в. д., смешанный (ель, сосна, лиственница, береза, осина) лес чернично-зеленомошный, на почве, 31.07.2023, SYKO F-4445. – Mr: Л.

S. grevillei (Klotzsch) Singer – бассейн р. Тобысь, 63.34248° с. ш., 52.88558° в. д., смешанный (ель, сосна, лиственница, береза, осина) лес чернично-зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4448. – Mr: Л.

S. luteus (L.) Roussel – северные воронки, 63.34680° с. ш., 52.90786° в. д., сосняк чернично-зеленомошный, на старой лесной дороге, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4427. – Mr: С.

S. variegatus (Sw.) Richon et Roze – бассейн р. Тобысь, 63.36751° с. ш., 52.92828° в. д., болото с сосной и березой, на почве, 31.07.2023, SYKO F-4454. – Mr: С.

S. viscidus (L.) Roussel – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34248° с. ш., 52.88558° в. д., смешанный (ель, сосна, лиственница, береза, осина) лес чернично-зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4449. – Mr: Л.

Семейство *Tapinellaceae*

Tapinella atrotomentosa (Batsch) Šutara – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34268° с. ш., 52.89293° в. д., сосняк зеленомошный, на гнилой древесине, погруженной в подстилку, 01.08.2023, SYKO F-4460. – Le.

Порядок *Cantharellales*

Семейство *Hydnaceae*

Cantharellus cibarius Fr. – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.33946° с. ш., 52.88895° в. д., смешанный (ель, сосна, лиственница, береза, осина) лес чернично-зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4513. – Mr.

Craterellus cornucopioides (L.) Pers. – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34268° с. ш., 52.89293° в. д., ельник травяно-зеленомошный по краю воронки, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4512. – Mr.

Hydnum repandum L. – бассейн р. Тобысь, южные воронки, 63.32891° с. ш., 52.90938° в. д., сосняк чернично-зеленомошный, на почве, 02.08.2023, SYKO F-4511. – Mr.

Порядок *Hymenochaetales*

Семейство *Rickenellaceae*

Rickenella swartzii (Fr.) Kuiper – бассейн р. Тобысь, 63.36696° с. ш., 52.92560° в. д., ельник разнотравно-сфагновый по краю болота, среди мхов, 31.07.2023, SYKO F-4456. – P.

Порядок *Polyporales*

Семейство *Fomitopsidaceae*

Fomitopsis officinalis (Vill.) Bondartsev et Singer – бассейн р. Тобысь, Тобысьское лесничество, кв. 145, 63.33407° с. ш., 52.90871° в. д., сосняк зеленомошный, облепленный край воронки, на старой обломленной лиственнице, 03.07.2020; там же, 02.08.2023. – Le.

Семейство *Panaceae*

Panus conchatus (Bull.) Fr. – бассейн р. Тобысь, южные воронки, 63.32891° с. ш., 52.90938° в. д., сосняк чернично-зеленомошный, на валеже березы, 02.08.2023, SYKO F-4510. – Le.

Порядок *Russulales*

Семейство *Albatrellaceae*

Albatrellopsis confluens (Alb. et Schwein.) Teixeira (= *Albatrellus confluens* (Alb. et Schwein.) Kotl. et Pouzar) – бассейн р. Тобысь, южные воронки, 63.32891° с. ш., 52.90938° в. д., сосняк чернично-зеленомошный, на почве, 02.08.2023, SYKO F-4515. – Mr.

Albatrellus ovinus (Schaeff.) Kotl. et Pouzar – бассейн р. Тобысь, южные воронки, 63.32891° с. ш., 52.90938° в. д., сосняк чернично-зеленомошный, на почве, 02.08.2023, SYKO F-4514. – Mr.

Семейство *Russulaceae*

Lactarius fuliginosus (Fr.) Fr. – бассейн р. Тобысь, 63.35998° с. ш., 52.91360° в. д., березняк разнотравный по берегу р. Тобысь, на почве, 31.07.2023, SYKO F-4451. – Mr: Лист.

L. glyciosmus (Fr.) Fr. – бассейн р. Тобысь, южные воронки, 63.33601° с. ш., 52.87619° в. д., смешанный лес, на почве, 02.08.2023, SYKO F-4487. – Mr: Б.

L. helvus (Fr.) Fr. – бассейн р. Тобысь, 63.34268° с. ш., 52.89293° в. д., смешанный (ель, сосна, лиственница, береза, осина) лес чернично-зеленомошный, на почве, 31.07.2023, SYKO F-4447. – Mr: Хв, Б.

L. mammosus Fr. – бассейн р. Тобысь, южные воронки, 63.33231° с. ш., 52.87971° в. д., сосняк чернично-зеленомошный, на почве, 02.08.2023, SYKO F-4486. – Mr: С, Б.

L. resimus (Fr.) Fr. – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.33946° с. ш., 52.88895° в. д., смешанный (ель, сосна, лиственница, береза, осина) лес чернично-зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4434. – Mr: Б, С.

L. rufus (Scop.) Fr. – бассейн р. Тобысь, 63.36449° с. ш., 52.92024° в. д., сосняк лишайниковый, на почве, 31.07.2023, SYKO F-4436. – Mr: Хв, Лист.

L. spinosulus Quél. et Le Bret. – бассейн р. Тобысь, 63.35999° с. ш., 52.91316° в. д., березняк разнотравный, на почве, 31.07.2023, SYKO F-4488. – Mr: Лист.

L. torminosus (Schaeff.) Pers. – бассейн р. Тобысь, 63.35998° с. ш., 52.91360° в. д., березняк разнотравный, на почве, 31.07.2023, SYKO F-4453. – Mr: Б.

L. trivialis (Fr.) Fr. – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34248° с. ш., 52.88558° в. д., смешанный (ель, сосна, лиственница, береза, осина) лес чернично-зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4430. – Mr: Б, Е.

L. uvidus (Fr.) Fr. – бассейн р. Тобысь, 63.36696° с. ш., 52.92560° в. д., ельник морошково-сфагновый по краю болота, на почве, 31.07.2023, SYKO F-4439. – Mr: Б, Ив, Е.

L. vietus (Fr.) Fr. – бассейн р. Тобысь, 63.36754° с. ш., 52.92741° в. д., окраина болота с сосной и березой, на почве, 31.07.2023, SYKO F-4446; там же, северные воронки, 63.34212° с. ш., 52.89156° в. д., ельник чернично-зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4470. – Mr: Б.

Russula claroflava Grove – бассейн р. Тобысь, 63.36696° с. ш., 52.92560° в. д., ельник морошково-сфагновый по краю болота, на почве, 31.07.2023, SYKO F-4444. – Mr: Б.

R. decolorans (Fr.) Fr. – бассейн р. Тобысь, 63.33241° с. ш., 52.91557° в. д., смешанный (ель, сосна, лиственница,

береза, осина) лес чернично-зеленомошный, на почве, 02.07.2023, SYKO F-4440. – Mr: Б, С.

R. foetens Pers. – бассейн р. Тобысь, северные воронки, 63.34268° с. ш., 52.89293° в. д., сосняк зеленомошный, на почве, 01.08.2023, SYKO F-4426. – Mr: Лист, Хв.

На территории Федерального заказника «Параськины озера» выявлено 88 видов грибов, относящихся к 2 отделам, 9 порядкам, 31 семейству и 49 родам, из них 77 видов – агарикоидные базидиомицеты, 6 – афиллофороидные базидиомицеты и 5 видов из отдела аскомицеты. *Albatrellopsis confluens* отмечен впервые для территории Республики Коми. Этот вид встречается в России не часто, ближайшее известное местонахождение в Архангельской области [14]. *Cortinarius agathosmus* был указан ошибочно для заказника [9], образец вида был переопределен как *C. laniger*.

Большинство обнаруженных видов относится к порядку Agaricales (47 видов). Ведущими семействами являются *Russulaceae* (14), *Cortinariaceae* (11), *Boletaceae*, *Strophariaceae*, *Suillaceae* (по 6), *Pluteaceae* (5 видов). Ведущие рода – *Lactarius* (12), *Cortinarius* (11), *Suillus* (5 видов). Спектр ведущих семейств и родов характерен для бореальных микобиот.

Кроме обычных и широко распространенных видов, типичных для хвойных лесов бореальной зоны (*Amanita muscaria*, *Cortinarius armillatus*, *C. caperatus*, *Lactarius rufus*, *L. trivialis*, *Russula decolorans*, *Suillus luteus* и др.), были отмечены новые местонахождения редких видов грибов. В Красную книгу Республики Коми (2019) включено 5 видов, выявленных на территории резервата: *Craterellus cornucopioides*, *Fomitopsis officinalis*, *Microstoma protractum*, *Pluteus umbrosus*, *Trichoderma nybergianum*. Все они имеют третью категорию статуса редкости. Находка *Craterellus cornucopioides* на территории заказника – это самая северная точка местонахождения данного вида в Республике Коми, ранее вид был отмечен южнее (бассейны рек Лузы, Сысолы, Выми, Печоры) [8, 15]. В ходе исследований обнаружено три популяции *Craterellus cornucopioides*, с общей численностью в несколько десятков плодовых тел. Большинство находок *Pluteus umbrosus* ранее также сделаны в более южных районах Республики Коми [6, 8]. Популяция вида на территории заказника находится на северной границе его распространения. Два плодовых тела *Pluteus umbrosus* росли на валеже березы в ивняке разнотравном на берегу ручья. Основной ареал распространения *Fomitopsis officinalis* связан с ареалом распространения лиственницы. В сосновых и смешанных лесах заказника лиственница встречается довольно часто в качестве примеси, однако *Fomitopsis officinalis* был обнаружен только единожды. *Microstoma protractum* и *Trichoderma nybergianum* ранее были отмечены недалеко от территории заказника в окрестностях г. Сосногорска [8].

Эколого-трофический анализ выявленных видов показал преобладание на исследуемой территории грибов микоризообразователей (52 вида, или 55 % от общего числа видов), что характерно для бореальных лесов умеренной зоны. Это в основном представители семейств *Russulaceae* (14), *Cortinariaceae* (11), *Suillaceae*, *Boletaceae*

(по 6 видов). Широта специализации у разных симбиотрофных грибов различна. С двумя и более древесными породами микоризу способны образовывать 24 вида. Это такие виды, как *Amanita muscaria*, *Cortinarius caperatus*, *C. croceus*, *Inocybe lanuginosa*, *Laccaria proxima*, *Lactarius helvus*, *L. trivialis*, *Russula decolorans* и др. Специализированы в отношении симбионта 24 вида. Среди лиственных пород больше всего микоризообразователей отмечено для березы (9 видов): *Cortinarius armillatus*, *C. pholideus*, *Leccinum holopus*, *L. schistophilum*, *L. versipelle*, *Lactarius glycosmus*, *L. torminosus*, *L. vietus*, *Russula claroflava*. Среди хвойных пород больше всего облигатных симбиотрофов отмечено для лиственницы (5 видов): *Boletus paluster*, *Suillus cavipes*, *S. clintonianus*, *S. grevillei*, *S. viscidus*. Лиственница встречается на территории заказника довольно часто в сосновых и смешанных лесах в качестве примеси. Облигатными симбиотрофами сосны являются 4 вида: *Cortinarius mucosus*, *Leccinum vulpinum*, *Suillus luteus*, *S. variegatus*, ели – 3 вида (*Cortinarius laniger*, *Gomphidius glutinosus*, *Tricholoma inamoenum*).

Довольно велико разнообразие дереворазрушающих грибов (15 видов, 16 % от общего числа видов), что характерно для старовозрастных ненарушенных лесов. Наибольшим разнообразием характеризуется род *Pluteus* (5 видов).

На долю подстилочных сапротрофов приходится 13 видов (14 % от общего видового разнообразия), на долю гумусовых сапротрофов – 9 видов (10 % от общего числа видов). Остальные группы сапротрофов (сапротрофы на опаде, бриотрофы, микотрофы, паразиты) содержат 1–2 вида.

Проанализировано распределение выявленных видов по основным типам местообитаний. Больше всего видов отмечено в сосновых (28) и смешанных (27) лесах, наиболее широко распространенных в районе исследования. В еловых лесах заказника отмечено 19 видов. На болоте – всего 5.

Таким образом, получены первые сведения о разнообразии грибов на территории Федерального заказника «Параськины озера». Микобиота резервата насчитывает 88 видов макромицетов. Выявлены новые местонахождения 5 редких видов грибов, включенных в Красную книгу Республики Коми [8]: *Craterellus cornucopioides*, *Fomitopsis officinalis*, *Microstoma protractum*, *Pluteus umbrosus*, *Trichoderma nybergianum*. Полученные данные являются предварительными, необходимо продолжить исследование микобиоты заказника.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

1. Implications of reserve size and forest connectivity for the conservation of wood-inhabiting fungi in Europe / N. Abrego, C. Bässler, M. Christensen [et al.] // Biological Conservation. – 2015. – Vol. 191. – P. 469–477. DOI: 10.1016/j.biocon.2015.07.005
2. Northern protected areas will become important refuges for biodiversity tracking suitable climates / D. Berteaux, M. Ricard, M. St-Laurent [et al.] // Scientific

- ic Reports. – 2018. – Vol. 8. – Article 4623. DOI: 10.1038/s41598-018-23050-w
- Дёгтева, С. В. Схема развития и размещения особо охраняемых природных территорий Республики Коми / С. В. Дёгтева, А. А. Ермаков // Известия Коми НЦ УрО РАН. Серия: «Экспериментальная биология и экология». – 2021. – № 5 (51). – С. 5–12. – DOI 10.19110/1994-5655-2021-5-5-12
 - Паламарчук, М. А. Агарикоидные базидиомицеты Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал) / М. А. Паламарчук. – Сыктывкар, 2012. – 152 с.
 - Флоры, лишено- и микобиоты особо охраняемых ландшафтов бассейнов рек Косью и Большая Сыня (Приполярный Урал, национальный парк «Югыд ва») / С. В. Дёгтева, Р. Бришкайте, Н. Н. Гончарова [и др.]; отв. ред. С. В. Дёгтева. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. – 483 с.
 - Паламарчук, М. А. Первые сведения о базидиомицетах (*Basidiomycota*) национального парка «Койгородский» (Республика Коми, Россия) / М. А. Паламарчук, Д. А. Косолапов // Новости систематики низших растений. – 2022. – Т. 56, № 2. – С. 333–349. – DOI: 10.31111/nsnr/2022.56.2.333
 - Федеральный заказник «Параськины озера» / отв. ред.: С. В. Дёгтева, Е. Н. Патова. – Сыктывкар, 2024. – 442 с. – (Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми; вып. 9).
 - Красная книга Республики Коми / под общ. ред. С. В. Дёгтевой. – Сыктывкар: Коми республиканская типография, 2019. – 768 с.
 - Паламарчук, М. А. Новые сведения об агарикоидных базидиомицетах (*Agaricomycetes*, *Basidiomycota*) Республики Коми / М. А. Паламарчук, Д. В. Кириллов, Д. М. Шадрин // Микология и фитопатология. – 2025. – Т. 59, № 1. – С. 34–44. – DOI: 10.31857/S0026364825010058
 - Гербарное дело : справочное руководство / под ред. Д. В. Гельмана. – Кью, 1995. – 341 с.
 - Ивойлов, А. В. Изучение видового разнообразия макромицетов / А. В. Ивойлов, С. Ю. Большаков, Т. Б. Силаева. – Саранск, 2017. – 160 с.
 - Исаченко, Т. И. Ботанико-географическое районирование / Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко // Растительность европейской части СССР. – Л.: Наука, 1980. – С. 10–20.
 - Index Fungorum. 2025. <http://www.indexfungorum.org> (date of access: 13.08.2025).
 - Афиллофороидные грибы европейской части России: аннотированный список видов / отв. ред.: С. Ю. Большаков, С. В. Волобуев. – СПб.: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2022. – 578 с.
 - Косолапов, Д. А. Афиллофороидные грибы среднетаежных лесов европейского северо-востока России / Д. А. Косолапов. – Екатеринбург, 2008. – 232 с.
 - ical Conservation. – 2015. – Vol. 191. – P. 469–477. DOI: 10.1016/j.biocon.2015.07.005
 - Northern protected areas will become important refuges for biodiversity tracking suitable climates / D. Berteaux, M. Ricard, M. St-Laurent [et al.] // Scientific Reports. – 2018. – Vol. 8. – Article 4623. DOI: 10.1038/s41598-018-23050-w
 - Degteva, S. V. Skhema razvitiya i razmesheniya osobo okhranyaemykh prirodnykh territorii Respubliki Komi [Development and location scheme of nature protected areas of the Komi Republic] / S. V. Degteva, A. A. Ermakov // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2021. – № 5 (51). – P. 5–12.
 - Palamarchuk, M. A. Agarikoidnye bazidiomitsety Pechoro-Ilychskogo zapovednika [Agaricoid basidiomycetes of the Pechora-Ilych Nature Reserve (Northern Urals)] / M. A. Palamarchuk. – Syktyvkar, 2012. – 152 p.
 - Flory, likheno- i mikobioty osobo ohranyaemykh landshtaftov bassejnov rek Kosyu i Bolshaya Synya (Pripolyarnyj Ural, nacionalnyj park "Yugyd va") [Floras, biotas of lichens and fungi of protected landscapes in the Kosyu and Bolshaya Synya Rivers Basins (Subpolar Urals, Yugyd Va National Park)] / S. V. Degteva, R. Brishkajte, N. N. Goncharova [et al.]; Resp. ed. S. V. Degteva. – Moscow : Tovarishhestvo nauchnykh izdanij KMK, 2016. – 483 p.
 - Palamarchuk, M. A. Pervye svedeniya o bazidiomitsetach (*Basidiomycota*) natsionalnogo parka "Koigorodskii" (Respublika Komi) [First data about basidiomycetes (*Basidiomycota*) of the Koygorodskiy National Park (Komi Republic, Russia)] / M. A. Palamarchuk, D. A. Kosolapov // Novosti sistematiki nizshikh rastenii [Novitates systematicae plantarum non vascularium]. – 2022. – Vol. 56 (2). – P. 333–349. DOI: 10.31111/nsnr/2022.56.2.333
 - Federalnyi zakaznik "Paraskiny ozera" [Federal Reserve "Paraskiny Lakes"] / Ed. S. V. Degteva, E. N. Patova. – Syktyvkar : FRC Komi SC UB RAS, 2024. – 442 p. (Biologicheskoe raznoobrazie osobo ohranyaemykh territorii Respubliki Komi ; vyp. 9 [Biological diversity of the nature protected areas of the Komi Republic ; Is. 9]).
 - Krasnaya kniga Respubliki Komi [Red Data Book of the Komi Republic] / Ed. by S. V. Degteva. – Syktyvkar : Komi Republican Publishing House, 2019. – 768 p.
 - Palamarchuk, M. A. Novye svedeniya ob agarikoidnykh bazidiomitsetah (*Agaricomycetes*, *Basidiomycota*) Respubliki Komi. 2 [New Data on Agaricoid Basidiomycetes (*Agaricomycetes*, *Basidiomycota*) of the Komi Republic. 2] / M. A. Palamarchuk, D. V. Kirillov, D. M. Shadrin // Mikologiya i fitopatologiya [Mycology and Phytopathology]. – 2025. – Vol. 59. – № 1. – P. 34–44. DOI: 10.31857/S0026364825010058
 - Gerbarnoe delo: spravochnoe rukovodstvo [The herbarium handbook] / Ed. by D. V. Geltman. – Kew, 1995. – 341 p.
 - Ivailov, A. V. Izuchenie vidovogo raznoobraziya makromitsetov [Study of species diversity of macromycetes] / A. V. Ivailov, S. Yu. Bolshakov, T. B. Silaeva. – Saransk, 2017. – 160 p.
 - Isachenko, T. I. Botaniko-geograficheskoe rajonirovanie [Botanical and geographical zoning] / T. I. Isachenko, E. M. Lavrenko // Rastitelnost evropejskoj chasti SSSR [Vegetation of the European Part of the USSR]. – Leningrad : Nauka,

References

- Implications of reserve size and forest connectivity for the conservation of wood-inhabiting fungi in Europe / N. Abrego, C. Bässler, M. Christensen [et al.] // Biolog-

1980. – P. 10–20.
13. Index Fungorum. 2025. <http://www.indexfungorum.org> (date of access: 13.08.2025).
14. Afilloforoidnye griby evropeiskoi chasti Rossii: annotirovannyi spisok vidov [Aphylophoroid fungi of the European part of Russia: a checklist] / Eds. S. Yu. Bolshakov, S. V. Volobuev. – Saint-Petersburg : LETI Publishing House, 2022. – 578 p.
15. Kosolapov, D. A. Afilloforoidnye griby srednetaezhnykh lesov Evropeiskogo Severo-Vostoka Rossii [Aphylophoroid fungi of the middle taiga forests of the European North-East of Russia] / D. A. Kosolapov. – Ekaterinburg, 2008. – 232 p.

Благодарность (госзадание)

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН «Выявление и инвентаризация ключевых биотопов растений и грибов на европейском северо-востоке России» (№ 125021902460-2).

Acknowledgements (state task)

The research was carried out according to the theme of the state task “Vyyavlenie i inventarizaciya klyuchevykh biotopov rastenij i gribov na evropejskom severo-vostoke Rossii [Identification and inventory of important biotopes of plants and fungi in the European North-East of Russia]” (№ 125021902460-2).

Информация об авторах:

Паламарчук Марина Анатольевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 35180139300, <https://orcid.org/0000-0001-8538-969X> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: palamarchuk@ib.komisc.ru).

Кириллов Дмитрий Валерьевич – кандидат биологических наук, научный сотрудник отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 56989060300, <https://orcid.org/0000-0002-6577-693X> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: kirdimka@mail.ru).

About the authors:

Marina A. Palamarchuk – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Department of Flora and Vegetation of the North, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 35180139300, <https://orcid.org/0000-0001-8538-969X> (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar 167982, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: palamarchuk@ib.komisc.ru).

Dmitry V. Kirillov – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Department of Flora and Vegetation of the North, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 56989060300, <https://orcid.org/0000-0002-6577-693X> (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar 167982, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: kirdimka@mail.ru).

Для цитирования:

Паламарчук, М. А. Первые сведения о грибах Федерального заказника «Параськины озера» (Республика Коми) / М. А. Паламарчук, Д. В. Кириллов // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2025. – № 7 (83). – С. 85–92.

For citation:

Palamarchuk, M. A. Pervye svedeniya o gribakh Frderalnogo zakaznika "Paraskiny ozera" (Respublika Komi) [The first data about fungi of the Federal Reserve "Paraskiny Lakes" (Komi Republic)] / M. A. Palamarchuk, D. V. Kirillov // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2025. – № 7 (83). – P. 85–92.

Дата поступления статьи: 05.09.2025

Прошла рецензирование: 19.09.2025

Принято решение о публикации: 22.09.2025

Received: 05.09.2025

Reviewed: 19.09.2025

Accepted: 22.09.2025

Содержание и состав липидов в листьях растений на Южном Тимане (ботанический заказник «Сойвинский»)

Е. В. Силина, Г. Н. Табаленкова, Т. К. Головки

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

Аннотация

Изучены содержание и состав липидов в листьях *Aconitum septentrionale* Koelle. (аконит высокий), *Astragalus danicus* Retz. (астрагал датский) и *Medicago lupulina* L. (люцерна хмелевидная) на Южном Тимане. Установлено, что содержание и состав липидов больше зависели от условий местообитания, чем от вида растения. Листья затененных растений накапливали в 1,5 раза больше липидов и характеризовались более низким вкладом фосфо- и нейтральных липидов в общий пул липидов по сравнению с растениями, произрастающими на освещенных участках. Доля насыщенных жирных кислот в листьях *M. lupulina*, предпочитающего открытые местообитания, была заметно выше, чем в листьях *A. danicus*, произрастающего в густом травостое. Полученные результаты свидетельствуют о значимости изучения содержания и состава липидов для понимания механизмов адаптации растений к условиям окружающей среды.

Ключевые слова:

общие липиды, фосфолипиды, нейтральные липиды, жирные кислоты, освещенность, листья, растения, Южный Тиман

Введение

В настоящее время вопросы выявления, оценки и рационального использования растительных ресурсов приобретают особое значение. Для рационального использования ресурсов важно не только оценивать запасы сырья и содержание целевого продукта, необходимо более полное знание об их эколого-биологических и биохимических свойствах. Среди растений природной флоры таежной зоны Республики Коми большой интерес представляет *Aconitum septentrionale* Koelle (аконит высокий), *Astragalus danicus* Retz. (астрагал датский) и *Medicago lupulina* L. (люцерна хмелевидная).

Липиды – один из основных классов биомолекул, которые являются структурной основой клеточных мембран. Благодаря способности модулировать физические свой-

The content and composition of lipids in plant leaves in the Southern Timan (Soivinsky Botanical Reserve)

E. V. Silina, G. N. Tabalenkova, T. K. Golovko

Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the
Russian Academy of Sciences,
Syktyvkar
silina@komisc.ru

Abstract

The paper is concerned with the content and composition of lipids in the leaves of *Aconitum septentrionale* Koelle (monkshood high), *Astragalus danicus* Retz. (danish astragalus), and *Medicago lupulina* L. (hop-shaped alfalfa) in the Southern Timan. The content and composition of lipids have been found to depend rather on the habitat conditions than on the plant species. Leaves of plants grown in shaded conditions accumulate by 1.5 time more lipids and have a lower contribution of phospho- and neutral lipids to the total lipid pool compared to plants grown in light areas. The proportion of saturated fatty acids in the the leaves of *M. lupulina*, which prefers open habitats, is noticeably higher than that in leaves of *A. danicus*, which grows in dense herbage. Our results indicate the importance of studying changes in the content and composition of lipids for understanding the mechanisms of plant adaptation to environmental conditions.

Keywords:

total lipids, phospholipids, neutral lipids, fatty acids, light, leaves, plants, Southern Timan

ства мембран, выступать в роли сенсоров и сигнальных молекул, а также взаимодействовать с белками, влияя на их внутриклеточную локализацию и активность, липиды вносят существенный вклад в функционирование клеток [1-3]. Липиды участвуют в регуляции многих процессов, включая рост и деление клеток, мембранный транспорт, внутриклеточную сигнализацию и межклеточную коммуникацию, формирование ответных реакций на факторы среды [4]. Указанное многообразие функций липидов подчеркивает важность изучения данных соединений для характеристики свойств растений, изменения метаболизма в процессе их роста и/или при адаптации к условиям местообитания.

В данной работе приведены результаты изучения содержания липидов и жирных кислот в листьях трех видов многолетних травянистых растений, произрастающих на территории ботанического заказника «Сойвинский» (Южный Тиман).

Материалы и методы

Район исследований (62.74904° с. ш., 55.82610° в. д.) характеризуется умеренно-континентальным климатом с длинной, умеренно холодной зимой и коротким, умеренно теплым летом. Средняя температура самого теплого месяца – июля – +16–17° С. В период проведения исследований (первая декада июля) погода выдалась сравнительно прохладной с выпадением обильных осадков и высокой облачностью; среднесуточная температура была ниже нормы на 3–4° С.

Объектами исследования служили листья *Aconitum septentrionale* Koelle. (аконит высокий), *Astragalus danicus* Retz. (астрagal датский) и *Medicago lupulina* L. (люцерна хмелевидная). Растения *A. septentrionale* (сем. Ranunculaceae) произрастали в двух типичных для данного района сообществах на левом берегу р. Сойвы. Ценопопуляция 1 (ЦП 1) охарактеризована как ельник крупнотравно-злаковый, а ЦП 2 описана как сероольшанник аконитовый [5]. Растения ЦП 1 получали меньше света, чем растения ЦП 2. Растения *A. danicus* и *M. lupulina* (сем. Faboideae) обитали в разных по световому режиму условиях. Растения *A. danicus* произрастали в густом травостое на лугу, растения *M. lupulina* – на хорошо освещенном участке, вдоль дороги. Растения всех изученных видов находились в фазе цветения.

Образцы листьев отбирали в утренние часы, высушивали в сушильном шкафу при температуре +80° С до постоянного веса и хранили в бумажных пакетах в сухом месте до проведения анализов. Перед анализом пробы листьев измельчали до порошковидного состояния с помощью аналитической мельницы «IKA A 11 basic» (Япония).

Выделение общих липидов (ОЛ) проводили методом Фолча [6]. Общие липиды экстрагировали из сухой массы листьев смесью хлороформ-метанол (2 : 1) из расчета 20 частей экстрагирующей смеси на одну часть ткани. Экстракцию осуществляли трижды при постоянном перемешивании. Полученный экстракт упаривали на ротационном испарителе «Heidolph Hei VAP Value G3» (Россия), в вакууме досуха при температуре не выше +40° С в предварительно взвешенных круглодонных колбах. Сухой остаток взвешивали и рассчитывали выход ОЛ. Содержание ОЛ выражали в мг/г сухой массы.

Для выделения фосфолипидов (ФЛ) сухой остаток ОЛ растворяли в минимальном количестве хлороформа. К раствору добавляли охлажденный в морозильной камере ацетон до появления мутного осадка и оставляли в морозильной камере для оседания ФЛ. Затем смесь фильтровали через предварительно взвешенные бумажные фильтры, высушивали в сушильном шкафу и взвешивали. Содержание ФЛ выражали в мг/г сухой массы.

Для извлечения нейтральных липидов (НЛ) использовали неполярный растворитель – гексан. С целью наиболее полного перехода исследуемых липидов в органическую фазу навески высушенных образцов листьев подвергали трехкратной экстракции при постоянном перемешивании. Экстракт фильтровали и упаривали на ротационном испарителе «Heidolph Hei VAP Value G3» (Россия) в вакууме досуха при температуре не выше +40° С в предварительно взвешенных круглодонных колбах. Сухой остаток взвешивали, рассчитывали выход нейтральных липидов [7].

Определение жирнокислотного состава общих липидов проводили путем их метилирования по методу [8]. Жирные кислоты (ЖК) определяли в виде их метиловых эфиров (МЭЖК) после проведения кислотного метанолиза липидов с последующей этерификацией выделившихся кислот. Метиловые эфиры разделяли на газовом хроматографе «КРИСТАЛЛ 2000М» (Хроматэк) с пламенно-ионизационным детектором в изотермическом режиме температуры термостата колонок (200° С) на кварцевой капиллярной колонке 30 м × 0,2 мм, газ-носитель – гелий, чистота – 99,99 %. Анализ высших ЖК проводили в экоаналитической лаборатории Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН. Регистрацию и обработку хроматограмм осуществляли с помощью системы сбора и обработки хроматографических данных «Хроматэк». Идентификацию и количественное определение МЭЖК проводили методом хромато-масс-спектрометрии на приборе «TRACE-DSQ» (Thermo Fisher Scientific, США) в режиме полного ионного тока (энергия электронов: 70 эВ). Сканирование МЭЖК осуществляли в диапазоне от 30 до 650 массовых чисел.

Статистическую обработку данных проводили с использованием программы Statistica 10 («StatSoft Inc.», США). Значимость различий между средними значениями измеряемых показателей оценивали с применением критерия Стьюдента. Расчеты осуществляли при заданном уровне значимости $p \leq 0,05$. В таблицах и на рисунках приведены средние арифметические значения со стандартной ошибкой.

Результаты и их обсуждение

На рис. 1 представлены сравнительные данные о содержании липидов в листьях растений *A. septentrionale* из разных ценопопуляций. В ельнике крупнотравно-злаковом (ЦП 1) содержание липидов в сухой массе листьев *A. septentrionale* превышало 10 %, тогда как в сероольшаннике (ЦП 2) величина этого показателя была достоверно ниже и составляла около 7 %. Растения из ЦП 1 и ЦП 2 не отличались достоверно по содержанию фосфо- и нейтральных липидов, на долю которых приходилось соответственно около 3 и 1 % сухой биомассы листьев. Однако относительное содержание ФЛ и НЛ (в % от ОЛ) было существенно выше в листьях растений из ЦП 2, чем в листьях растений из ЦП 1 (табл. 1). Вклад ФЛ и НЛ в пул ОЛ у листьев растений ЦП 2 составлял 39 и 13 %, а в листьях растений ЦП 1 – 27 и 11 % соответственно.

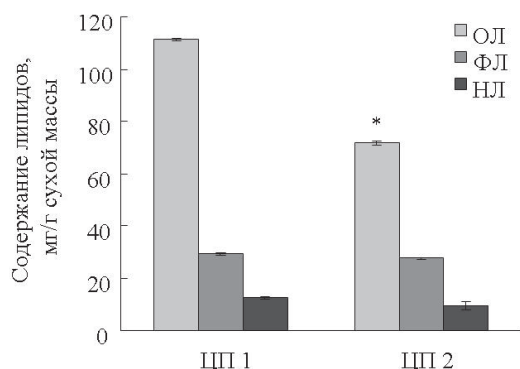


Рисунок 1. Содержание и состав липидов в листьях растений *Aconitum septentrionale*, произрастающих в ельнике крупнотравно-злаковом (ЦП 1) и сероольшаннике (ЦП 2).

Условные обозначения. Здесь и в рис. 2: ОЛ – общие липиды; ФЛ – фосфолипиды; НЛ – нейтральные липиды. * статистически значимые различия исследуемого показателя ($p \leq 0,05$).

Figure 1. The content and composition of lipids in the leaves of *Aconitum septentrionale* plants growing in large-herb-cereal spruce forest (ЦП 1) and grey alder forest (ЦП 2).

Keys. Here and in Figure 2: ОЛ – total lipids; ФЛ – phospholipids; НЛ – neutral lipids. * statistically significant differences in the studied parameter ($p \leq 0,05$).

Таблица 1

Относительное содержание нейтральных и фосфолипидов в листьях растений *Aconitum septentrionale* из разных ценопопуляций (% от суммы общих липидов)

Table 1

Relative content of neutral and phospholipids in the leaves of *Aconitum septentrionale* plants from different coenopopulations (as a percentage of the total lipid content)

Местообитания / Habitats	Фосфолипиды	Нейтральные липиды
Ельник крупнотравно-злаковый	27,1±1,0	11,2±1,0
Сероольшанник	39,2±2,2*	13,1±3,3

Условное обозначение. Здесь и в табл. 2: * статистически значимые различия исследуемого показателя ($p \leq 0,05$).

Key. Here and in Table 2: * statistically significant differences in the studied parameter ($p \leq 0,05$).

Изучение липидов у двух видов бобовых показало, что содержание липидов в сухой массе листьев растений *A. danicus*, обитающих на лугу в густом травостое составляло около 12 % сухой биомассы (рис. 2). Содержание ФЛ и НЛ в листьях *A. danicus* составляло соответственно около 3 и 1,5 % сухой биомассы. Содержание липидов в растениях *M. lupulina*, произрастающих вдоль дороги, на открытом участке составляло чуть более 7 % сухой биомассы листьев. Содержание ФЛ и НЛ в листьях *A. danicus* составляло соответственно около 3 и 1,5 % сухой биомассы. Содержание ФЛ и НЛ в листьях растений *M. lupulina* мало отличалось от данных показателей в листьях *A. danicus*. Однако на долю ФЛ в листьях *M. lupulina* приходилось почти 45 % ОЛ, тогда как у листьев *A. danicus* вклад ФЛ в ОЛ был вдвое меньше (табл. 2). Значимых различий в относительном содержании НЛ у листьев исследованных видов бобовых не обнаружено.

Липиды включают разнообразные жирные кислоты (ЖК). Исследования листьев бобовых растений показало наличие в их составе девяти ЖК, причем concentra-

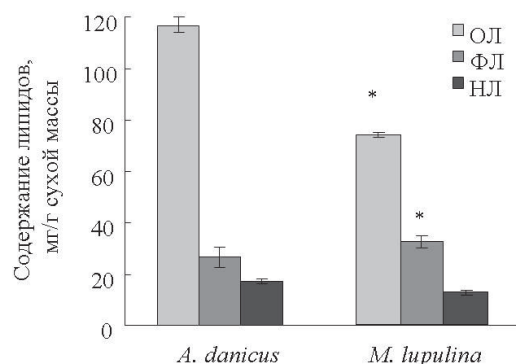


Рисунок 2. Содержание и состав липидов в листьях *Astragalus danicus* и *Medicago lupulina*.

Figure 2. Content and composition of lipids in the leaves of *Astragalus danicus* and *Medicago lupulina*.

Таблица 2

Относительное содержание нейтральных и фосфолипидов в листьях растений *Astragalus danicus* и *Medicago lupulina* (% от суммы общих липидов)

Table 2

Relative content of neutral and phospholipids in the leaves of *Astragalus danicus* and *Medicago lupulina* plants (as a percentage of the total lipid content)

Виды	Фосфолипиды	Нейтральные липиды
<i>Astragalus danicus</i>	22,7±1,5	14,4±2,1
<i>Medicago lupulina</i>	43,6±1,7*	17,0±1,0

ция трех была очень низкой (менее 1 % всех ЖК). Среди остальных ЖК идентифицированы две насыщенные (НЖК) и четыре ненасыщенные (ННЖК), которые вносили основной вклад в пул ЖК. На долю трех ЖК – пальмитиновой (C16:0), линолевой (C18:2) и линоленовой (C18:3), приходилось свыше 90 % пула ЖК (табл. 3). Доля стеариновой ЖК (C18:0) составляла около 4 %, примерно такой же вклад вносили мононенасыщенные ЖК – пальмитолеиновая (C16:1) и олеиновая (C18:1).

Липиды являются основным структурным компонентом мембран, входят в состав запасных веществ. Содержание общих липидов в сухой массе листьев варьирует в зависимости от вида и условий произрастания растений. Общие липиды обычно представляют собой смесь полярных (глико- и фосфолипиды) и нейтральных липидов [4]. Структурной основой всех клеточных мембран являются фосфо- и гликолипиды [9]. Помимо них, в составе мембранных липидов присутствуют также стерин и сфинголипиды. Фосфолипиды являются главными липидами плазмалеммы, митохондрий и других эндомембран. Мем-

Таблица 3

Содержание жирных кислот в листьях *Astragalus danicus* и *Medicago lupulina*, % от суммы высших жирных кислот общих липидов

Table 3

Fatty acid content in the leaves of *Astragalus danicus* and *Medicago lupulina*, % of the higher fatty acid content of total lipids

Виды	Насыщенные ЖК		Ненасыщенные ЖК			
	C16:0	C18:0	C16:1	C18:1	C18:2	C18:3
<i>Astragalus danicus</i>	20,8	4,0	1,9	2,9	18,1	52,1
<i>Medicago lupulina</i>	24,4	4,1	1,3	3,1	26,4	40,8

браны пластид содержат преимущественно галактоглицеролипиды, относящиеся к классу гликолипидов [3, 10]. Гликолипиды содержат высокие концентрации полиненасыщенных ЖК. К нейтральным липидам относят триглицериды, воски, эфиры стероидов, N-ацилэтаноламиды, церамиды. Триглицериды являются основной группой липидов, участвующих в запасании энергии, и предшественниками важных компонентов липидного обмена [11].

Нами получены данные об общем содержании липидов, фосфолипидов и нейтральных липидов в листьях трех видов растений, обитающих в различных условиях на территории заказника «Сойвинский» (Южный Тиман).

Результаты исследования показали, что содержание и соотношение липидов в листьях *Aconitum septentrionale* зависело от условий местообитания растений. Концентрация всех исследованных групп липидов была выше в листьях растений, произрастающих в ельнике крупнотравно-злаковом. Листья растений *A. septentrionale*, обитающего в сероольшаннике, содержали на 36 % меньше ОЛ. В то же время растения достоверно не отличались по содержанию фосфо- и нейтральных липидов, доля которых составляла соответственно 3 и 1 % сухой биомассы листьев. Однако суммарный вклад ФЛ и НЛ в пул ОЛ листьев растений ЦП 2 был в 1,4 раза больше, чем в листьях растений ЦП 1, и составлял 52 %.

Анализ данных, полученных при исследовании липидов *Astragalus danicus* и *Medicago lupulina*, выявил различия между этими видами. Растения *A. danicus*, обитающие в густом травостое, содержали больше липидов, чем растения *M. lupulina*, произрастающие на открытом месте вдоль дороги. При этом суммарный пул ФЛ и НЛ в листьях люцерны хмелевидной составлял более 60 %, а астрагала датского – 37 % от содержания ОЛ. Изучение жирнокислотного состава выявило тенденцию к снижению соотношения ННЖК и НЖК в листьях *M. lupulina*, что свидетельствует о более высокой доле НЖК в пуле ЖК листьев у этого вида по сравнению с *A. danicus*.

В совокупности эти результаты позволяют полагать, что как в случае с двумя ценопопуляциями *A. septentrionale*, так и в случае с двумя видами бобовых одной из основных причин различия в содержании и качественном составе липидов являются условия местообитания, сглаживающие возможные межвидовые различия. Местообитания отличались по обеспеченности растений важнейшим для фотоавтотрофных организмов ресурсом – фотосинтетической радиацией. Свет является не только драйвером фотосинтеза, но и регулятором многих процессов жизнедеятельности, включая рост и развитие растений. Тот факт, что растения, получающие меньше света, содержали больше липидов, а суммарный вклад ФЛ и НЛ в липидный пул у них был ниже, вероятно, отражает более высокое содержание гликолипидов, связанных с пластидными мембранами. По имеющимся в литературе сведениям, 1 г листьев может содержать до 1 м пластидных мембран [12]. Доля пластидных липидов – глицеролипидов у арабидопсиса – составляла более 50 % всех липидов листа [9]. У исследованных нами растений вклад глицеролипидов в ОЛ листьев может варьиро-

вать от 45 до 60 % в зависимости от светового режима местообитания. По-видимому, различия достигаются за счет повышенного содержания гликолипидов в листьях *A. septentrionale* и *A. danicus*, произрастающих в условиях более низкого поступления световой радиации. Это согласуется с данными об отличиях световых и теневых растений *A. septentrionale* по удельной поверхностной плотности листьев и содержанию фотосинтетических пигментов [13].

Растения способны синтезировать более чем 200 различных ЖК. Мы идентифицировали в листьях исследованных видов девять высших ЖК. Модификации пула ЖК отводят важную роль в процессах адаптации растений к условиям произрастания [14]. В литературе имеются данные, свидетельствующие о значении количественных и качественных изменений ЖК для репарации ФС II при фотоингибировании [15]. Изменение состава и содержания ЖК является одним из механизмов поддержания микровязкости плазмалеммы в определенных пределах. Широкий диапазон изменчивости содержания различных ЖК связан как с видовыми особенностями, так и с условиями обитания растений [3, 16, 17]. Нами выявлена тенденция к изменению соотношения ННЖК и НЖК у бобовых видов растений, произрастающих в условиях различного светового режима. Растения на открытых участках, как правило, получают не только больше света, но и тепла. Поэтому снижение относительного содержания ННЖК и повышение НЖК в листьях *M. lupulina* можно рассматривать как адаптивную реакцию. Насыщенные жирные кислоты уменьшают текучесть мембран и снижают опасность их повреждения в результате перекисного окисления липидов.

Таким образом, полученные нами результаты свидетельствуют о влиянии местообитания на липидный комплекс растений и значимости изучения изменений в содержании и составе липидов для понимания механизмов адаптации растений к условиям окружающей среды.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

1. Hou, Q. Lipid signaling in plant responses to abiotic stress / Q. Hou, G. Ufer, D. Bartels // Plant, Cell & Environment. – 2016. – Vol. 39, № 5. – P. 1029–1048.
2. Plant lipids: key players of plasma membrane organization and function / A. M. Cassim, P. Gouguet, J. Gronnier [et al.] // Progress in Lipid Research. – 2019. – Vol. 73. – P. 1–27.
3. He, M. Plant unsaturated fatty acids: multiple roles in stress response / M. He, N. Z. Ding // Front. Plant Sci. – 2020. – Vol. 11. – Art. 562785.
4. Moreau, H. Lipids: plant biology's slippery superheroes / H. Moreau, E. M. Bayer // Frontiers in Plant Physiology. – 2023. – Vol. 1. – P. 1273816.
5. Паршина, Е. И. Биология и ресурсы алкалоидосодержащего вида *Aconitum septentrionale* Koelle в сообществах таежной зоны европейского северо-востока

- России: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е. И. Паршина. – Сыктывкар, 2009. – 18 с.
- Folch, J. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues / J. Folch, M. Lees, G. H. Sloan Stanley // *Journal of Biological Chemistry*. – 1957. – Vol. 226. – P. 497–509.
 - Кейтс, М. Техника липидологии / М. Кейтс. – М.: Мир, 1975. – 236 с.
 - Патент № 542932 Союз Советских Социалистических Республик, G 01N 1/28. Способ приготовления проб липидов: № 2138675/13 : заявл. 26.06.1975 : опубл. 15.01.1977 / К. М. Синяк, И. И. Даниленко, З. П. Васюренко, В. И. Крук; заявитель Киевский НИИ эпидемиологии и паразитологии. – 2 с.
 - Lipids / C. Somerville, J. Browse, J. G. Jaworski [et al.] // *American Society of Plant Physiologists*. – 2000. – Vol. 252. – P. 80–87.
 - Kobayashi, K. Role of membrane glycerolipids in photosynthesis, thylakoid biogenesis and chloroplast development / K. Kobayashi // *Journal of Plant Research*. – 2016. – Vol. 129, № 4. – P. 565–580.
 - Нестеров, В. Н. Состав нейтральных липидов *Hydrilla verticillata* (L.fil.) Royle в условиях аккумуляции и элиминации ионов тяжелых металлов / В. Н. Нестеров // *Известия Самарского НЦ РАН*. – 2007. – Т. 9, № 4. – С. 1045–1054.
 - Мокроносов, А. Т. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты / А. Т. Мокроносов, В. Ф. Гавриленко, Т. В. Жигалова. – М.: Академия, 2006. – 448 с.
 - Физиолого-биохимическая характеристика растений *Aconitum septentrionale* в сообществах Южного Тимана / Т. К. Головкин, Г. Н. Табаленкова, Р. В. Малышев [и др.] // *Известия Самарского НЦ РАН*. – 2011. – Т. 13, № 1–4. – С. 808–812.
 - Henschel, J. M. Lipidomics in plants under abiotic stress conditions: an overview / J. M. Henschel, A. N. D. Andrade, J. B. L. dos Santos // *Agronomy*. – 2024. – Vol. 14, № 8. – P. 1670.
 - Photoinhibition of photosystem II under environmental stress / N. Murata, M. S. Takahashi, Y. Nishiyama [et al.] // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*. – 2007. – Vol. 1767, № 6. – P. 414–421.
 - Singer, S. D. Abiotic factors influence plant storage lipid accumulation and composition / S. D. Singer, J. Zou, R. J. Weselake // *Plant Science*. – 2016. – Vol. 243. – P. 1–9.
 - Розенцвейт, О. А. Влияние кратковременных и продолжительных колебаний факторов среды на состав липидов *Plantago media* L. в условиях Южного Тимана / О. А. Розенцвейт, В. Н. Нестеров, Е. С. Богданова // *Известия Самарского НЦ РАН*. – 2012. – Т. 14, № 1–3. – С. 791–799.
 - Plant lipids: key players of plasma membrane organization and function / A. M. Cassim, P. Gougnet, J. Gronnier [et al.] // *Progress in Lipid Research*. – 2019. – Vol. 73. – P. 1–27.
 - He, M. Plant unsaturated fatty acids: multiple roles in stress response / M. He, N. Z. Ding // *Front. Plant Sci*. – 2020. – Vol. 11. – Art. 562785.
 - Moreau, H. Lipids: plant biology's slippery superheroes / H. Moreau, E. M. Bayer // *Frontiers in Plant Physiology*. – 2023. – Vol. 1. – P. 1273816.
 - Parshina, E. I. *Biologiya i resursy alkaloidosoderzhashchego vida Aconitum septentrionale Koelle v soobshchestvakh taezhnoy zony Evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii* [Biology and resources of the alkaloid-containing species *Aconitum septentrionale* Koelle in the taiga zone communities of the European northeast of Russia] : extended abstract of Candidate's thesis (Biology) / E. I. Parshina. – Syktyvkar, 2009. – 18 p.
 - Folch, J. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues / J. Folch, M. Lees, G. H. Sloan Stanley // *Journal of Biological Chemistry*. – 1957. – Vol. 226. – P. 497–509.
 - Keyts, M. *Tekhnika lipidologii* [Technique of lipidology] / M. Keyts. – Moscow : Mir, 1975. – 236 p.
 - Patent № 542932 Soyuz Sovetskikh Socialisticheskikh Respublik, G 01N 1/28. Sposob prigotovleniya prob lipidov: № 2138675/13 : yayavl. 26.06.1975 : opubl. 15.01.1977 [Patent № 542932 The Union of Soviet Socialist Republics, G 01N 1/28. Preparation method of lipid samples : № 2138675/13 : applied 26.06.1975 : published 15.01.1977] / K. M. Sinyak, I. I. Danilenko, Z. P. Vasyurenko, V. I. Kruk; yayavitel' Kievskij NII epidemiologii i parazitologii [applicant Kiev Research Institute of Epidemiology and Parasitology]. – 2 p.
 - Lipids / C. Somerville, J. Browse, J. G. Jaworski [et al.] // *American Society of Plant Physiologists*. – 2000. – Vol. 252. – P. 80–87.
 - Kobayashi, K. Role of membrane glycerolipids in photosynthesis, thylakoid biogenesis and chloroplast development / K. Kobayashi // *Journal of Plant Research*. – 2016. – Vol. 129, № 4. – P. 565–580.
 - Nesterov, V. N. Sostav nejtral'nykh lipidov *Hydrilla verticillata* (L.fil.) Royle v usloviyakh akkumulyacii i eliminacii ionov tyazhelykh metallov [Composition of neutral lipids of *Hydrilla verticillata* (L.fil.) Royle under conditions of accumulation and elimination of heavy metal ions] / V. N. Nesterov // *Proceedings of the Samara Science Centre of the Russian Academy of Sciences*. – 2007. – Vol. 9, № 4. – P. 1045–1054.
 - Mokronosov, A. T. Fotosintez. Fiziologo-ekologicheskie i biokhimicheskie aspekty [Photosynthesis. Physiological, ecological, and biochemical aspects] / A. T. Mokronosov, V. F. Gavrilenko, T. V. Zhigalova. – Moscow : Akademiya, 2006. – 448 p.
 - Fiziologo-biokhimicheskaya harakteristika rastenij *Aconitum septentrionale* v soobshchestvakh Yuzhnogo Timana [Physiological and biochemical characteristics of *Aconitum septentrionale* plants in the communities of the

References

- Southern Timan] / T. K. Golovko, G. N. Tabalenkova, R. V. Malyshev [et al.] // Proceedings of the Samara Science Centre of the Russian Academy of Sciences. – 2011. – Vol. 13, № 1–4. – P. 808–812.
14. Henschel, J. M. Lipidomics in plants under abiotic stress conditions: an overview / J. M. Henschel, A. N. D. Andrade, J. B. L. dos Santos // Agronomy. – 2024. – Vol. 14, № 8. – P. 1670.
 15. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress / N. Murata, M. S. Takahashi, Y. Nishiyama [et al.] // Biochimica et Biophysica Acta (BBA)–Bioenergetics. – 2007. – Vol. 1767, № 6. – P. 414–421.
 16. Singer, S. D. Abiotic factors influence plant storage lipid accumulation and composition / S. D. Singer, J. Zou, R. J. Weselake // Plant Science. – 2016. – Vol. 243. – P. 1–9.
 17. Rozentsvet, O. A. Vliyanie kratkovremennykh i prodolzhitelnykh kolebaniy faktorov sredy na sostav lipidov *Plantago media* L. v usloviyakh Yuzhnogo Timana [The effect of short- and long-term fluctuations of environmental factors on the composition of *Plantago media* L. lipids in the Southern Timan] / O. A. Rozentsvet, V. N. Nesterov, E. S. Bogdanova // Proceedings of the Samara Science Centre of the Russian Academy of Sciences. – 2012. – Vol. 14, № 1–3. – P. 791–799.

Благодарность (госзадание)

Работа выполнена в рамках темы госбюджетных НИОКР «Физиологические и молекулярные механизмы интеграции клеточных процессов и целостности растительного организма: фотосинтез и дыхание» (регистрационный номер 125020301262-2).

Acknowledgements (state task)

The work was performed within the frames of the state task “Fiziologicheskie i molekulyarnye mekhanizmy integracii kletochnykh processov i celostnosti rastitelnogo organizma: fotosintez i dyhanie [Physiological and molecular mechanisms of integration of cellular processes and the whole plant organism: photosynthesis and respiration]” (registration number 125020301262-2).

Информация об авторах:

Силина Екатерина Валерьевна – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: silina@ib.komisc.ru).

Табаленкова Галина Николаевна – доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru).

Головко Тамара Константиновна – доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: golovko@ib.komisc.ru).

About the authors:

Ekaterina V. Silina – Candidate of Sciences (Biology), Researcher, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Science (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: silina@ib.komisc.ru).

Galina N. Tabalenkova – Doctor of Sciences (Biology), Associate Professor, Leading Researcher, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru).

Tamara K. Golovko – Doctor of Sciences (Biology), Professor, Chief Researcher, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: golovko@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

Силина, Е. В. Содержание и состав липидов в листьях растений на Южном Тимане (ботанический заказник «Сойвинский») / Е. В. Силина, Г. Н. Табаленкова, Т. К. Головко // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2025. – № 7 (83). – С. 93–99.

For citation:

Silina, E. V. Soderzhanie i sostav lipidov v listyah rastenij na Yuzhnom Timane (botanicheskij zakaznik «Sojvinskij») [The content and composition of lipids in plant leaves in the Southern Timan (Soivinsky Botanical Reserve)] / E. V. Silina, G. N. Tabalenkova, T. K. Golovko // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2025. – № 7 (83). – P. 93–99.

Дата поступления статьи: 15.08.2025

Прошла рецензирование: 04.08.2025

Принято решение о публикации: 15.09.2025

Received: 15.08.2025

Reviewed: 04.08.2025

Accepted: 15.09.2025

Сезонная динамика дегидринов и температуры замерзания воды в талломах лишайника *Lobaria pulmonaria* в условиях средней тайги

Т. К. Головко*, Н. Е. Коротаева**, Р. В. Малышев*,
Г. Н. Табаленкова*, М. А. Шелякин*

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

** Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН,
г. Иркутск
golovko@ib.komisc.ru

Аннотация

Исследовали сезонные изменения содержания белков-дегидринов, оводненности и температуры замерзания воды в лишайнике *Lobaria pulmonaria* (лобария легочная). Впервые идентифицировано два дегидрина с мол. массой 40 и 43 кДа. Они присутствовали в талломах в течение всего года, что свидетельствует о конститутивной экспрессии данных белков. Наименьшее их содержание отмечали в наиболее благоприятный для роста весенний период. Показано увеличение содержания этих белков при десикации талломов в дневные часы летом и их повышенный уровень при переходе к холодному времени года. Содержание воды варьировало в пределах 45–70 % сырой массы лишайников. Температура кристаллизации воды в талломах изменялась в зависимости от сезона и составляла минус 10–11°С в наиболее холодный период. При снижении температуры фазовому переходу «вода – лед» подвергалось от 25 до 45 % всей содержащейся в талломах воды. Высказано предположение о существовании связи уровня дегидринов с оводненностью и температурой замерзания воды, и об их участии в формировании фракции сильно связанной воды.

Ключевые слова:

Lobaria pulmonaria, таллом, белки-дегидрины, содержание воды, температура замерзания воды

Введение

Лишайники – уникальные фототрофные организмы. Они представляют собой ассоциацию гетеротрофного микобионта и фотосинтезирующего фотобионта. Согласно современным исследованиям [1], метагеном лишайников, помимо геномов микобионта (грибы) и фотобионта (зеленые водоросли и/или цианобактерии), содержит геномы множества видов бактерий. Лишайники проявляют высо-

Seasonal dynamics of dehydrins and water freezing temperatures in the thalli of the lichen *Lobaria pulmonaria* in the middle taiga zone

T. K. Golovko*, N. E. Korotaeva**, R. V. Malyshev*,
G. N. Tabalenkova*, M. A. Shelyakin*

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

** Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry,
Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Irkutsk
golovko@ib.komisc.ru

Abstract

Seasonal changes in the content of dehydrin proteins, water content, and freezing point of water in the lichen *Lobaria pulmonaria* have been studied. Two dehydrins with mol. weight of 40 and 43 kDa have been identified for the first time. They are available in the thalli throughout the year, which indicates the constitutive expression of these proteins. The lowest content of these dehydrins has been identified for the spring period, which is the most favorable time for the lichen growth. Desiccation of the thalli in warm summer days increases the content of the proteins. The change for the cold year period also provokes an increase in their concentration. The relative water content ranges from 45 % to 70 % fresh weight of the thalli. The water crystallisation temperature varies depending on the season and is minus 10–11 °C for the coldest period. As the temperature decreases, 25–45 % of the total water content in the thalli undergoes a phase transition from water to ice. It has been suggested that the level of dehydrins correlates with the water content and freezing point of the water, and that dehydrins contribute to the formation of a fraction of the strongly bound water.

Keywords:

Lobaria pulmonaria, thallus, dehydrin proteins, water content, water freezing point

ков леса, о чем свидетельствует высокое биологическое разнообразие лишенобиоты в бореальной зоне [4].

Лишайники – многолетние, медленно растущие пойкилогидрические организмы. Благоприятными для их роста являются весенний и осенний периоды с умеренной температурой и высокой влажностью. Летом талломы лишайников часто подсыхают и становятся физиологически неактивными, но быстро восстанавливают свои функции при увлажнении. Так, например, у крупнолистоватого лишайника *Lobaria pulmonaria* в теплый и сухой период днем превалировало дыхание, а поглощение CO_2 отмечали только в ранние утренние часы после гидратации талломов парами атмосферной влаги [5]. Проведенные нами ранее исследования показали, что отобранные зимой талломы после увлажнения и 2–3-часовой акклимации в комнатных условиях были способны ассимилировать CO_2 со скоростью, сопоставимой с измеренной в благоприятный для роста период [6].

В данной работе представлены результаты изучения сезонной динамики уровня дегидринов, содержания и температуры замерзания воды в талломах лишайника *L. pulmonaria* в годичном цикле.

Дегидрины представляют собой высокогидрофильные белки, характеризующиеся наличием высококонсервативных Y-, S- и K-сегментов, богатых глицином участков и высокой термоустойчивостью [7, 8]. Они накапливаются в разных клеточных компартментах и тканях растений в ответ на осмотический стресс, вызванный дефицитом воды, низкой температурой, высокой засоленностью, и участвуют в стабилизации важных биологических макромолекул и мембран [9]. Имеются данные о роли этих белков в защите клеток при холодовой адаптации и формировании морозоустойчивости древесных растений [10–13]. Количество дегидринов в растениях сильно варьирует в зависимости от вида и условий среды, а их мол. массы находятся в пределах 15–150 кДа [14]. Сведения о дегидринах лишайников весьма ограничены и касаются в основном фотобионта. По данным работ [15, 16], в лишайниковой водоросли *Trebouxia erici* постоянно присутствовали пять дегидринов с мол. массой 15, 18, 34, 40 и 120 кДа.

Материалы и методы

Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm. (лобария легочная) – эпифитный крупнолистоватый лишайник. Вид распространен в бореальных, умеренных, горных и океанических районах северного полушария и тропических лесах Восточной и Южной Африки [17]. Охраняется в большинстве стран северной и центральной Европы.

Таллом *L. pulmonaria* гетеромерного типа с четко очерченным альгальным слоем под плотно прилегающими друг к другу гифами верхней коры. Под слоем клеток зеленой водоросли рыхло расположены гифы гриба, формирующие сердцевину. Нижний коровый слой имеет выросты (ризиды), с помощью которых слоевище прикрепляется к субстрату. Толщина хорошо развитого таллома в зоне резин может достигать 300 мм, вне ее составляет около 200 мм [5].

Талломы (слоевища) лишайника отбирали в старовозрастном осиннике с примесью ели и пихты вблизи г. Сыктывкара (61° 34' с. ш., 50° 33' в. д.). Сбор образцов осуществляли со стволов деревьев на высоте 1–3 м от земли в первой половине дня (10–11 ч) в разные сезоны года. Район исследований характеризуется умеренно-континентальным климатом, со среднегодовой температурой воздуха около +1° С. Среднесуточная температура самого теплого месяца (июля) – около +17° С, самого холодного (января) – минус 16° С. Годовое количество осадков составляет 600–700 мм. Наибольшее их количество выпадает летом и осенью, 60–80 мм за месяц, зимой и весной месячная норма осадков в 1,5–2 раза меньше. Переход средней суточной температуры через 0° С весной происходит во второй декаде апреля, осенью – в начале октября. Длительность безморозного периода составляет 180–190 дней, а продолжительность периода со среднесуточной температурой >5° С – около 160 дней [18].

Свежеотобранные талломы фиксировали в жидком азоте и высушивали лиофильно с помощью FreeZone 2.5 L (Labconso, США). Растворимый белок выделяли из лиофильно высушенного материала. Для этого образцы (0,1 г), охлажденные в жидком азоте, тщательно растирали с кварцевым песком в присутствии метанола (1 : 4, v/v). Осадок, получившийся после центрифугирования гомогената (9000 g, 1 мин, 4° С), последовательно смешивали с 25%-ным хлороформом и метанолом, каждый раз отбрасывая жидкую фазу после центрифугирования (9000 g, 1 мин, 4° С). Общий белок, содержащийся в осадке, растворяли на водяной бане (3 мин.) в буфере для образца, содержащем 0,125 М Трис-НСl (pH 6,8), 10 % додецилсульфата натрия, 10 мМ β-меркаптоэтанол, 1 мМ ЭДТА, 20 % глицерина. Содержание белка в образце определяли с помощью флуориметра QubitTM (“Invitrogen”, США). Электрофорез в ПААГ и иммуноблоттинг проводили в системе miniProtein III (“Bio-Rad”, США) по прилагаемой инструкции. Для иммуноблоттинга использовали первичные антитела против специфической K-последовательности дегидринов (Agrisera, AS07 206, Швеция) и вторичные антитела, конъюгированные с щелочной фосфатазой (Sigma, США) [19]. Молекулярную массу выявленных дегидринов определяли с использованием белковых маркеров PageRuler Unstained Protein Ladder (Thermo Scientific, США) с помощью программного обеспечения Image Laboratory (версия 5.2) (Bio Rad, США). Содержание дегидринов оценивали с помощью программы Gel Analysis после перевода изображения мембраны в цифровой формат в условных единицах как отношение количества окрашенных пикселей данного белка к общей сумме окрашенных пикселей на мембране [20].

Температуру замерзания воды определяли калориметрически на калориметре DSC – 60 Shimadzu (Япония) [21]. Образцы (кусочки свежесобранных талломов массой до 50 мг) взвешивали, помещали в алюминиевый контейнер объемом 90 мм³ и охлаждали со скоростью 1°С/мин от +5° С до –30° С, непрерывно регистрируя интенсивность тепловыделения. Температуру кристаллизации воды определяли по началу пика фазового перехода. После проведения

калориметрических измерений образцы высушивали при +105° С до постоянного веса. Содержание воды определяли по разнице сырой и сухой массы образцов. Количество воды, претерпевшей фазовый переход, – по формуле: $m_{\text{замер. воды}} = 335 \times Q$, где Q – тепловой эффект при нуклеации воды (Дж), 335 – удельная теплота льдообразования в мДж/мг (для пресной воды).

Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Statistica 10 (StatSoft Inc., США). В таблицах и рисунках приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. Значимость различий содержания дегидринов определяли с помощью непараметрического критерия Манна-Уитни ($p < 0,05$). Определения дегидринов выполнены в трех биологических повторностях. Измерения тепловыделения – с использованием четырех-пяти независимых образцов.

Результаты и их обсуждение

Анализ белков *L. pulmonaria* с применением электрофореза и иммуноблоттинга показал наличие в талломах двух четко выраженных белков-дегидринов с мол. массой 40 и 43 кДа. Эти среднемолекулярные дегидрины присутствовали во всех образцах, отобранных в разные сезоны года (рис. 1). Анализ сезонных изменений показал, что содержание дегидринов не оставалось постоянным и изменялось примерно в пять раз (от 0,04 до 0,15 усл. ед. интенсивности окрашивания) (рис. 2). Низкое содержание дегидринов выявлено в январе и третьей декаде апреля, когда в лесу еще лежал снег, но дневные температуры уже достигали +10° С. В сентябре содержание дегидринов в талломах было существенно выше. Высокие количества этих белков отмечены в конце июня. Этот период характеризовался сравнительно сухой и теплой погодой, когда температура воздуха в полуденные часы поднималась до +28... +30° С, при этом относительная влажность воздуха снижалась до 40 %. Анализ образцов, отобранных в разное время суток, показал максимум содержания дегидринов в полуденные часы (рис. 2), далее содержание обоих белков снижалось, к утру оно было в два раза ниже величин, характерных для полудня.

Содержание воды в лишайнике варьировало в пределах от 45 до 70 % сырой массы талломов (рис. 3). Наибольшая оводненность талломов была отмечена в октябре. В остальное вре-

мя этот показатель составлял 50–60 % сырой массы образцов. Калориметрические определения показали, что температура фазового перехода «вода-лед» в холодный период (ноябрь–январь) составляла –9... –11° С, в теплое время была на 2–3° С выше. Заметное снижение температуры заморозки воды отмечали уже в сентябре. В зависимости от сезона и оводненности, фазовому переходу подвергалось от 25 до 45 % содержащейся в талломах воды.

Нами выявлены сезонные изменения уровня белков-дегидринов, оводненности и температуры заморозки воды в лишайнике *L. pulmonaria*. В талломах идентифицировано два дегидрина с мол. массой 40 и 43 кДа. По имеющимся в литературе сведениям, растительные дегидрины представлены белками с мол. массой от 15 до 150 кДа [14] и могут отличаться высоким внутривидовым

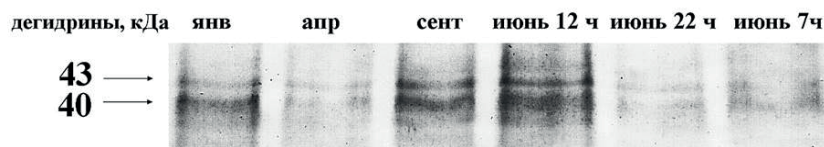


Рисунок 1. Сезонные и суточные изменения содержания дегидринов в талломах *Lobaria pulmonaria* по результатам Western Blot. Приведено изображение типичной мембраны.

Условные обозначения. янв – январь; апр – апрель; сент – сентябрь. Слева указаны молекулярные массы дегидринов.

Figure 1. Seasonal and daily changes in the content of dehydrins in the thalli of *Lobaria pulmonaria* according to the Western Blot. The figure illustrates the typical membrane.

Keys. янв – January; апр – April; сент – September. The molecular weights of the dehydrins are given on the left.

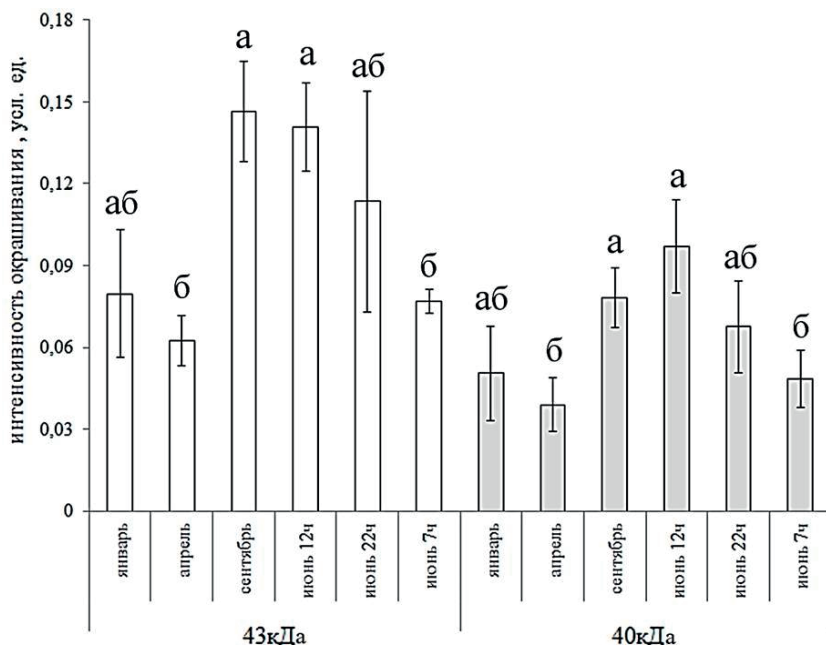


Рисунок 2. Сезонные и суточные изменения содержания дегидринов в талломах *Lobaria pulmonaria* по результатам денситометрического измерения.

Примечание. Приведены средние значения и стандартные ошибки ($n = 3$). Разные буквы над столбцами обозначают статистически значимые различия в сезонной и суточной динамике. Оценку значимости различий проводили с помощью критерия Манна-Уитни в программе Statistica при $p < 0,05$ отдельно для каждого из дегидринов.

Figure 2. Seasonal and daily changes in the content of dehydrins in the thalli of *Lobaria pulmonaria* according to the results of densitometric measurement.

Note. The mean values and standard errors ($n = 3$) are given. The different letters above the columns indicate significant differences between month and time of day. The significance of the differences was assessed using the Mann-Whitney U-test in the Statistica program at $p < 0.05$ separately for each of the dehydrins.

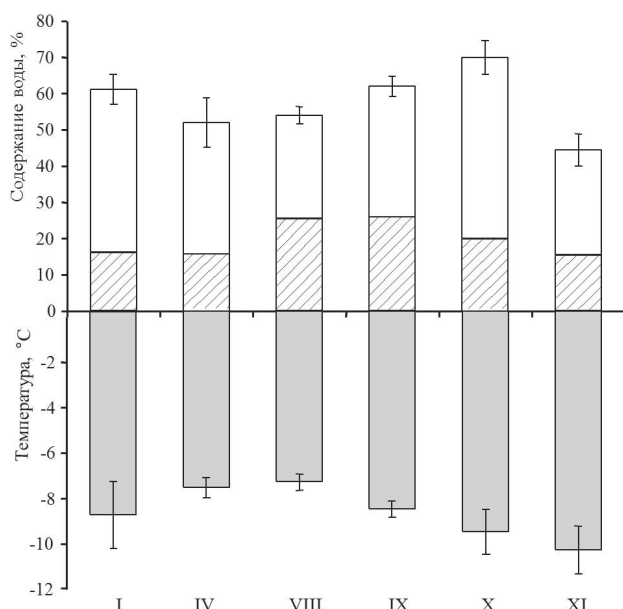


Рисунок 3. Сезонные изменения температуры фазового перехода «вода-лед», содержание воды и доля замерзшей воды (показано штриховкой) в талломах *Lobaria pulmonaria*.

Примечание. Римскими цифрами обозначены сроки (месяцы) отбора образцов.

Figure 3. Seasonal changes in the "water-ice" phase transition temperature, water content, and the fraction of frozen water (shown by hatching) in the thalli of *Lobaria pulmonaria*.

Note. Roman numerals indicate the sampling dates (months).

полиморфизмом [12, 22, 23].

Имеющиеся в литературе сведения о сезонной динамике дегидринов, в основном, касаются почек древесных и листьев хвойных растений [12, 13, 22, 24]. Характер сезонной динамики дегидринов в почках березы плосколистной и хвое сосны обыкновенной позволил авторам сделать заключение об участии этих белков в процессах, ассоциированных с формированием низкотемпературной устойчивости древесных растений [22]. Стабильно высокий уровень дегидринов сохранялся в течение всего периода с низкими отрицательными температурами, причем фракция низкомолекулярных дегидринов увеличивалась зимой [12, 13].

В талломах *L. pulmonaria* постоянно присутствовали два белка – дегидрина с мол. массой 43 и 40 кДа (рис. 1, 2), что свидетельствует об их конститутивном биосинтезе. *L. pulmonaria* является трехкомпонентным лишайником, представляющим собой симбиоз между грибом-аскомицетом (микобионтом), зеленой водорослью (фикобионтом) и цианобактерией (цианобионтом). Следует отметить, что дегидрин с мол. массой 40 кДа был обнаружен в лишайниковой водоросли *Trebouxia erici* [16]. В клетках фикобионта *L. pulmonaria* водоросли *Symbiochloris reticulata* [25] были выявлены белки с типичными для дегидринов аминокислотными последовательностями [26]. В клетках линии цианобионта *L. pulmonaria* цианобактерии *Nostoc* дегидрин с мол. массой 40 кДа накапливался в ответ на осмотический стресс [27]. У грибов *Alternaria brassicicola* и *Tuber borchii* из отдела аскомицетов экспрессия генов нескольких дегидринов усиливалась при действии температурного, окислительного или осмотического стрессов

[28, 29]. Таким образом, весьма вероятно, что продуцентом дегидринов может быть любой из компонентов *L. pulmonaria*, при этом продуцентом дегидрина с массой 40 кДа может быть цианобионт. Условия среды могут по-разному влиять на способность компонентов лишайника к биосинтезу дегидринов. Выявление вклада каждого из компонентов лишайника в накопление этих белков при разных условиях требует отдельного исследования.

Анализ сезонной динамики дегидринов в талломах лобарии выявил их пониженное содержание весной (конец апреля). Мы связываем это с благоприятными для активного метаболизма и роста лишайников условиями (достаточная влажность и умеренная температура). Согласно ранее опубликованным данным [6], интенсивность тепловыделения (показателя, отражающего общую метаболическую активность) весной была в 2,5 раза выше, чем летом.

Анализ образцов талломов, отобранных в сухой и теплый период (конец июня), выявил значительные суточные изменения уровня дегидринов. Наибольшее их содержание было отмечено в полуденные часы, когда талломы практически полностью теряли воду и высыхали. Учитывая способность дегидринов связывать воду, наши результаты могут свидетельствовать об участии этих белков в защите клеточных структур при дегидратации лишайников в теплый и сухой период.

Сведения о температуре замерзания воды в лишайниках неоднозначны. В работе [30] показано, что при охлаждении талломов *Umbilicaria aprina* до -20°C клеточная вода диффундировала из грибных и водорослевых клеток и кристаллизовалась на поверхности гиф в межклетниках медуллярного и альгального слоев. При нагревании таллома вода оттаивала и поглощалась клетками, которые снова становились тургесцентными. В талломах лишайников было обнаружено несколько фракций воды (слабо, сильно и очень сильно связанная), которые замерзали при разной температуре [31]. По нашим данным, полученным методом дифференциальной калориметрии, температура перехода «вода-лед» в талломах *L. pulmonaria* варьировала в пределах $-7...-11^{\circ}\text{C}$, причем в теплый период года (весна – лето) она была выше, чем в холодный (поздняя осень – зима).

Большой интерес представляет показатель, характеризующий количество воды в талломе, которое может участвовать в кристаллизации. Эту величину можно оценить по площади, ограничиваемой кривой фазового перехода, «вода-лед». Расчеты показали, что замерзало от одной четверти до половины всей содержащейся в талломе воды. По-видимому, замерзанию подвергалась свободная вода, находящаяся в межклетниках, вакуолях, клеточной оболочке и, возможно, слабо связанная вода, гидратирующая коллоиды цитоплазмы. Вероятно, остальная часть воды была представлена фракциями сильно и очень сильно связанной воды. Такая вода может быть связана с гидрофильными радикалами макромолекул (белков, липидов) клеточных мембран, белками-ферментами и т. п. Согласно данным работы [32], при температурах -20°C и ниже всю способную к кристаллизации воду в мери-

стемах почек хвойных древесных растений удерживают низкомолекулярные водорастворимые вещества, включающие в основном водорастворимые белки цитоплазмы, свободные аминокислоты и водорастворимые углеводы. Вероятно, что в формировании фракции сильно связанной воды участвуют также обладающие высокой гидрофильностью дегидрины. По данным доклада [22], сезонные вариации дегидринов коррелировали с изменением содержания воды в хвое сосны обыкновенной.

Заключение

Итак, в лишайнике *L. pulmonaria* впервые идентифицировано два белка-дегидрина с мол. массой 40 и 43 кДа. Они присутствовали в талломах в течение всего года, но их содержание варьировало в зависимости от сезона. Наименьшее количество данных белков было обнаружено в наиболее благоприятный для роста талломов весенний период.

Показано увеличение содержания дегидринов летом в полуденные часы при десикации талломов. Уровень дегидринов сохранялся сравнительно высоким в осенне-зимний период. Температура кристаллизации воды в осенне-зимний период составляла в среднем -10°C и была на $2-3^{\circ}\text{C}$ ниже, чем в более теплый весенне-летний период. Относительное содержание воды варьировало в пределах от 45 до 70 % сырой массы талломов. При снижении температуры фазовому переходу «вода – лед» подвергалось от 25 до 45 % всей содержащейся в талломах воды. Высказано предположение, что дегидрины могут участвовать в формировании фракции сильно связанной воды. По-видимому, существует связь между уровнем дегидринов, оводненностью и температурой замерзания воды в годичном цикле у талломов лишайника *L. pulmonaria*. Однако требуется больше экспериментальных данных для подтверждения этого предположения.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

- Complexity of the lichen symbiosis revealed by metagenome and transcriptome analysis of *Xanthoria parietina* / G. Tagirdzhanova, K. Scharnag, N. Sahu [et al.] // *Current Biology*. – 2025. – Vol. 35. – P. 799–817. – DOI: 10.1016/j.cub.2024.12.041
- Oliver, M. J. Desiccation-tolerance of plant tissues: a mechanistic overview / M. J. Oliver, J. D. Bewley // *Horticultural Reviews*. John Wiley & Sons, 1996. – P. 171–213. – DOI: 10.1002/9780470650608.ch3
- Kappen, L. Opportunistic growth and desiccation tolerance: the ecological success of poikilohydrous autotrophs / L. Kappen, F. Valladares // *Handbook of Functional Plant Ecology* / eds. F. Pugnaire, F. Valladares. – New York : Marcel Dekker, 1999. – P. 9–80.
- Пыстина, Т. Н. Лишайники таёжных лесов Европейского северо-востока: подзоны южной и средней тайги / Т. Н. Пыстина. – Екатеринбург: Уральское отделение РАН, 2003. – 239 с.
- Функциональная экология лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в таежной зоне на европейском северо-востоке России / Т. К. Головкин, И. В. Далькэ, О. В. Дымова [и др.] // *Известия Коми научного центра УрО РАН*. – 2018. – № 3 (35). – С. 23–33. – DOI: 10.19110/1994-5655-2018-3-23-33
- Photosynthetic and respiratory capacity of foliose lichen *Lobaria pulmonaria* throughout the annual cycle / M. A. Shelyakin, I. G. Zakhozhiy, I. V. Dalke [et al.] // *Russian Journal of Plant Physiology*. – 2021. – Vol. 68. – P. 1048–1058. – DOI: 10.1134/S1021443721060182
- Plant dehydrins and stress tolerance: versatile proteins for complex mechanisms / M. Hanin, F. Brini, C. Ebel [et al.] // *Plant Signal. Behav.* – 2011. – Vol. 6. – P. 1503–1509. – DOI: 10.4161/psb.6.10.17088
- Campbell, S. A. Dehydrins: genes, proteins, and associations with phenotypic traits / S. A. Campbell, T. J. Close // *New Phytol.* – 1997. – Vol. 137. – P. 61–74. – DOI: 10.1046/j.1469-8137.1997.00831.x
- Yu, Z. Structural and functional dynamics of dehydrins: A plant protector protein under abiotic stress / Z. Yu, X. Wang, L. Zhang // *Int J Mol Sci.* – 2018. – Vol. 19. – P. 3420. – DOI: 10.3390/ijms19113420.
- RcDhn5, a cold acclimation responsive dehydrin from *Rhododendron catawbiense* rescues enzyme activity from dehydration effects *in vitro* and enhances freezing tolerance in RcDhn5 overexpressing *Arabidopsis* plants / Y. Peng, J. L. Reyes, H. Wei [et al.] // *Physiol. Plant.* – 2008. Vol. 134. – P. 583–597. – DOI: 10.1111/j.1399-3054.2008.01164.x
- Cuevas-Velazquez, C. L. Dissecting the cryoprotection mechanisms for dehydrins / C. L. Cuevas-Velazquez, D. F. Rendón-Luna, A. A. Covarrubias // *Front. Plant Sci.* – 2014. – Vol. 5. – P. 1–6. – DOI: 10.3389/fpls.2014.00583
- Дегидрины, ассоциированные с формированием морозостойчивости березы плосколистной / А. Г. Пономарев, Т. Д. Татарина, А. А. Перк [и др.] // *Физиология растений*. – 2014. – Т. 61. – С. 114–120. – DOI: 10.7868/S0015330313060092
- Связь дегидринов с адаптацией лиственницы Каяндера к условиям криолитозоны Якутии / Т. Д. Татарина, А. А. Перк, А. Г. Пономарев [и др.] // *Физиология растений*. – 2023. – Т. 70. – С. 537–546. – DOI: 10.31857/S0015330323060016X
- Close, T. J. Dehydrins: emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration proteins / T. J. Close // *Physiol. Plant.* – 1996. – Vol. 97. – P. 795–803.
- Dehydration rate and time of desiccation affect recovery of the lichenic algae *Trebouxia erici*: alternative and classical protective mechanisms / F. Gasulla, P. Gómez de Nova, A. Esteban-Carrasco [et al.] // *Planta*. – 2009. – Vol. 231. – P. 195–208. – DOI: 10.1007/s00425-009-1019-y
- Advances in understanding of desiccation tolerance of lichens and lichen-forming algae / F. Gasulla, E. M. del Campo, L. M. Casano [et al.] // *Plants*. – 2021. – Vol. 10. – P. 807. – DOI: 10.3390/plants10040807

17. Yoshimura, I. The genus *Lobaria* of Eastern Asia / I. Yoshimura // J. Hatt. Bot. Lab. – 1971. – N 34. – P. 231–264.
18. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии / отв. ред. А. И. Таскаев. – М.: Издательский дом «Дрофа»; Издательство «ДиК», 1997. – 115 с.
19. Timmons, T. M. Protein blotting and immunodetection / T. M. Timmons, B. S. Dunbar // Meth. Enzymol. – 1990. – Vol. 182. – P. 679–688.
20. Quantitative analysis of differential dehydration regulation in pine and spruce seedlings under water deficit / A. V. Kartashov, I. E. Zlobin, P. P. Pashkovskiy [et al.] // Plant Physiol. Biochem. – 2021. – Vol. 162. – P. 237–246.
21. Малышев, Р. В. Определение свободной и связанной воды в растительных тканях с различным осмотическим давлением, сравнительный анализ метода высушивания над водоотнимающей средой и дифференциальной сканирующей калориметрии / Р. В. Малышев // Успехи современной биологии. – 2021. – Т. 141. – С. 164–171. – DOI: 10.31857/S004213242102006X
22. Стрессовые белки-дегидрины в хвое *Pinus sylvestris* L. в условиях экстремального климата Якутии / Т. Д. Татаринова, А. А. Перк, В. В. Бубякина [и др.] // Доклады Академии наук. – 2017. – Т. 473, № 2. – С. 233–236. – DOI: 10.7868/S0869565217080242
23. Особенности стрессовых белков-дегидринов березы *Betula* L. в условиях криолитозоны / Т. Д. Татаринова, А. А. Перк, А. Г. Пономарев [и др.] // Сибирский лесной журнал. – 2020. – № 2. – С. 21–30. – DOI: 10.15372/SJFS20200203
24. Дегидрины в адаптации сосны обыкновенной и ели сибирской к условиям произрастания в период вегетации / Н. Е. Коротаева, М. В. Иванова, Г. Г. Суворова, [и др.] // Сибирский лесной журнал. – 2020. – № 6. – С. 54–63. – DOI: 10.15372/SJFS20200605
25. Taxonomic revision and species delimitation of coccoid green algae currently assigned to the genus *Dictyochloropsis* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) / P. Škaloud, T. Friedl, C. Hallmann [et al.] // J. Phycol. – 2016. – Vol. 52. – P. 599–617. – DOI: 10.1111/jpy.12422
26. Strimbeck, G. R. Order in chaos: Lesser-conserved and repeat structures in dehydrins / G. R. Strimbeck // Biomolecules. – 2025. – Vol. 15. – P. 137. – DOI: 10.3390/biom15010137
27. Close, T. J. An osmotic stress protein of cyanobacteria is immunologically related to plant dehydrins / T. J. Close, P. J. Lammers // Plant Physiol. – 1993. – Vol. 101. – P. 773–779. – DOI: 10.1104/pp.101.3.773
28. Abba, S. A dehydration-inducible gene in the truffle *Tuber borchii* identifies a novel group of dehydrins / S. Abba, S. Ghignone, P. Bonfante // BMC Genomics. – 2006. – Vol. 7. – P. 39. – DOI: 10.1186/1471-2164-7-39
29. Dehydrin-like proteins in the necrotrophic fungus *Alternaria brassicicola* have a role in plant pathogenesis and stress response/ S. Pochon, P. Simoneau, S. Pigné [et al.] // PLoS One. – 2013. – Vol. 8. – P. e75143. – DOI: 10.1371/journal.pone.0075143
30. Schroeter, B. Water relations in lichens at subzero temperatures: structural changes and carbon dioxide exchange in the lichen *Umbilicaria aprina* from continental Antarctica / B. Schroeter, C. Scheidegger // New Phytol. – 1995. – Vol. 131. – P. 273–285. – DOI: 10.1111/j.1469-8137.1995.tb05729.x
31. Harańczyk, H. Deep dehydration of *Umbilicaria aprina* thalli observed by proton NMR and sorption isotherm / H. Harańczyk, M. Bacior, M. A. Olech // Antarctic Science. – 2008. – Vol. 20. – P. 527–535. – DOI: 10.1017/S0954102008001363
32. Алаудинова, Е. В. Экологические особенности низкотемпературной адаптации лесообразующих хвойных видов Сибири: структурно-химические изменения меристем почек: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Е. В. Алаудинова. – Красноярск, 2011. – 36 с.

References

1. Complexity of the lichen symbiosis revealed by metagenome and transcriptome analysis of *Xanthoria parietina* / G. Tagirdzhanova, K. Scharnag, N. Sahu [et al.] // Current Biology. – 2025. – Vol. 35. – P. 799–817. – DOI: 10.1016/j.cub.2024.12.041
2. Oliver, M. J. Desiccation-tolerance of plant tissues: a mechanistic overview / M. J. Oliver, J. D. Bewley // Horticultural Reviews. John Wiley & Sons, 1996. – P. 171–213. – DOI: 10.1002/9780470650608.ch3
3. Kappen, L. Opportunistic growth and desiccation tolerance: the ecological success of poikilohydrous autotrophs / L. Kappen, F. Valladares // Handbook of Functional Plant Ecology / eds. F. Pugnaire, F. Valladares. – New York: Marcel Dekker, 1999. – P. 9–80.
4. Pystina, T. N. Lishayniki tayozhnykh lesov Yevropeyskogo Severo-Vostoka: podzony yuzhnoy i sredney taygi [Lichens of taiga forests of the European North-East: subzones of the southern and middle taiga] / T. N. Pystina. – Ekaterinburg: Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 2003. – 239 p.
5. Funktsional'naya ekologiya lishaynika *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. v tayezhnoy zone na yevropeyskom severo-vostoke Rossii [Functional ecology of the lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in the taiga zone in the European north-east of Russia] / T. K. Golovko, I. V. Dalke, O. V. Dymova [et al.] // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. – 2018. – № 3 (35). – P. 23–33. DOI: 10.19110/1994-5655-2018-3-23-33
6. Photosynthetic and respiratory capacity of foliose lichen *Lobaria pulmonaria* throughout the annual cycle / M. A. Shelyakin, I. G. Zakhozhiy, I. V. Dalke [et al.] // Russian Journal of Plant Physiology. – 2021. – Vol. 68. – P. 1048–1058. – DOI: 10.1134/S1021443721060182
7. Plant dehydrins and stress tolerance: versatile proteins for complex mechanisms / M. Hanin, F. Brini, C. Ebel [et al.] // Plant Signal. Behav. – 2011. – Vol. 6. – P. 1503–1509. – DOI: 10.4161/psb.6.10.17088

8. Campbell, S. A. Dehydrins: genes, proteins, and associations with phenotypic traits / S. A. Campbell, T. J. Close // *New Phytol.* – 1997. – Vol. 137 – P. 61–74. – DOI: 10.1046/j.1469-8137.1997.00831.x
9. Yu, Z. Structural and functional dynamics of dehydrins: A plant protector protein under abiotic stress / Z. Yu, X. Wang, L. Zhang // *Int J Mol Sci.* – 2018 – Vol. 19. – P. 3420. – DOI: 10.3390/ijms19113420.
10. RdDhn5, a cold acclimation responsive dehydrin from *Rhododendron catawbiense* rescues enzyme activity from dehydration effects *in vitro* and enhances freezing tolerance in RdDhn5 overexpressing *Arabidopsis* plants / Y. Peng, J. L. Reyes, H. Wei [et al.] // *Physiol. Plant.* – 2008. Vol. 134. – P. 583–597. – DOI: 10.1111/j.1399-3054.2008.01164.x
11. Cuevas-Velazquez, C. L. Dissecting the cryoprotection mechanisms for dehydrins / C. L. Cuevas-Velazquez, D. F. Rendón-Luna, A. A. Covarrubias // *Front. Plant Sci.* – 2014. – Vol. 5. – P. 1–6. – DOI: 10.3389/fpls.2014.00583
12. Degidrinny, associirovannye s formirovaniem morozoustojchivosti berezy ploskolistnoj [Dehydrins associated with the formation of frost resistance of flat-leaved birch] / A. G. Ponomarev, T. D. Tatarinova, A. A. Perk [et al.] // *Fiziologiya rastenij* [Russian Journal of Plant Physiology]. – 2014. – Vol. 61. – P. 114–120. – DOI: 10.7868/S0015330313060092
13. Svyaz' degidrinov s adaptaciej listvennicy Kayandera k usloviyam kriolitozony Yakutii [The relationship of dehydrins with the adaptation of Kayander larch to the conditions of the cryolithozone of Yakutia] / T. D. Tatarinova, A. A. Perk, A. G. Ponomarev [et al.] // *Fiziologiya rastenij* [Russian Journal of Plant Physiology]. – 2023. – Vol. 70. – P. 537–546. – DOI: 10.31857/S001533032360016X
14. Close, T. J. Dehydrins: emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration proteins / T. J. Close // *Physiol. Plant.* – 1996. – Vol. 97. – P. 795–803.
15. Dehydration rate and time of desiccation affect recovery of the lichenic algae *Trebouxia erici*: alternative and classical protective mechanisms / F. Gasulla, P. Gómez de Nova, A. Esteban-Carrasco [et al.] // *Planta.* – 2009. – Vol. 231. – P. 195–208. – DOI: 10.1007/s00425-009-1019-y
16. Advances in understanding of desiccation tolerance of lichens and lichen-forming algae / F. Gasulla, E. M. del Campo, L. M. Casano [et al.] // *Plants.* – 2021. – Vol. 10. – P. 807. – DOI: 10.3390/plants10040807
17. Yoshimura, I. The genus *Lobaria* of Eastern Asia / I. Yoshimura // *J. Hatt. Bot. Lab.* – 1971. – № 34. – P. 231–264.
18. Atlas Respubliki Komi po klimatu i gidrologii [Atlas of the Komi Republic on climate and hydrology] / ed. A. I. Taskaev. – Moscow: Drofa; DiK, 1997. – 115 p.
19. Timmons, T. M. Protein blotting and immunodetection / T. M. Timmons, B. S. Dunbar // *Meth. Enzymol.* – 1990. – Vol. 182. – P. 679–688.
20. Quantitative analysis of differential dehydrin regulation in pine and spruce seedlings under water deficit / A. V. Kartashov, I. E. Zlobin, P. P. Pashkovskiy [et al.] // *Plant Physiol. Biochem.* – 2021. – Vol. 162. – P. 237–246.
21. Malyshev, R. V. Opredelenie svobodnoj i svyazannoj vody v rastitel'nyh tkanyah s razlichnym osmoticheskim davleniem, sravnitel'nyj analiz metoda vysushivaniya nad vodootnimayushchej sredoj i differencial'noj skaniruyushchej kalorimetrii [Identification of free and bound water in plant tissues with different osmotic pressures, comparative analysis of the drying method over a water-removing medium and differential scanning calorimetry] / R. V. Malyshev // *Uspekhi sovremennoj biologii* [Biology Bulletin Reviews]. – 2021. – Vol. 141 – P. 164–171. – DOI: 10.31857/S004213242102006X
22. Stressovye belki-degidriny v hvoe *Pinus sylvestris* L. v usloviyah ekstremal'nogo klimata Yakutii [Stress related dehydrins in pine needles of *Pinus sylvestris* L. in the conditions of Yakutia's extreme climate] / T. D. Tatarinova, A. A. Perk, V. V. Bubyakina [et al.] // *Doklady Biological Sciences.* – 2017. – Vol. 473, № 2. – P. 233–236. – DOI: 10.7868/S0869565217080242
23. Osobennosti stressovyh belkov-degidrinov berezy Betula L. v usloviyah kriolitozony [Features of stress related dehydrins in *Betula* L. in cryolithozone conditions] / T. D. Tatarinova, A. A. Perk, A. G. Ponomarev [et al.] // *Sibirskij lesnoj zhurnal* [Siberian Journal of Forest Science]. – 2020. – № 2. – P. 21–30. – DOI: 10.15372/SJFS20200203
24. Degidrinny v adaptacii sosny obyknovЕННОj i eli sibirskoj k usloviyam proizrastaniya v period vegetacii [Dehydrins in the adaptation of Scots pine and Siberian spruce to growing season conditions] / N. E. Korotaeva, M. V. Ivanova, G. G. Suvorova [et al.] // *Sibirskij lesnoj zhurnal* [Siberian Journal of Forest Science]. – 2020. – № 6. – P. 54–63. – DOI: 10.15372/SJFS20200605
25. Taxonomic revision and species delimitation of coccoid green algae currently assigned to the genus *Dictyochloropsis* (*Trebouxiphyceae*, *Chlorophyta*) / P. Škaloud, T. Friedl, C. Hallmann [et al.] // *J. Phycol.* – 2016. – Vol. 52. – P. 599–617. – DOI: 10.1111/jpy.12422
26. Strimbeck, G. R. Order in chaos: Lesser-conserved and repeat structures in dehydrins / G. R. Strimbeck // *Biomolecules.* – 2025. – Vol. 15. – P. 137. – DOI: 10.3390/biom15010137
27. Close, T. J. An osmotic stress protein of cyanobacteria is immunologically related to plant dehydrins / T. J. Close, P. J. Lammers // *Plant Physiol.* – 1993. – Vol. 101. – P. 773–779. – DOI: 10.1104/pp.101.3.773
28. Abba, S. A dehydration-inducible gene in the truffle *Tuber borchii* identifies a novel group of dehydrins / S. Abba, S. Ghignone, P. Bonfante // *BMC Genomics.* – 2006. – Vol. 7 – P. 39. – DOI: 10.1186/1471-2164-7-39
29. Dehydrin-like proteins in the necrotrophic fungus *Alternaria brassicicola* have a role in plant pathogenesis and stress response/ S. Pochon, P. Simoneau, S. Pigné [et al.] // *PLoS One.* – 2013. – Vol. 8. – P. e75143. – DOI: 10.1371/journal.pone.0075143
30. Schroeter, B. Water relations in lichens at subzero temperatures: structural changes and carbon dioxide ex-

- change in the lichen *Umbilicaria aprina* from continental Antarctica / B. Schroeter, C. Scheidegger // *New Phytol.* – 1995. – Vol. 131. – P. 273–285. – DOI: 10.1111/j.1469-8137.1995.tb05729.x
31. Harańczyk, H. Deep dehydration of *Umbilicaria aprina* thalli observed by proton NMR and sorption isotherm / H. Harańczyk, M. Baciór, M. A. Olech // *Antarctic Science.* – 2008. – Vol. 20. – P. 527–535. – DOI: 10.1017/S0954102008001363
32. Alaudinova, E. V. *Ekologicheskie osobennosti nizkotemperaturnoj adaptacii lesoobrazuyushchih hvoynyh vidov Sibiri: strukturno-himicheskie izmeneniya meristem pochek* [Ecological features of Siberian coniferous forest-forming species low-temperature adaptation: structural and chemical changes in buds meristems]: extended abstract of Doctor's thesis (Biology) / E. V. Alaudinova. – Krasnoyarsk, 2011. – 36 p.

Благодарность (госзадание)

Исследование выполнено в рамках государственного задания Минобрнауки России для ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (тема № 125020301262-2) и Федерального государственного бюджетного учреждения науки Сибирского института физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук (регистрационный номер НИОКТР – 125021902487-9).

Acknowledgements (state task)

The study was carried out within the framework of the state task of the Ministry of Education and Science of the Russian Federation for the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (registration number 125020301262-2) and the Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (registration number 125021902487-9).

Информация об авторах:

Головко Тамара Константиновна – профессор, доктор биологических наук, главный научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 7004365574; <https://orcid.org/0000-0002-7993-9541> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: golovko@ib.komisc.ru).

Коротаева Наталья Евгеньевна – кандидат биологических наук, научный сотрудник Сибирского института физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 6602401022; <https://orcid.org/0000-0003-4236-389X> (664033, Российская Федерация, г. Иркутск, ул. Лермонтова, д. 132; e-mail: knev73@yandex.ru).

Малышев Руслан Владимирович – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 55760783200; <https://orcid.org/0000-0001-6716-6118> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: malrus@ib.komisc.ru).

Табаленкова Галина Николаевна – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 9333071300; <https://orcid.org/0000-0002-1147-2746> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru).

Шелякин Михаил Анатольевич – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 56104108400; <https://orcid.org/0000-0001-8537-6995> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: shelyakin@ib.komisc.ru).

About the authors:

Tamara K. Golovko – Professor, Doctor of Sciences (Biology), Chief Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 7004365574; <https://orcid.org/0000-0002-7993-9541> (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: golovko@ib.komisc.ru).

Natalia E. Korotaeva – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 6602401022; <https://orcid.org/0000-0003-4236-389X> (132 Lermontov st., Irkutsk 664033, Russian Federation; e-mail: knev73@yandex.ru).

Ruslan V. Malyshev – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 55760783200; <https://orcid.org/0000-0001-6716-6118> (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: malrus@ib.komisc.ru).

Galina N. Tabalenkova – Doctor of Sciences (Biology), Leading Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 9333071300; <https://orcid.org/0000-0002-1147-2746> (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru).

Mikhail A. Shelyakin – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 56104108400, <https://orcid.org/0000-0001-8537-6995> (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: shelyakin@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

Сезонная динамика дегидринов и температуры замерзания воды в талломах лишайника *Lobaria pulmonaria* в условиях средней тайги / Т. К. Головки, Н. Е. Коротаева, Р. В. Малышев [и др.] // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2025. – № 7 (83). – С. 100–108.

For citation:

Golovko, T. K. Sezonnaya dinamika degidrinov i temperatury zamerzaniya vody v tallomah lishajnika *Lobaria pulmonaria* v usloviyah srednej tajgi [Seasonal dynamics of dehydrins and water freezing temperatures in the thalli of the lichen *Lobaria pulmonaria* in the middle taiga zone] / T. K. Golovko, N. E. Korotaeva, R. V. Malyshev [et al.] // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2025. – № 7 (83). – P. 100–108.

Дата поступления статьи: 05.09.2025

Прошла рецензирование: 22.09.2025

Принято решение о публикации: 22.09.2025

Received: 05.09.2025

Reviewed: 22.09.2025

Accepted: 22.09.2025

Фотосинтетическая активность листьев кукурузы в центральном агроклиматическом районе Республики Коми

Т. К. Головки, Р. В. Малышев, Г. Н. Табаленкова

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

Аннотация

Кукуруза – одна из основных культур современного мирового растениеводства, относится к группе теплолюбивых растений. Наблюдаемое в последние десятилетия потепление климата в Северном полушарии, появление раннеспелых и холодостойких сортов и гибридов создают предпосылки для выращивания кукурузы на зеленую массу на Севере. Нами установлено, что в условиях центрального агроклиматического района Республики Коми современные гибриды кукурузы способны накапливать 350–500 ц/га зеленой массы. При температуре +20° С и высокой освещенности листья холодостойких раннеспелых гибридов Дорка и Уральский 150 ассимилировали CO₂ со скоростью 20–25 мкмоль/м²с. Зона температурного оптимума фотосинтеза составляла +18... +28° С. Сделано заключение о способности раннеспелых и холодостойких гибридов кукурузы активно фотосинтезировать и формировать урожай зеленой массы при умеренной температуре.

Ключевые слова:

кукуруза, фотосинтез, дыхание, продуктивность, температура, холодный климат

Введение

Продуктивность является интегральным результатом всех функций растительного организма, зависит от генотипических особенностей и физиолого-биохимических свойств видов и сортов, их взаимодействия со средой. В физиологически приемлемых условиях фотосинтетический аппарат растений обеспечивает реализацию генетически детерминированной программы роста и развития, используя энергию солнечной радиации и другие ресурсы (CO₂, вода, минеральные элементы). Значительная часть территории РФ, в том числе Республика Коми, расположена на Севере в зоне рискованного земледелия [1–3]. Сельскохозяйственное производство растениеводческой продукции ограничивается здесь коротким вегетационным периодом и недостатком тепла, что определяет подбор возделываемых культур с учетом критериев соответствия их метаболизма климату. Приоритетное значение в этом

Photosynthetic activity of corn leaves in the central agro-climatic region of the Komi Republic

T. K. Golovko, R. V. Malyshev, G. N. Tabalenkova

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

Abstract

Corn is among the main crops in modern world crop production. It belongs to the group of heat-loving plants. The climate warming observed in the Northern Hemisphere in recent decades, as well as the availability of early-maturing and cold-resistant varieties and hybrids, create opportunities for growing of corn for green mass in the North. We have found that the modern corn hybrids can accumulate 350–500 centners per hectare of green mass in the central agro-climatic region of the Komi Republic. At a temperature of +20° C and the high light intensity, leaves of the cold-resistant, early-ripening hybrids Dorka and Uralskiy 150 assimilate CO₂ at a rate of 20–25 μmol/m²s. The temperature optimum for photosynthesis is +18... +28° C. The authors have concluded about the ability of early-ripening and cold-resistant corn hybrids to actively photosynthesize and yield at moderate temperatures.

Keywords:

corn, photosynthesis, respiration, productivity, temperature, cold climate

отношении имеют изучение физиолого-биохимических и экологических закономерностей формирования продуктивности, выявление особенностей продукционного процесса в условиях холодного климата.

Кукуруза – одна из основных культур современного мирового растениеводства. По валовым сборам зерна она занимает третье место в мире после пшеницы и риса. Кукуруза – растение тропического происхождения с C4-типом фотосинтеза. C4-тип углеводного метаболизма характеризуется наличием двух фотосинтетических циклов, локализованных в различных клетках листа [4]. Это обеспечивает эффективное использование растениями воды и реализацию потенциала продуктивности данной культуры в регионах с теплым засушливым климатом. В Европе кукурузу на зерно возделывают до 52° с. ш., на силос – до 60° с. ш. В полевых условиях ведущим фактором, опреде-

ляющим уровень и суточную динамику скорости ростовых процессов кукурузы, является температура. При благоприятном световом режиме и увлажнении максимальная скорость роста в условиях средней полосы России была зарегистрирована при температуре +28...+30°С [5]. Нижняя граница оптимальной зоны температур зависела от комплексного влияния факторов внешней среды и в большинстве случаев отмечена в диапазоне +20...+22°С.

Сложилось мнение, что условия центрального и южного агроклиматических районов Республики Коми (59–62 с. ш.) не пригодны для выращивания кукурузы. Опыты по ее возделыванию, проведенные в середине прошлого столетия, позволили установить некоторые особенности роста растений и сделать вывод о возможности получения достаточно высоких урожаев зеленой массы (до 500 ц/га и более), а в благоприятные годы и початков молочно-восковой спелости [6]. Однако культура не получила распространения из-за риска потери урожая в годы с холодным летом. Наблюдаемое в последние десятилетия заметное потепление климата в Северном полушарии, появление раннеспелых и холодостойких сортов и гибридов, использование современных технологий создают условия для выращивания кукурузы на зеленую массу в Сибири [7, 8] и на европейском северо-востоке России [9, 10]. За последние полвека сумма температур >10°С в центральном агроклиматическом районе РК возросла на 200°С, а продолжительность вегетации – почти на неделю. По прогнозам, к 2080 г. лето на территории республики может потеплеть на 6–7°С. Это создает условия для экспансии зоны возделывания кукурузы для получения зеленой массы на Севере.

Предварительное экологическое сортоиспытание в 2016–2017 гг. семи сортообразцов и гибридов кукурузы современной селекции подтвердило возможность получения в центральном агроклиматическом районе РК в среднем 350 ц/га зеленой массы хорошего качества [9, 11]. При этом величина урожая колебалась в зависимости от генотипа и погодных условий в пределах 240–770 ц/га. За три года (2018–2020) средняя продуктивность надземной массы гибрида кукурузы Дорка составила 355 ц/га [10], что сопоставимо со средними урожаями кукурузы, возделываемой на силос, по РФ [12].

Фотосинтез является основой продукционного процесса, но систематических исследований фотосинтетической деятельности кукурузы на территории республики практически не проводилось. Актуальность таких исследований обусловлена необходимостью изучения физиологических основ урожайности кукурузы в условиях холодного климата, характеристики устойчивости сортов и гибридов, их пригодности для использования в северном растениеводстве.

Цель работы – изучение фотосинтеза листьев двух холодостойких и раннеспелых гибридов кукурузы Дорка и Уральский 150.

Материалы и методы

Растения гибридов кукурузы Дорка и Уральский 150 выращивали на опытном участке Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Почва опытного участка подзолистая, средней степени окультуренности. Для характеристики сезонных изменений фотосинтетической активности измеряли скорость CO_2 -обмена в средней части завершивших рост листьев верхнего яруса гибрида Дорка в открытой системе с помощью ИК-газоанализатора (LI-7000, США) при температуре +20°С и плотности потока фотосинтетически активной радиации (ФАР) от 0 до 1600 мкмоль квантов/м²с. В качестве источника света использовали систему красных (максимум при 634 нм) и синих (максимум при 447 нм) светодиодов в соотношении 11 : 1. Листья отделяли от растения и сразу же помещали в термостатируемую листовую камеру для измерения поглощения CO_2 на свету и выделения CO_2 в темноте. Биологическая повторность – 6–7, для каждой повторности использовали свежее отобранный лист. Измерения осуществляли в фазы пяти (первая декада июля), десяти (третья декада июля) листьев и в фазу выметывания метелки (третья декада августа). Для характеристики влияния температуры на фотосинтез кукурузы использовали простой гибрид Уральский 150. Определения проводили в наиболее теплом месяце – июле (среднесуточная температура – +17–18°С) в фазе пяти-семи листьев при температуре +10, 20, 30 и 40°С и плотности потока фотосинтетически активной радиации (ФАР) от 0 до 1600 мкмоль квантов/м²с по вышеуказанной схеме.

Зависимость фотосинтеза от освещенности описывали уравнением Михаэлиса-Ментен с модификациями [13, 14]:

$$P_n = [aI / (I + b)] - R_d \quad (1),$$

где P_n – скорость нетто-фотосинтеза; R_d – скорость темнового дыхания; I – интенсивность ФАР; a и b – константы.

Результаты и их обсуждение

Определения CO_2 -газообмена при температуре +20°С, близкой к среднесуточной в июле, показали, что фотосинтетическая активность листьев гибрида кукурузы Дорка возрастала с увеличением интенсивности ФАР (рис. 1 и 2). Наибольшую скорость видимого поглощения CO_2 (P_n) регистрировали при интенсивности ФАР 1600 мкмоль квантов/м²с. У молодых растений (фаза четырех-пяти листьев) величина P_n составляла около 14 мкмоль CO_2 /м²с. У зрелых сформировавшихся растений этот показатель был на 40 % меньше, что свидетельствует о снижении способности листьев верхнего яруса использовать свет высокой интенсивности.

Полученные данные хорошо описывались уравнением (1) ($r = 0,97$), позволяющим оценить максимальную величину видимого поглощения CO_2 ($P_{n_{\max}}$) и интенсивность ФАР, при которой скорость поглощения CO_2 достигает 50 % $P_{n_{\max}}$. Как видно из табл. 1, величина $P_{n_{\max}}$ (коэффициент «а» в уравнении (1)) листьев молодых растений гибрида Дорка может достигать 24 мкмоль CO_2 /м²с, что на 40 % выше, чем получено нами при 1600 мкмоль квантов/м²с. Интенсивность ФАР, при которой возможно достижение

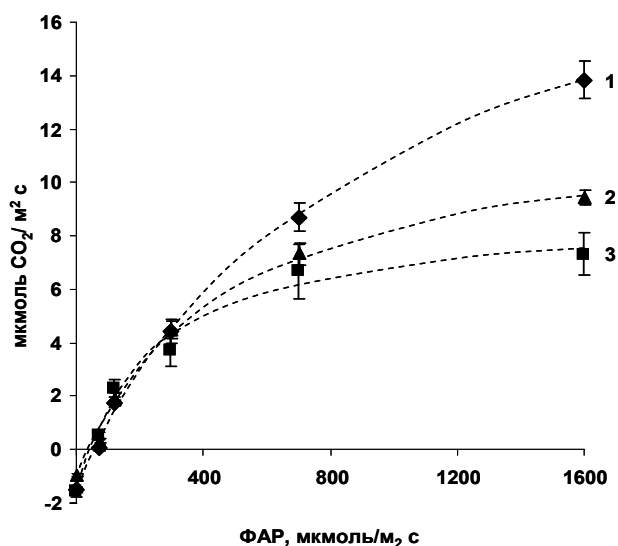


Рисунок 1. Зависимость CO_2 -газообмена листьев верхнего яруса гибрида кукурузы Дорка от освещенности в разные сроки вегетации: 1 – фаза 5 листьев; 2 – фаза 10 листьев; 3 – фаза выметывания метелки. Условные обозначения. Здесь и на рис. 2: пунктиром обозначены кривые по модели [13, 14].

Figure 1. Light dependence of CO_2 -gas exchange of the upper leaves of Dorka hybrid corn at different periods of vegetation: 1 – the phase of five leaves; 2 – the broom sweeping phase; 3 – the phase of ten leaves.

Key. Here and in Figure 2: The dotted lines indicate the curves according to the model [13, 14].

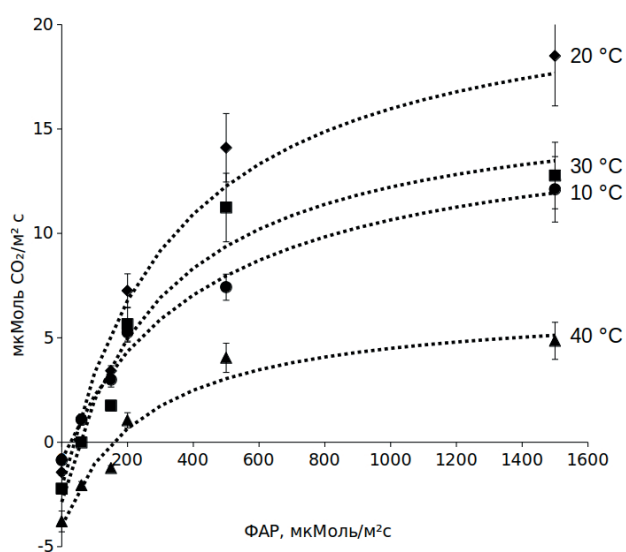


Рисунок 2. Зависимость CO_2 -газообмена листьев верхнего яруса гибрида кукурузы Уральский 150 от освещенности при разной температуре.

Figure 2. Light dependence of CO_2 -gas exchange of the upper leaves of Uralskiy 150 hybrid corn at different temperatures.

50 % $P_{n_{\max}}$ (коэффициент «b» в уравнении (1)), составляет около 1000 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$, что свидетельствует о высокой требовательности молодых растений к освещенности. На более поздних этапах развития растений (кривые 2 и 3) полученные по модели величины $P_{n_{\max}}$ были заметно (в два раза) ниже. Прямые определения и данные моделирования показывают, что с возрастом растений способность листьев верхнего яруса эффективно использовать свет высокой интенсивности для ассимиляции CO_2 снижается, и выход световой кривой фотосинтеза на плато осуществляется при более низкой освещенности. Возможно,

Таблица 1
Параметры кривых CO_2 -газообмена листьев верхнего яруса кукурузы сорта Дорка по модели [13, 14]

Table 1
Parameters of CO_2 -gas exchange curves in the upper-tier leaves of the Dorka hybrid corn according to the model [13, 14]

Фаза развития	a, мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$	b, мкмоль квантов $/\text{м}^2\text{с}$	Rd, мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$
5 листьев	23,8±1,0 ^a	902±83 ^a	1,5±0,1 ^a
10 листьев	10,5±0,6 ^b	244±42 ^b	1,6±0,2 ^a
Выметывание метелки	13,6±0,6 ^b	463±52 ^c	1,0±0,1 ^b

Примечание. Здесь и в табл. 2: разными буквенными символами обозначены достоверные различия.

Note. Here and in Table 2: Different letter symbols indicate true differences.

что такая реакция была обусловлена переходом растений к генеративному развитию.

Дыхание листьев кукурузы варьировало в пределах 1,0–1,5 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$ и составляло от 6 до 15 % максимальной величины нетто-фотосинтеза. Следует заметить, что нетто-фотосинтез листьев кукурузы, возделываемой в более теплом климате, например, на севере Италии, достигал 40 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$ [15], что почти вдвое выше величин, полученных нами для изученных гибридов.

На рис. 2 приведены данные, характеризующие влияние температуры на световую зависимость CO_2 -газообмена листьев гибрида кукурузы Уральский 150. Максимальное нетто-поглощение было зарегистрировано при температуре +20°С. Более низкие и высокие температуры снижали нетто-ассимиляцию, особенно заметно в области высокой плотности потока радиации. Причем, температура +10°С слабее влияла на процесс ассимиляции, чем температура +40°С. Проведенные нами ранее модельные эксперименты с выдерживанием растений гибрида Дорка в течение ночи при +6°С показали более слабое последствие пониженной температуры на фотосинтез, чем на дыхание листьев [16]. Эти данные свидетельствуют о способности раннеспелых холодостойких гибридов поддерживать сравнительно высокую функциональную активность при умеренных температурах.

Аппроксимация экспериментальных данных уравнением Михаэлиса-Ментен [13, 14] подтвердила наблюдаемые закономерности. Максимальные величины нетто-ассимиляции отмечены при температуре +20°С. Супероптимальная температура +40°С снижала величину $P_{n_{\max}}$ в два раза. Высокие температуры активировали темновое выделение CO_2 (величина Rd), связанное с дыханием. Учитывая тот факт, что локализованный в клетках мезофилла листьев фермент фосфоенолпируваткарбоксилаза (ФЕПК) имеет более высокое сродство к диоксиду углерода, чем рибулезобифосфаткарбоксилаза (РБФК), восстанавливающая CO_2 , выделенный при декарбоксилировании C4-кислот в клетках, окружающих проводящие пучки, мы сочли возможным оценить величину gross-фотосинтеза (Pg) листьев как сумму $P_{n_{\max}}$ (величина «a» в уравнении (1)) и Rd. Полученные таким способом величины Pg существенно не повлияли на характер зависимости фотосинтетической активности от температуры. Можно отметить незначительное сокращение разницы между

величинами фотосинтеза, измеренными при +20° и +40° С. Если доля Pn_{max} (величина «а» в уравнении (1)) при +40° С составляла 44 % от величины Pn_{max} при +20° С, то разница между соответствующими величинами Pg была меньше из-за повышения темнового дыхания.

Экспериментально измеренные величины нетто-поглощения CO_2 при разной температуре и умеренной плотности потока ФАР (см. рис. 2), аппроксимировали уравнением параболы (рис. 3, табл. 2). Статистические показатели свидетельствуют об удовлетворительном соответствии экспериментальных данных модели. Используя уравнение (1), можно найти точки перехода кривой через ось x (т. е. нули функции). Эти значения представляют собой температуры, при которых $Pn=0$. В области низких положительных температур величина x равна 3,29, а в области высоких – 42,94. Следовательно, температуры, близкие к +3,3 и +43° С, можно рассматривать как критические для нетто-фотосинтеза листьев кукурузы. О способности кукурузы сохранять положительный газообмен при низких

положительных температурах свидетельствуют полученные нами ранее данные [17]. Скорость фотосинтеза листьев молодых растений гибрида Уральский 150 при +6° С составляла около 2 мкмоль CO_2 /м²с. Оптимальными для нетто-поглощения CO_2 считаются температуры, при которых скорость Pn снижается не более чем на 10-15 % от наибольшей величины на кривой, описывающей температурную зависимость данного показателя. На кривой (рис. 3) зона температурного оптимума Pn довольно широкая и находится в пределах +18...+28° С.

Заклучение

В условиях центрального агроклиматического района РК раннеспелые и холодостойкие гибриды кукурузы накапливают за вегетацию 350-500 ц/га зеленой массы благодаря способности поддерживать сравнительно высокую фотосинтетическую активность при умеренной температуре. На примере двух гибридов кукурузы выявлены закономерности изменения видимого фотосинтеза листьев в зависимости от освещенности и температуры. Показано, что при температуре +20° С и близкой к полной солнечной интенсивности света кукуруза способна ассимилировать со скоростью 20-25 мкмоль CO_2 /м²с. Зона температурного оптимума фотосинтеза находится в пределах +18...+28° С.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

1. Агробиологические исследования на европейском Севере-Востоке / И. В. Забоева, И. Н. Хмелинин, В. А. Безносиков [и др.]: научные доклады Коми НЦ УрО РАН; вып. 240. – Сыктывкар, 1990. – 24 с.
2. Агроэкологические и агробиологические ресурсы Республики Коми / Т. К. Головкин, В. А. Безносиков, В. П. Мишуров [и др.] // Вестник Коми НЦ УрО РАН. – 2003. – Вып. 23. – С. 134-142.
3. Табаленкова, Г. Н. Продукционный процесс культурных растений в условиях холодного климата / Г. Н. Табаленкова, Т. К. Головкин. – СПб.: Наука, 2010. – 231 с.
4. Эдвардс, Дж. Механизмы C3- и C4-растений: механизмы и регуляция / Дж., Эдвардс, Д. Уокер. – М.: Мир, 1986. – 598 с.
5. Шевелуха, В. С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе / В. С. Шевелуха. – М.: Колос, 1992. – 598 с.
6. Вавилов, П. П. Некоторые особенности роста и развития кукурузы в северных районах ее возделывания / П. П. Вавилов, Е. С. Болотова // Труды Коми филиала АН СССР. – 1961. – № 11. – С. 57-69.
7. Дёмин, Е. А. Влияние минеральных удобрений и сроков посева на урожайность зеленой массы кукурузы в лесостепной зоне Зауралья / Е. А. Дёмин, Д. В. Ерёмин // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2020. – № 10. – С. 27-33. – DOI: 10.36718/1819-4036-2020-10-27-33
8. Урожайность и питательная ценность кукурузы и их смесей для заготовки сочных кормов в условиях центральной Якутии / Е. С. Пестерева, С. А. Павлова,

Таблица 2

Параметры кривых CO_2 -газообмена листьев верхнего яруса гибрида кукурузы Уральский 150 по модели [13, 14]

Table 2

Parameters of CO_2 -gas exchange curves in the upper-tier leaves of the Uralskiy 150 hybrid corn according to the model [13, 14]

Температура, °С	a, мкмоль CO_2 /м ² с	b, мкмоль квантов /м ² с	Rd, мкмоль CO_2 /м ² с	Pg, мкмоль CO_2 /м ² с
10	16,5±1,4 ^a	437±116 ^a	0,83±0,6 ^a	17,3±2,0 ^a
20	24,4±1,9 ^b	347±86 ^a	2,1±0,9 ^b	26,5±2,8 ^c
30	19,6 ±1,9 ^c	301±91 ^a	2,9±0,9 ^b	22,5±2,8 ^c
40	10,7±0,9 ^d	259±73 ^a	4,0±0,5 ^c	14,7±1,4 ^b

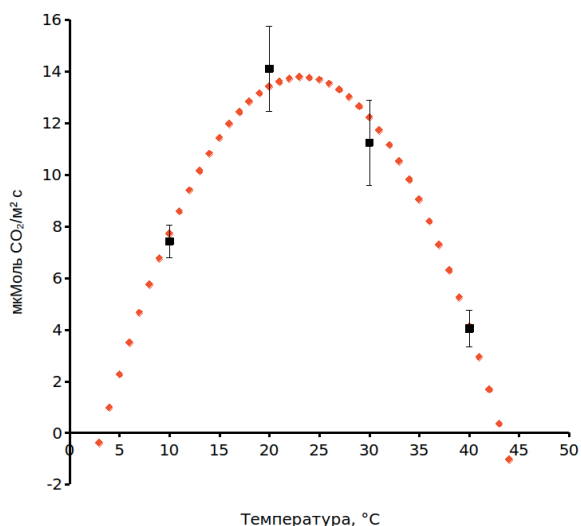


Рисунок 3. Зависимость CO_2 -газообмена листьев верхнего яруса гибрида кукурузы Уральский 150 от температуры при плотности потока ФАР 500 мкмоль квантов/м²с.

Условные обозначения. Пунктиром обозначена кривая аппроксимации экспериментальных данных уравнением параболы $y = -0,03467914 x^2 + 1,603938 x + -4,888032$, где y – скорость нетто-поглощения CO_2 , x – температура ($R^2=0,93$; $F=20,9$; $p=0,153$).

Figure 3. The dependence of CO_2 -gas exchange in the upper-tier leaves of the Uralskiy 150 hybrid corn on the temperature at a PAR flux density of 500 μ mol quanta/m²s.

Key. The dotted line represents the approximation of the experimental data by the parabolic equation $y = -0,03467914 x^2 + 1,603938 x + -4,888032$, where y is the net CO_2 absorption rate and x – the temperature ($R^2 = 0.93$; $F = 20.9$; $p = 0.153$).

- Г. Е. Захарова [и др.] // *Аграрная наука*. – 2018. – № 9. – С. 54–56.
9. Growth of plants and productivity of corn in a cold climate / T. K. Golovko, I. V. Dalke, G. T. Shmorgunov [et al.] // *Agrarnaya nauka [Agricultural Science]*. – 2019. – Vol. 45, № 3. – P. 251–255. – DOI: 10.3103/S1068367419030078
 10. Формирование урожая и качество зеленой массы кукурузы в условиях центрального агроклиматического района Республики Коми / Г. Н. Табаленкова, Е. В. Силина, О. В. Дымова [и др.] // *Аграрная наука Северо-Востока*. – 2021. – Т. 22, № 5. – С. 689–697. – DOI: 10.30766/2072-9081.2021.22.5.689-697
 11. Табаленкова, Г. Н. Продуктивность и состав биомассы кукурузы в условиях центрального агроклиматического района Республики Коми / Г. Н. Табаленкова, О. В. Дымова, Т. К. Головки // *Аграрный вестник Урала*. – 2020. – № 3 (194). – С. 57–65. – DOI: 10.32417/1997-4868-2020-194-3-57-65
 12. Урожайность кукурузы на корм – всего (вес зеленой массы) в 2016 году, ц/га // *Агровестник*. – URL: <https://agrovesti.net/lib/industries/forage/urozhajnost-kukuruzy-na-korm-vsego-ves-zelenoj-massy-v-2016-godu-ts-ga.html>. (дата обращения: 20.04.2021).
 13. Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel – a critical look at the models / F. de A. Lobo, M. P. Barros, H. J. Dalmagro [et al.] // *Photosynthetica*. – 2013– Vol. 51 (3). – P. 445–456. – DOI: 10.1007/s11099-013-0045-y
 14. Кайбейнен, Э. Л. Параметры световой кривой фотосинтеза у *Salix dasyclados* и их изменение в ходе вегетации / Э. Л. Кайбейнен // *Физиология растений*. – 2009. – Т. 56, № 4. – С. 490–499.
 15. Effects of water stress on gas exchange of field grown *Zea mays* L. in Southern Italy: an analysis at canopy and leaf level / L. Vitale, P. D. Tommasi, C. Arena [et al.] // *Acta Physiologiae Plantarum*. – 2007. – Vol. 29, № 4. – P. 317–326. – DOI: 10.1007/s11738-007-0041-6
 16. Фотосинтетическая активность листьев и продуктивность раннеспелого гибрида кукурузы Дорка в условиях Северного Нечерноземья / Т. К. Головки, Г. Н. Табаленкова, Р. В. Малышев [и др.] // *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. – 2025. – № 2. – С. 5–13.
 17. Влияние ночного охлаждения растений кукурузы на про-/антиоксидантный метаболизм, фотосинтез и дыхание листьев / Т. К. Головки, Е. В. Силина, Р. В. Малышев [и др.] // *Физиология растений*. – 2025. – Т. 22, № 1. – С. 16–25.
- ## References
1. Agrobiologicheskie issledovaniya na evropejskom Severo-Vostoke [Agro-biological research in the European North-East] / I. V. Zaboeva, I. N. Khmelinin, V. A. Beznosikov [et al.]: nauchnye doklady Komi NC UrO RAN ; vyp. 240 [Scientific Reports of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences ; Iss. 240]. – Syktyvkar, 1990. – 24 p.
 2. Agroekologicheskie i agrobiologicheskie resursy Respubliki Komi [Agro-ecological and agrobiological resources of the Komi Republic] / T. K. Golovko, V. A. Beznosikov, V. P. Mishurov [et al.] // *Bulletin of the Komi SC UB RAS*. – 2003. – Iss. 23. – P. 134–142.
 3. Tabalenkova, G. N. Produkcionnyj process kul'turnyh rastenij v usloviyah holodnogo klimata [Production process of cultivated plants in cold climate] / G. N. Tabalenkova, T. K. Golovko. – Saint-Petersburg : Nauka, 2010. – 231 p.
 4. Edvads, J. Mekhanizmy S3- i S4-rastenij: mekhanizmy i reguljaciya [Mechanisms of C3 and C4 plants: mechanisms and regulation] / J. Edvads, D. Walker. – Moscow : Mir, 1986. – 598 p.
 5. Shevelukha, V. S. Rost rastenij i ego reguljaciya v ontogeneze [Plant growth and its regulation in ontogenesis] / V. S. Sheveluxa. – Moscow : Kolos, 1992. – 598 p.
 6. Vavilov, P. P. Nekotorye osobennosti rosta i razvitiya kukuruzy v severnyh rajonah ee vozdelevaniya [Some features of corn growth and development in the northern regions of its cultivation] / P. P. Vavilov, E. S. Bolotova // *Materials of the Komi Branch of the USSR Academy of Sciences*. – 1961. – № 11. – P. 57–69.
 7. Demin, E. A. Vliyanie mineral'nyh udobrenij i srokov poseva na urozhajnost' zelyonoy massy kukuruzy v leso-stepnoj zone Zaural'ja [Effect of mineral fertilisers and sowing dates on the yield of green mass of corn in the forest-steppe zone of the Trans-Urals] / E. A. Demin, D. V. Eremina // *Bulletin of the Krasnoyarsk State Agrarian University*. – 2020. – № 10. – P. 27–33. – DOI: 10.36718/1819-4036-2020-10-27-33
 8. Urozhajnost' i pitatel'naya cennost' kukuruzy i ih smesej dlya zagotovki sochnykh kormov v usloviyah central'noj Yakutii [Yield and nutritional value of corn and its mixtures for the production of succulent fodder in central Yakutia] / E. S. Pestereva, S. A. Pavlova, G. E. Zakharova [et al.] // *Agrarnaya nauka [Agricultural Science]*. – 2018. – № 9. – P. 54–56.
 9. Growth of plants and productivity of corn in a cold climate / T. K. Golovko, I. V. Dalke, G. T. Shmorgunov [et al.] // *Agrarnaya nauka [Agricultural Science]*. – 2019. – Vol. 45, № 3. – P. 251–255. – DOI: 10.3103/S1068367419030078
 10. Formirovanie urozhaya i kachestvo zelenoj massy kukuruzy v usloviyah central'nogo agroklmaticheskogo rajona Respubliki Komi [Crop formation and quality of corn green mass in the central agro-climatic region of the Komi Republic] / G. N. Tabalenkova, E. V. Silina, O. V. Dymova [et al.] // *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka [Agricultural Science of the European North-East]*. – 2021. – Vol. 22, № 5. – P. 689–697. – DOI: 10.30766/2072-9081.2021.22.5.689-697
 11. Tabalenkova, G. N. Produktivnost' i sostav biomassy kukuruzy v usloviyah central'nogo agroklmaticheskogo rajona Respubliki Komi [Productivity and composition of corn biomass in the central agro-climatic region of the Komi Republic] / G. N. Tabalenkova, O. V. Dymova, T. K. Golovko // *Agrarnyj vestnik Urals [Agrarian Bulletin of the Urals]*. –

2020. – № 3 (194). – P. 57–65. – DOI: 10.32417/1997-4868-2020-194-3-57-65
12. Urozhajnost' kukuruzy na korm – vsego (ves zelenoj massy) v 2016 godu, c/ga [Corn yield for fodder – total (green mass weight) in 2016, kg/ha] // *Agrovestnik* [Agrarian Bulletin]. – URL: <https://agrovesti.net/lib/industries/forage/urozhajnostkukuruzy-na-korm-vsego-ves-zelenoj-massy-v-2016-godu-ts-ga.html>.
 13. Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel – a critical look at the models / F. de A. Lobo, M. P. Barros, H. J. Dalmagro [et al.] // *Photosynthetica*. – 2013– Vol. 51 (3). – P. 445–456. – DOI: 10.1007/s11099-013-0045-y
 14. Kajbeyajnen, E. L. Parametry svetovoj krivoj fotosinteza u *Salix dasyclados* i ih izmenenie v hode vegetacii [Parameters of the light curve of photosynthesis in *Salix dasyclados* and their change during the growing season] / E. L. Kajbeyajnen // *Fiziologiya rastenij* [Russian Journal of Plant Physiology]. – 2009. – Vol. 56, № 4. – P. 490–499.
 15. Effects of water stress on gas exchange of field grown *Zea mays* L. in Southern Italy: an analysis at canopy and leaf level / L. Vitale, P. D. Tommasi, C. Arena [et al.] // *Acta Physiologiae Plantarum*. – 2007. – Vol. 29, № 4. – P. 317–326. – DOI: 10.1007/s11738-007-0041-6
 16. Fotosinteticheskaya aktivnost' list'ev i produktivnost' rannespelogo gibrida kukuruzy Dorka v usloviyah Severnogo Nechernozem'ya [Photosynthetic activity of leaves and productivity of the early-ripening corn hybrid Dorka in the Northern Non-Chernozem Region] / T. K. Golovko, G. N. Tabalenkova, R. V. Malyshev [et al.] // *Sibirskij vestnik selskohozyajstvennoj nauki* [Siberian Bulletin of Agricultural Science]. – 2025. – № 2. – P. 5–13.
 17. Vliyanie nochnogo ohlazhdeniya rastenij kukuruzy na pro-/antioksidantnyj metabolizm, fotosintez i dyhanie list'ev [Effect of nighttime cooling of corn plants on pro-/antioxidant metabolism, photosynthesis, and leaf respiration] / T. K. Golovko, E. V. Silina, R. V. Malyshev [et al.] // *Fiziologiya rastenij* [Russian Journal of Plant Physiology]. – 2025. – Vol. 22, № 1. – P. 16–25.

Благодарность (госзадание)

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Физиологические и молекулярные механизмы интеграции клеточных процессов и целостности растительного организма: фотосинтез и дыхание», номер государственной регистрации 125020301262-2.

Acknowledgements (state task)

The work was performed within the frames of the state task “Fiziologicheskie i molekulyarnye mekhanizmy integracii kletocnyh processov i celostnosti rastitelnogo organizma: fotosintez i dyhanie [Physiological and molecular mechanisms of integration of cellular processes and the whole plant organism: photosynthesis and respiration]”, state registration number 125020301262-2.

Информация об авторах:

Головко Тамара Константиновна – доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; <http://orcid.org/0000-0002-7993-9541> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: golovko@ib.komisc.ru).

Малышев Руслан Владимирович – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; <http://orcid.org/0000-0001-6716-6118> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: malrus@ib.komisc.ru).

Табаленкова Галина Николаевна – доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; <http://orcid.org/0000-0002-1147-2746> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru).

About the authors:

Tamara K. Golovko – Professor, Doctor of Sciences (Biology), Chief Researcher, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of Russian Academy of Sciences; <http://orcid.org/0000-0002-7993-9541> (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar 167982, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: golovko@ib.komisc.ru).

Ruslan V. Malyshev – Candidate of Sciences (Biology), Researcher, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of Russian Academy of Sciences; <http://orcid.org/0000-0001-6716-6118> (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar 167982, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: malrus@ib.komisc.ru).

Galina N. Tabalenkova – Doctor of Sciences (Biology), Associate Professor, Leading Researcher, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of Russian Academy of Sciences; <http://orcid.org/0000-0002-1147-2746>; <http://orcid.org/0000-0002-7993-9541> (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar 167982, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

Головко, Т. К. Фотосинтетическая активность листьев кукурузы в центральном агроклиматическом районе Республики Коми / Т. К. Головко, Р. В. Малышев, Г. Н. Табаленкова // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2025. – № 7 (83). – С. 109–115.

For citation:

Golovko, T. K. Fotosinteticheskaya aktivnost listyev kukuruzy v centralnom agroklimaticheskom rajone Respubliki Komi [Photosynthetic activity of corn leaves in the central agro-climatic region of the Komi Republic] / T. K. Golovko, R. V. Malyshev, G. N. Tabalenkova // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2025. – № 7 (83). – P. 109–115.

Дата поступления статьи: 15.08.2025

Прошла рецензирование: 18.08.2025

Принято решение о публикации: 19.09.2025

Received: 15.08.2025

Reviewed: 18.08.2025

Accepted: 19.09.2025

Рекомендации по управлению инвазией борщевика Мантегацци (борщевика Сосновского): обзор литературы и практика применения в России

И. В. Далькэ*, В. Н. Пономарёв***, И. Ф. Чадин*

* Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,

г. Сыктывкар

** Коми республиканская академия государственной службы и управления,

г. Сыктывкар

dalke@ib.komisc.ru

pvn@ib.komisc.ru

chadin@ib.komisc.ru

Best practices for management of invasive *Heracleum mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*): a literature review and field application in Russia

I. V. Dalke*, V. N. Ponomarev***, I. F. Chadin*

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

** Komi Republican Academy of Public Service and Management, Syktyvkar

dalke@ib.komisc.ru

pvn@ib.komisc.ru

chadin@ib.komisc.ru

Аннотация

Выполнены обзор и критический анализ доступных в открытой печати методических рекомендаций по борьбе с инвазией *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*), опубликованных в период 2004–2024 гг. Наиболее часто упоминаемым способом ликвидации зарослей этого вида является химическая обработка растений. Второе место занимают механические способы воздействия на растения. Скашивание борщевиков рекомендуют как самостоятельный способ борьбы, в сочетании с химическими (гербицидными) обработками. Для земель сельскохозяйственного назначения, наряду с гербицидами, рекомендуют применять механизированную обработку почвы. На небольших по размерам участках эти растения могут быть уничтожены путем выкапывания, подрезания подземной части, применения светонепроницаемых укрывных материалов, срезанием соцветий. Методические рекомендации широко используются на практике. Общая сумма контрактов по ликвидации *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*), выполненных в 2024 г., составила 650 млн руб. Преобладали контракты с химической обработкой растений, сократилась доля работ по кошению борщевиков. Выявлена тенденция к снижению стоимости выполнения работ по ликвидации зарослей этого вида. Некоторые из опубликованных рекомендаций не соответствуют современным научным данным или не были проверены в полевых условиях на достаточных по размеру площадях. Для решения выявленных проблем необходимо: 1) разработать единые рекомендации по ликвидации *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) с учетом региональных особенностей; 2) создать цифровую платформу для обмена проверенной информацией о методах борьбы с борщевиками.

Ключевые слова:

Heracleum mantegazzianum, *Heracleum sosnowskyi*, инвазия, методические рекомендации, методы ликвидации, государственные закупки

Abstract

This paper presents a review and a critical analysis of methodological recommendations (best practices) for controlling the invasion of *Heracleum mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*), published in the open literature between 2004 and 2024. The analysis indicates that the most frequently recommended method for eliminating this species is chemical treatment with herbicides. Mechanical control methods are the second most cited approach. Mowing is recommended both as a standalone control measure and in combination with herbicidal treatments. For agricultural land, the use of mechanised tillage alongside herbicides is advised. For small-scale infestations, recommended methods include digging, pruning the root system, using light-blocking cover materials, and removing inflorescences. These methodological recommendations are widely applied in practice. The total value of contracts for the eradication of *H. mantegazzianum*, completed in 2024, amounted to 650 million rubles. The number of contracts for chemical treatment exceeded the share of those employing mowing. A trend towards reduced costs for the eradication of this plant was also identified. However, our analysis reveals that some published recommendations are not aligned with current scientific data or lack sufficient field testing on a large scale. To address these issues, we recommend: (1) developing unified eradication guidelines that account for regional specificities, and (2) creating a digital platform (knowledge management system) for sharing verified information on hogweed control methods.

Keywords:

Heracleum mantegazzianum, *Heracleum sosnowskyi*, invasion, guidelines, methods of elimination, public procurement

Введение

Биологические инвазии являются одним из ведущих факторов антропогенного воздействия на окружающую среду. Последствия натурализации инвазионных видов имеют не только серьезное экологическое, но и экономическое и социальное значение. Социальные последствия затрагивают здоровье и качество жизни человека, различные аспекты организации общества [1]. В этой связи регулярные наблюдения за появлением и расселением чужеродных видов, а также принятие своевременных мер для их ликвидации являются актуальными задачами [2–4].

Технологии борьбы с чужеродными (инвазионными) видами включены в перечень важнейших наукоемких технологий РФ (Указ Президента Российской Федерации от 18.06.2024 № 529). В 2025 г. приняты изменения в Земельный кодекс Российской Федерации и отдельные законодательные акты Российской Федерации, связанные с защитой земель от произрастания чужеродных растений (Федеральный закон от 31.07.2025 № 294-ФЗ). В настоящее время в России насчитывается 584 инвазионных вида сосудистых растений, из которых масштабному искоренению подвергаются лишь клен ясенелистный и борщевик Сосновского [4].

Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) и борщевик Мантегацци (*H. mantegazzianum* Sommier & Levier) относят к одним из наиболее распространенных видов-трансформеров в составе инвазионных флор европейского континента [5, 6]. Они активно внедряются в сообщества, занимают позиции доминантов, формируют значительные по площади моновидовые заросли и вытесняют и/или препятствуют возобновлению аборигенных видов [4]. При этом данные два вида в инвазионной части ареала очень сложно различить по морфологическим признакам. Комплекс исследований двух видов, выполненных на территориях Западной Европы [5, 7–10], стран бывшего СССР и бывших стран Варшавского договора [6, 11–22], показывает, что эти виды фактически являются экологическими двойниками.

Результаты недавних молекулярно-генетических исследований [22] указывают на филогенетическое единство гигантских борщевиков (традиционно называемых *H. sosnowskyi*), интродуцированных на севере европейской части России, с растениями *H. mantegazzianum*, собранными в нативной части ареала на Западном Кавказе. На основе этих результатов мы называем изученные популяции инвазионного гигантского борщевика – *H. mantegazzianum*, признавая *H. sosnowskyi* конспецифичным с *H. mantegazzianum* как минимум в пределах исследованной части вторичного ареала.

Указанные выше сложности в применении двух названий *H. sosnowskyi* и *H. mantegazzianum* до сих пор не позволяют беспрепятственно обобщать теоретические разработки и практический опыт борьбы с этим чужеродным видом в разных частях его обширного вторичного ареала.

Успешная натурализация и расселение *H. mantegazzianum* на новых территориях обусловлены экологической пластичностью растений, стабильной семенной продук-

тивностью, эффективным распространением семян, отсутствием естественных врагов и стратегией биологического хеджирования ставок [23–25].

Оценить совокупную площадь территории Российской Федерации, занятую зарослями инвазионных борщевиков, в настоящий момент не представляется возможным. Систематические работы по картографированию и ликвидации зарослей инвазионных борщевиков в России начали проводить в 2011 г. Согласно выполненным контрактам в период с 2011 по 2017 г., борщевики были выявлены в 18 субъектах России на площади около 170 тыс. га, ликвидированы заросли, занимающие лишь 18 тыс. га [26]. Спустя пять лет инвазионные борщевики зафиксированы уже в 40 субъектах Российской Федерации [4], однако количественная оценка масштаба их вторжения (площади застарения) не проводилась.

Для уничтожения зарослей инвазионных борщевиков широко применяют химические и механические методы [26]. Эффективность их использования зависит от качества выполненных работ и способности популяций *H. mantegazzianum* противостоять негативным воздействиям благодаря биологическим особенностям [24, 25].

Вместе с тем, в специальной литературе (методиках, методических рекомендациях, листовках) по борьбе с борщевиками часто упоминаются рекомендации, которые заметно снижают эффективность ликвидации инвайдера. В настоящее время не существует экономически обоснованного способа полного уничтожения зарослей *H. mantegazzianum* на обширных территориях за один вегетационный период. При этом ресурсы, необходимые для проведения таких работ, всегда ограничены. В связи с этим важно выявить те рекомендации по ликвидации зарослей инвазионных борщевиков, которые недостаточно обоснованы теоретически и не подтверждены на практике.

Цель работы – обзор методов ликвидации инвазионных борщевиков и практики их применения на основе данных контрактов, выполненных на территории Российской Федерации.

Материалы и методы

Для изучения способов ликвидации инвазионных борщевиков был выполнен поиск методических рекомендаций по их искоренению, в том числе разработанных структурными подразделениями федеральных министерств и ведомств, региональных органов власти Российской Федерации, опубликованных в научной литературе и на онлайн-ресурсах сетевых сообществ «Антиборщевик» (<https://antiborshevik.info>), «СтопБорщевик» (<https://borshevictory.ru>). Всего проанализировали содержание 35 таких публикаций. Учитывали следующие сведения о методических рекомендациях: год и место публикаций, упомянутые методы ликвидации растений, указания на проведение полевых испытаний рекомендуемых методов.

Особое внимание уделяли сведениям, включенным в изученные методические рекомендации, которые, по нашему мнению, противоречили современным пред-

ставлениям об устойчивости инвазионных борщевиков к внешним воздействиям. Набор данных о методических рекомендациях по ликвидации инвазионных борщевиков, использованный в настоящей работе, размещен в репозитории «Zenodo» [27].

Сведения о закупках, связанных с выполнением мероприятий по ликвидации инвазионных борщевиков, получали из Единой информационной системы в сфере закупок Российской Федерации (<https://zakupki.gov.ru>). В поисковой строке сайта по ключевому слову «борщевик» выбрали закупки (контракты), размещенные в 2024 г. Анализ технических заданий и договоров закупок позволил определить фактическую стоимость контрактов, субъекты Российской Федерации, где выполняли контракты, площадь и способы ликвидации зарослей инвазионных борщевиков, рассчитать фактическую стоимость работ на площади 1 га.

После изучения документации из выборки были удалены контракты по поставке гербицидов, расторгнутые контракты и комплексные договоры, в которых уничтожение борщевика было лишь частью работ. Также были исключены контракты без явного указания площади работы и способов уничтожения растений. Если кратность обработки не упоминалась, то ее приравнивали к 1. Указанные условия ликвидации борщевика «до полного уничтожения» считали 3-кратной обработкой растений. В итоговой выборке не учитывали контракты, связанные с картографированием зарослей инвазионных борщевиков. Для упрощения учета контрактов, предметом которых являлось уничтожение растений, в набор данных было добавлено поле «eradication», содержащее только два значения: «Да» и «Нет».

В результате общее количество контрактов по ликвидации инвазионных борщевиков в 2024 г. проанализированное нами, составило 475 шт. Набор данных о закупках по ликвидации инвазионных борщевиков, использованный в настоящей работе, размещен в репозитории «Zenodo» [27].

Для учета опубликованных в Российской Федерации правовых документов, связанных с инвазионными борщевиками, проводили поиск документов на портале <http://publication.pravo.gov.ru> по ключевым словам – «борщевик(а)», «инвазивный».

Для статистической обработки выборок использовали медиану и медианное абсолютное отклонение. Расчеты проводили в среде R [28], для оценки медианного абсолютного отклонения не применяли фактор масштабирования (1,4826).

Результаты и их обсуждение

Анализ методических рекомендаций по ликвидации инвазионных борщевиков. Доступные нам методические рекомендации были изданы в период с 2005 по 2024 г. Наибольшее количество работ опубликовано в 2019 и 2020 гг. – семь и шесть публикаций соответственно. В остальные годы публикационная активность была заметно ниже – от одного до трех изданий в год. Методические

рекомендации, как правило, включают описание биологических особенностей *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*), сведения о токсичности растений для человека, способы борьбы, меры безопасности при выполнении работ и взаимодействии с растениями, правовые аспекты искоренения сорной растительности, список источников информации. В отечественных работах описывают меры борьбы с растениями *H. sosnowskyi*, зарубежные авторы упоминают, прежде всего, *H. mantegazzianum* [27]. Однако в ряде публикаций рассматривают ликвидацию инвазионных борщевиков, используя оба названия [5, 29].

В методических рекомендациях особое внимание уделено описанию биологических особенностей вида, которые обеспечивают устойчивость и восстановление зарослей растений после различных типов воздействий. Авторы указывают на значительные размеры борщевиков, способность формировать моновидовые фитоценозы, заглубление почек возобновления в почву, высокую скорость роста и плодовитость, наличие фуранокумаринов и аллелопатические свойства растений.

Рекомендуемый метод / комбинация методов ликвидации инвазионных борщевиков зависит от площади территории, захваченной борщевиком, и особенностей земельного участка. Растения и почву обрабатывают ручным или механизированным способом.

Практически все методические рекомендации содержат описание химического метода ликвидации растений, основанного на использовании гербицидов (упоминается в 33 работах). В рекомендациях указывают, что следует применять только разрешенные законодательством химические препараты и их баковые смеси избирательного или сплошного действия, одно- или двукратно в течение сезона. Чаще всего приводят описание неселективных системных гербицидов сплошного действия на основе глифосата.

Кроме того, против борщевиков предлагают использовать селективные гербициды, гербициды почвенного (длительного) действия, регуляторы роста с ингибирующей или стимулирующей активностью [30–34]. Химический метод борьбы с сорняками широко апробирован в сельскохозяйственном производстве [35]. Специальные исследования по влиянию гербицидов на *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) приведены в работах [29, 31, 34, 36–38]. Гербициды применяют для ликвидации одиночных особей борщевика и их зарослей на любой площади.

На втором месте располагается метод кошения растений (упоминается в 29 работах). Кошение считают обязательным приемом для участков, где по каким-либо причинам химическая обработка борщевика не проведена в срок. В течение сезона предлагается проводить кошение от двух-трех [39] до трех-пяти [40] раз. В ряде работ указывают, что кошение, даже на протяжении многих лет, не приводит к ликвидации *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*), однако метод пригоден для предотвращения плодоношения растений и создания буферных зон [31, 32, 38, 41–44].

Третье место по частоте упоминаний занимают агротехнические приемы (упоминаются в 26 работах), которые

позволяют рекультивировать участки, нарушенные борщевиком [45], восстановить на них луговую растительность [31, 46] или возделывать сельскохозяйственные культуры [47]. Авторы работ отмечают, что помимо борьбы с инвайдером такой подход позволяет вернуть неиспользуемые (заброшенные) сельскохозяйственные угодья в сельскохозяйственный оборот.

Для ликвидации *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) предлагают выкапывать растения, обрезать соцветия (21 работа), проводить мульчирование почвы искусственными укрывными материалами (26 работ). Данные методы рекомендуют осуществлять на относительно небольших по площади участках (до 100 м²). Выкапывание является надежным, но очень трудоемким процессом. Ручная обрезка соцветий потребует неоднократного применения, утилизации соцветий (семян) и создает дополнительный контакт с растениями, что угрожает здоровью исполнителей. Мульчирование почвы с помощью светонепроницаемых материалов (пленка, геополотно) применяется однократно, но является трудозатратным процессом и требует регулярного длительного наблюдения. Практическая проверка рекомендуемых методов описана в работах [38, 43, 44, 48, 49].

Стравливание *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) животным как метод борьбы с его зарослями рекомендуют в шести зарубежных публикациях [5, 39, 45, 50–52].

Самым редким по частоте упоминания способом борьбы с инвазией *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) является использование природных патогенов и вредителей. В работах [37, 48] указано, что выявлено около 15 видов насекомых, из которых наиболее многочисленны и потенциально вредоносны мухи – борщевичная бумажница и борщевичная фитомиза. Однако методы применения насекомых-вредителей пока не разработаны. В других работах [5, 50] биологические методы борьбы с *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*), напротив, не советуют.

Практически во всех рекомендациях отмечено, что наилучший результат ликвидации инвазионных борщевиков обеспечивает комплексный подход, сочетающий различные меры борьбы [5, 29, 38, 39, 44, 45, 47, 53–57].

Часть методических рекомендаций была подтверждена результатами полевых опытов [38, 41, 54], в том числе проведенных в течение многолетних исследований [29, 31, 33, 36, 43–45, 52].

Особое внимание обращено на то, что искоренить заросли *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) на большой территории в течение одного вегетационного сезона практически невозможно, поэтому для эффективной борьбы требуются значительные усилия: мероприятия следует планировать на несколько лет и обязательно проводить наблюдения за результатами обработки растений. Рекомендованный срок мониторинга составляет не менее 5 лет, что авторы связывают с возможностью возобновления борщевика из семян, которые, по их мнению, могут длительно сохранять жизнеспособность в почве [38–40, 42, 45–47, 55, 58].

Половина проанализированных нами работ содержали рекомендации, соблюдение которых может нести угрозу

для окружающей среды, например, при сжигании растений [53, 54, 56, 58–60], посыпании корней поваренной солью [41], затоплении растений [44].

Среди спорных утверждений, содержащихся в изученных работах, можно выделить:

- Рекомендации по применению скашивания растений с последующей обработкой гербицидами [32, 59, 60];
- «Распространение борщевика на территории снижает ценность земельных ресурсов...» [54];
- «Трудность искоренения борщевика состоит в том, что его корневая система очень мощная и содержит большое количество Сахаров, которые являются противоядием для гербицидов» [40];
- «Осенью вспашки на полях, заросших борщевиками, проводить нельзя, т. к. это будет способствовать накоплению семян в почве, и тогда искоренение борщевиков растянется еще на несколько лет» [56];
- «... низкая эффективность усилий по борьбе с борщевиком Мантегацци в странах Западной Европы, в значительной мере, может быть объяснена именно ошибочным отнесением этого вида к монокарпикам» [29].

Анализ контрактов (закупок) по ликвидации инвазионных борщевиков. По данным Единой информационной системы в сфере закупок Российской Федерации, для ликвидации зарослей высокорослых борщевиков в 2024 г. было заключено 475 контрактов. Один контракт был заключен для картографирования зарослей *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) и один контракт был направлен на выполнение научно-исследовательской работы по теме «Оценка химического профиля и перспектив использования биопродуктов из Борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*) в фармацевтических целях». Работы были выполнены в 33 субъектах России (табл. 1).

Анализ контрактов показал, что работы выполняли на участках, заметно отличающихся по площади – от 0,5 га, до 2151 га. Медианное значение площади обработки растений составило 20 га.

Начальная цена контрактов в сумме достигла 901 млн руб. После проведения торгов заключительная стоимость контрактов снизилась до 652 млн руб. (на 28 %). Стоимость выполнения работ в расчете на единицу площади сильно варьировала. Медианная стоимость работ на 1 га составляла 12,5 тыс. руб. Наибольшая вариабельность стоимости работ (коэффициент вариации 156 %) отмечена в контрактах с площадью обрабатываемой территории менее 10 га.

В 376 контрактах предусматривали обработку растений гербицидами, кошение использовали в 130 контрактах, механизированную обработку почвы – в 11 (табл. 2).

Кошение зарослей растений *H. mantegazzianum* (упоминаемых в контрактах как *H. sosnowskyi*) без сочетания с другими методами, осуществляли при выполнении 37 контрактов. Обработку только гербицидами, без дополнительных мер борьбы, – в 289 контрактах (табл. 2). Механизированную обработку почвы под растениями борщевика выполняли или в комбинации с кошением, или совместно с обработкой растений гербицидами.

Анализ контрактов, в которых был предусмотрен только один способ ликвидации растений, позволил срав-

Таблица 1
Количество и стоимость контрактов на ликвидацию *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*), заключенных в 2024 году по регионам Российской Федерации
Table 1
The number and value of contracts for the elimination of *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) concluded in 2024 by regions of the Russian Federation

№ п.п.	Регион	Количество контрактов, шт.	Сумма контрактов, тыс. руб.	Медианная цена контракта, тыс. руб.
1	Московская область	61	302 682	1 718 ± 1 450
2	Пермский край	23	63 177	177 ± 102
3	Тульская область	23	28 649	980 ± 723
4	Ярославская область	14	26 257	832 ± 805
5	Сахалинская область	3	25 709	8501 ± 1043
6	Вологодская область	37	24 696	366 ± 247
7	Тверская область	36	22 565	141 ± 92
8	Калининградская область	10	22 397	1921 ± 975
9	Новгородская область	25	15 379	135 ± 95
10	Ленинградская область	34	15 086	218 ± 159
11	Псковская область	19	13 469	444 ± 246
12	Кировская область	38	11 903	238 ± 138
13	Ивановская область	16	11 276	113 ± 33
14	Республика Татарстан	14	10 913	609 ± 542
15	г. Москва	8	9 889	642 ± 342
16	Чувашская Республика	19	8 614	306 ± 251
17	Нижегородская область	25	8 363	195 ± 115
18	Удмуртская Республика	13	5 617	94 ± 59
19	Камчатский край	1	5 466	5466 ± 0
20	Владимирская область	7	4 256	166 ± 143
21	Костромская область	5	3 123	464 ± 337
22	Смоленская область	9	2 421	195 ± 125
23	Калужская область	4	2 368	642 ± 185
24	Архангельская область	6	2 019	160 ± 85
25	Свердловская область	4	1 237	266 ± 143
26	Республика Коми	6	1 176	215 ± 18
27	г. Санкт-Петербург	2	803	401 ± 62
28	Рязанская область	2	531	266 ± 228
29	Мурманская область	1	530	530 ± 0
30	Курская область	1	500	500 ± 0
31	Ханты-Мансийский автономный округ	1	500	500 ± 0
32	Республика Башкортостан	1	377	377 ± 0
33	Новосибирская область	1	113	113 ± 0

Таблица 2
Количество контрактов, заключенных в 2024 году, по группам методов ликвидации зарослей *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*)
Table 2
The number of contracts concluded in 2024 by the elimination methods of *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*)

Способ ликвидации	Кол-во контрактов, шт	Стоимость контрактов, тыс. руб.	Площадь, га
Гербицид	289	242 575	21 553
Кошение и гербицид	84	166 248	14 873
Кошение	37	71 977	3991
Кошение и выкапывание	5	14 123	906
Способ не указан	3	1217	64
Кошение и вспашка и гербицид	3	2287	458
Выкапывание	2	1423	31
Кошение и вспашка и посев трав	1	1772	0,8

нить стоимость химической обработки и кошения зарослей *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*). Медианная стоимость кошения составила 24,8±8,26 тыс. руб./га, что в 1,7 раза выше стоимости обработки зарослей гербицидами (14,5±3,6 тыс. руб./га).

Правовое регулирование борьбы с инвазионными борщевиками в России. В 2012 г. борщевик Сосновского был выведен из Государственного реестра селекционных достижений в связи с утратой хозяйственной полезности (Бюллетень ФГБУ «Государственная комиссия Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений» от 24.05.2012 № 176). В 2015 г. семена и зеленая масса борщевика Сосновского были исключены из Общероссийского классификатора продукции ОК 005-93. После этого борщевик Сосновского был внесен в дополнение № 3 84 021 310 к Отраслевому классификатору сорных растений (код 5506).

В 2025 г. был принят Федеральный закон от 31.07.2025 № 294-ФЗ (вступает в силу с 1 марта 2026 г.) «О внесении изменений в Земельный кодекс Российской Федерации и отдельные законодательные акты Российской Федерации», в котором были предусмотрены изменения «в части защиты земель от произрастания инвазивных растений» (<https://sozd.duma.gov.ru/bill/456510-8>). В Федеральном законе № 294-ФЗ закреплено определение понятия «опасных видов инвазивных (чужеродных) растений» и указано, что «перечни опасных видов инвазивных (чужеродных) растений будут определяться нормативными правовыми актами субъектов РФ».

В настоящее время (август 2025 г.) в правовых документах нами не обнаружены перечни опасных инвазионных видов. Поиск на официальном портале РФ <http://publication.pravo.gov.ru> с использованием ключевых слов «инвазивный», «инвазия» дал нулевой ответ. По ключевым словам «борщевик» и «борщевика» обнаружены 37 правовых актов (постановления, законы, приказы), связанных с предотвращением распространения и уничтожением борщевика Сосновского в Архангельской, Калининградской, Калужской, Новгородской, Псковской, Тверской областях, Пермском крае, Республиках Марий Эл, Удмуртии и Чувашии с 2015 по 2025 г.

Первые методические рекомендации по уничтожению зарослей *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) были опубликованы в Европе в 2005-2007 гг. [5, 45]. В России первая методическая работа по борьбе с инвазионными борще-

виками была издана в 2008 г. [38]. Позже, начиная с 2011 г., на территории Российской Федерации начали заключать контракты для выполнения мероприятий по ликвидации зарослей *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*). Спустя 7 лет количество заключаемых контрактов и площадь ликвидированных зарослей инвайдера увеличились в пять раз [26]. Эти работы сопровождались интенсивным выпуском новых методических рекомендаций и разработкой технологических приемов против инвазионных борщевиков [32, 40, 48, 49, 56, 58, 61, 62]. К 2024 г. методические рекомендации были подготовлены в 15 регионах России. В ряде городов и областей (Москва, Санкт-Петербург, Архангельская, Московская, Тверская области) их публиковали неоднократно [27].

Несмотря на регулярное обновление методических рекомендаций, практически все они не учитывают последние научные результаты, объясняющие механизмы, обеспечивающие устойчивость популяций гигантских инвазионных борщевиков. Биология видов рода *Heracleum* детально описана в ходе их интродукции [11–14]. В последние десятилетия изучены признаки и свойства, определяющие выживание и размножение гигантских борщевиков в условиях инвазии [5–10, 16–19, 21, 22, 24]. Недавние исследования показали, как растения *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) реализуют стратегию биологического хеджирования ставок для восстановления зарослей после их повреждения благодаря неодновременному переходу к цветению, формированию банка покоящихся почек и покоящихся ювенильных растений [25].

Вторым существенным недостатком, характерным для многих методических рекомендаций, является включение в их текст приемов ликвидации *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*), для которых в явном виде отсутствуют указания на их практическую проверку авторами рекомендаций [30, 32, 39, 40, 42, 46, 47, 53, 55–63].

Половина проанализированных нами работ содержала спорные рекомендации для ликвидации растений, например их сжигание [53, 54, 56, 58–60] или затопление [44], посыпание корней поваренной солью [41]. Эти методы, в том числе использование нашатырного спирта, нефтепродуктов для обработки растений, использовать нельзя, поскольку они оказывают мощное негативное воздействие на окружающую среду [45].

Ряд приведенных в рекомендациях утверждений не соответствует современным представлениям о биологии инвазионных борщевиков, противоречат иным научным знаниям или не находят подтверждения.

В работах [32, 59, 60] рекомендуют скашивать растения, а затем обрабатывать гербицидами. Наш практический опыт свидетельствует, что гербициды на основе глифосата резко снижают свою эффективность в случае их применения по отаве борщевика. Вероятно, после скашивания формируется новая листовая поверхность меньшей площади, чем у интактных растений. Это не позволяет поглотить растениям достаточную дозу действующего вещества гербицидов этого типа.

В методических рекомендациях [54] указано, что «распространение борщевика на территории снижает

ценность земельных ресурсов...». Вместе с тем, внедрение инвазионных борщевиков в постагрогенные экосистемы Севера способствует сохранению и поддержанию почвенного плодородия за счет ежегодного возврата с опадом значительных объемов быстро минерализуемого растительного материала (17,4 т/га), в том числе органического углерода (7,4 т/га), азота (208 кг/га) и зольных элементов (847 кг/га) [64]. Кроме того, моновидовые заросли инвазионных борщевиков резко замедляют зарастание залежей древесно-кустарниковой растительностью.

В рекомендациях [40] упомянуто, что «трудность искоренения борщевика состоит в том, что его корневая система очень мощная и содержит большое количество Сахаров, которые являются противоядием для гербицидов». Нами не обнаружено упоминание в научной литературе сведений о сахарах, как антидотах гербицидных препаратов.

В работе [29] приведено, что «... низкая эффективность усилий по борьбе с борщевиком Мантегаци в странах Западной Европы, в значительной мере, может быть объяснена именно ошибочным отнесением этого вида к монокарпикам». Вместе с тем, в ходе изучения популяции *Heracleum mantegazzianum* в естественной и инвазионной частях ареала показано, что вид является строго монокарпическим [10].

Авторы рекомендаций [56] обращают внимание, что «осенью вспашку на полях, заросших борщевиками, проводить нельзя, т. к. это будет способствовать накоплению семян в почве, и тогда искоренение борщевиков растянется еще на несколько лет». По нашим данным, растения *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) не формируют в почве долговременный банк семян. Подавляющее число семян прорастает в первый год после формирования их урожая [25].

Все способы ликвидации инвазионных борщевиков, опубликованные в методических рекомендациях, обязательно должны быть проверены на практике в полевых условиях. Следует помнить, что растения *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) характеризуются очень высокой фотоаллергической и фототоксической контактной активностью [65, 66]. Тиражирование неподтвержденных рекомендаций и их выполнение могут отразиться на здоровье исполнителей и привести к тратам, чаще всего, ограниченных ресурсов. Попытки найти альтернативное, экономически рентабельное применение биомассы *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) [6, 48] не могут решить проблему инвазии этого вида. Любое использование этого растения в качестве технической культуры вновь потребует его культивирования и увеличения площадей возделывания.

За последнее десятилетие количество регионов России, в которых борются с вторжением борщевиков, увеличилось в 2,5 раза, а общая площадь уничтоженных зарослей *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) выросла на порядок [26]. В 2024 г. заросли *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) ликвидировали в 33 регионах Российской Федерации на площади 42 тыс. га, затратив для этого около 650 млн руб. Учитывая современные представления об устойчивости и возобновлении ценопопуляций *H. mantegazzianum*

(*H. sosnowskyi*), о динамике их расселения за пределами нативного ареала [21, 24, 25], можно предположить, что борьба с гигантскими борщевиками будет продолжаться длительное время.

В этой связи целесообразно подготовить единые рекомендации по ликвидации нежелательных зарослей инвазионных борщевиков, что упростит планирование и выполнение подобных мероприятий. При этом особенностью *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) является его произрастание в качестве чужеродного вида на обширной территории, охватывающей зону широколиственных лесов на юге до лесотундры на севере. Такое широкое распространение инвайдера требует учета региональных природно-климатических условий.

Решением может стать организация общероссийской системы управления знаниями (системы менеджмента знаний) о методах искоренения нежелательных зарослей *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) на цифровой платформе. Предлагаемая система позволит собрать в одном месте подробное описание проверенных методов уничтожения локальных популяций инвазионного вида, фотографии и видеоматериалы, иллюстрирующие приемы работы и результаты их выполнения, копии официальных документов. Цифровые решения позволяют привлечь к накоплению знаний обширный круг лиц, заинтересованных в уничтожении инвазионных борщевиков, работающих в различных частях обширного вторичного ареала *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*). При этом новые данные (знания) будут публиковаться в общем доступе только после верификации экспертами [67–69].

Согласно выполненным контрактам, чаще всего против *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) применяли химические и механические способы борьбы. В сопровождающей документации заказчики детально описывали приемы, которые исполнители могут (или должны) использовать.

В 2014 г. в 36 % контрактов применяли только скашивание растений *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*), а исключительно химический способ воздействия использовали в 51 % контрактов. Спустя 10 лет кошение стали применять заметно реже (9 % контрактов), а доля гербицидных обработок выросла (68 % контрактов). При этом комбинированное применение гербицидов и кошение использовали в 20 % контрактов. Отметим, что не всегда в методических рекомендациях или технических заданиях контрактов упоминалось, что кошение не приводит к гибели *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*), а является лишь мерой сдерживания их расселения.

Остальные способы борьбы с инвазионными борщевиками использовали крайне редко. Выкапывание растений, агротехнические приемы, посев трав применяли в 3 % контрактов, а срезание соцветий – только в одном контракте (реестровый № 081350000124004998). Использование укрывных светонепроницаемых материалов не упоминалось вовсе.

В период 2014–2024 гг. на порядок возросли число ежегодных контрактов, их стоимость и общая площадь участков, обработанных от борщевика. На фоне интенсификации работ по борьбе с *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*)

сохранился тренд снижения стоимости работ в расчете на площадь участка, особенно с учетом инфляции. В 2014 г. медианное значение этого показателя составило 20,5 тыс. руб/га [26], в 2024 г. – 12,5 тыс. руб/га.

Проблема инвазии *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) вызывает серьезную обеспокоенность населения. Около 10 лет назад в России сформировалось общественное движение. Участники проектов «Антиборщевик» (<https://antiborschevik.info>), «СтопБорщевик» (<https://borshevictory.ru>) распространяют актуальную информацию об инвазионных борщевиках, занимаются картографированием зарослей растений, организуют мероприятия по их ликвидации и апробируют различные меры борьбы с растениями [70].

Анализ публикаций с рекомендациями по борьбе с нежелательными зарослями инвазионных борщевиков и сведений о заключенных с такой целью контрактах показывает, что результаты исследований довольно медленно проникают в практическую (в том числе управленческую) работу (административная инерция). Эффективность расходования средств на борьбу с этим видом растений также снижает отсутствие возможности централизованного планирования, организации проверки различных методик ликвидации зарослей, стандартизации технологии контроля численности инвазионных видов. Например, увеличение численности контрактов с использованием химических методов для борьбы с *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) было отмечено в России лишь через 6 лет после официального выполнения первых подобных работ в 2011 г. [26].

Вместе с тем, значительное внимание, которое уделяют органы власти на различных уровнях к проблеме биологического вторжения *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*), проявилось в принятии целого ряда нормативных правовых актов, направленных на контроль численности чужеродных видов.

Заключение

Обзор 35 методических рекомендаций по борьбе с инвазией *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*), опубликованных в период 2004–2024 гг., показал, что наиболее упоминаемым способом ликвидации является химическая обработка растений. Второе место занимают механические способы воздействия на растения. Несмотря на низкую эффективность скашивание борщевиков рекомендуют как самостоятельный способ борьбы, так и в сочетании с гербицидными обработками. Агротехнические приемы борьбы с борщевиками включают перепахку участков и формирование замещающих посевов. На небольших по площади участках борщевика рекомендуют выкапывать, подрезать почки возобновления, использовать светонепроницаемые укрывные материалы, срезать соцветия.

За последнее десятилетие в России на порядок возросло количество и стоимость контрактов, площадь обработки нежелательных зарослей борщевиков. Общая сумма контрактов по ликвидации *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*), выполненных в 2024 г., достигла 650 млн руб.

Практика выполнения контрактов по борьбе с борщевиками в целом соответствовала разработанным методическим рекомендациям. В 2024 г. преобладала химическая обработка растений (61 % контрактов), а доля работ по кошению борщевиков сократилась (8 % контрактов). Среднегодовая стоимость работ снизилась до 12,5 тыс. руб/га.

Ключевыми проблемами использования методических рекомендаций в борьбе с *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) являются: несоответствие части рекомендаций современным научным данным; отсутствие обязательной полевой проверки и оценки экологических рисков предлагаемых методов. Для решения выявленных проблем необходимо: 1) разработать единые рекомендации по ликвидации *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) с учетом региональных особенностей; 2) создать цифровую платформу для обмена проверенной информацией о методах борьбы с борщевиками.

В России постепенно развивается правовое регулирование контроля инвазионных (чужеродных) видов. В 2025 г. приняты изменения в Земельный кодекс Российской Федерации и отдельные законодательные акты Российской Федерации, связанные с защитой земель от произрастания чужеродных растений. Однако несмотря на регулярную (более 10 лет) практику борьбы единые стандарты по ликвидации зарослей *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) отсутствуют.

На основе биологических особенностей *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*), обеспечивающих устойчивое возобновление популяций после различных воздействий, можно заключить, что борьба с инвазионными борщевиками требует долгосрочного планирования, научно обоснованных координированных решений. Оптимизация методов и законодательной базы позволит сократить затраты и минимизировать экологический ущерб от инвазии *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

1. Senator, S. A. Invasive plants of Russia: inventory results, distribution features and management issues / S. A. Senator, Y. K. Vinogradova // *Uspekhi sovremennoy biologii* [Advances in Current Biology]. – 2023. – Vol. 143, № 4. – P. 393–402. – DOI: 10.31857/S0042132423040099
2. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment / P. Pyšek, V. Jarošík, P. E. Hulme [et al.] // *Glob Change Biol.* – 2012. – Vol. 18. – P. 1725–1737. – DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x
3. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / В. Г. Петросян, Ю. Ю. Дгебуадзе, Л. А. Хляп [и др.]. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. – 688 с.
4. Senator, S. A. Invasive plants of Russia: inventory results, distribution features and management issues / S. A. Senator, Y. K. Vinogradova // *Uspekhi sovremennoy biologii* [Advances in Current Biology]. – 2023. – Vol. 143, № 4. – P. 393–402. – DOI: 10.31857/S0042132423040099
5. Ecology and management of giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*) / P. Pyšek, M. J. W. Cock, W. Nentwig, H. P. Ravn. – Gateshead : CAB International, 2007. – 352 p. – DOI: 10.1079/9781845932060.0000
6. Grzędzicka, E. Invasion of the giant hogweed and the Sosnowsky's hogweed as a multidisciplinary problem with unknown future – a review / E. Grzędzicka // *Earth.* – 2022. – Vol. 3, № 1. – P. 287–312. – DOI: 10.3390/earth3010018
7. Ochsmann, J. *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (*Apiaceae*) in Deutschland – Untersuchungen zur Biologie, Verbreitung, Morphologie und Taxonomie / J. Ochsmann // *Feddes Repertorium.* – 1996. – Vol. 107, № 7. – P. 557–595. – DOI: <https://doi.org/10.1002/fedr.19961070701>
8. Otte, A. The ecology of the Caucasian herbaceous perennial *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev. (Giant Hogweed) in cultural ecosystems of Central Europe / A. Otte, R. Franke // *Phytocoenologia.* – 1998. – Vol. 28, № 2. – P. 205–232. – DOI: 10.1127/phyto/28/1998/205
9. Caffrey, J. M. Phenology and long-term control of *Heracleum mantegazzianum* / J. M. Caffrey // *Hydrobiologia.* – 1999. – Vol. 415. – P. 223–228. – DOI: 10.1023/A:1003854221931
10. Population age structure and reproductive behaviour of the monocarpic perennial *Heracleum mantegazzianum* (*Apiaceae*) in its native and invaded distribution ranges / J. Pergl, I. Perglová, P. Pyšek [et al.] // *American Journal of Botany.* – 2006. – Vol. 93, № 7. – P. 1018–1028. – DOI: 10.3732/ajb.93.7.1018
11. Марченко, А. А. Биологические особенности и кормовые достоинства борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.): дис. ... канд. биол. наук / А. А. Марченко; Ботанический институт АН СССР. – Л., 1953. – 255 с.
12. Moiseev, K. A. Report on the work results in 1967 of the Plant Introduction Laboratory, Institute of Biology, Komi Branch, USSR Academy of Sciences / K. A. Moiseev // *Zenodo.* – 1967. – DOI: 10.5281/zenodo.8276069
13. Интродукция борщевиков в Белоруссии / М. М. Кудин, А. А. Касач, И. И. Чекалинская [и др.]. – Минск: Наука и техника, 1980. – 200 с.
14. Сацыперова, И. Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения / И. Ф. Сацыперова. – Л.: Наука, 1984. – 223 с.
15. Скупченко, Л. А. Семеноведение борщевика на Севере / Л. А. Скупченко. – Л.: Наука, 1989. – 119 с.
16. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area / I. V. Dalke, I. F. Chadin, I. G. Zakhochiy [et al.] // *PLoS ONE.* – 2015. – Vol. 10, № 11. – P. e0142833. – DOI: 10.1371/journal.pone.0142833
17. Ecological-geographical analysis of distribution pattern and occurrence of cow-parsnip (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) with respect to area aridity and its mapping in European Russia / A. N. Afonin, N. N. Lune-

- va, Y. S. Li [et al.] // Russian Journal of Ecology. – 2017. – Vol. 48. – P. 86–89. – DOI: 10.1134/S1067413617010039
18. Ozerova, N. A. Patterns of secondary range formation for *Heracleum sosnowskyi* and *H. mantegazzianum* on the territory of Russia / N. A. Ozerova, M. G. Krivosheina // Russian Journal of Biological Invasions. – 2018. – Vol. 9, № 2. – P. 155–162. – DOI: 10.1134/S2075111718020091
19. Gudžinskas, Z. Seedling dynamics and population structure of invasive *Heracleum sosnowskyi* (Apiaceae) in Lithuania / Z. Gudžinskas, E. Žalneravičius // Annales Botanici Fennici. – 2018. – Vol. 55, № 4/6. – P. 309–320. – DOI: 10.5735/085.055.0412
20. Tkachenko, K. G. Heteromericarpy of *Heracleum sosnowskyi* Manden. (Umbelliferae = Apiaceae) / K. G. Tkachenko // Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. – 2021. – Vol. 181, № 4. – P. 156–163. – DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-156-163
21. Zakhochiy, I. G. Ecogeographical analysis of the *Heracleum persicum*, *H. mantegazzianum*, and *H. sosnowskyi* distribution at the northern limit of their secondary ranges in Europe / I. G. Zakhochiy, I. V. Dalke [et al.] // Russian Journal of Biological Invasions. – 2022. – Vol. 13, № 2. – P. 203–214. – DOI: 10.1134/S2075111722020138
22. Molecular and genetic studies of *Heracleum sosnowskyi* Manden. and *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) of the European part of Russia / D. M. Shadrin, I. V. Dalke, I. G. Zakhochiy [et al.] // Russian Journal of Biological Invasions. – 2024. – Vol. 17, № 2. – P. 153–171. – DOI: 10.35885/1996-1499-17-2-153-171
23. A simple mechanistic model of the invasive species *Heracleum sosnowskyi* propagule dispersal by wind / I. Chadin, I. Dalke, D. Tishin [et al.] // PeerJ. – 2021. – Vol. 9. – P. e11821. – DOI: 10.7717/peerj.11821
24. Dalke, I. V. Modelling of *Heracleum sosnowskyi* Manden. and *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier coenopopulation area increase rate / I. V. Dalke, I. F. Chadin // Russian Journal of Biological Invasions. – 2023. – Vol. 16, № 3. – P. 30–47. – DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-30-47
25. Bet-hedging strategies in *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) populations in European Northeast Russia / I. V. Dalke, R. V. Malyshev, I. G. Zakhochiy [et al.] // Žurnal obsejbiologii. – 2024. – Vol. 85, № 6. – P. 460–473. – DOI: 10.31857/S0044459624060031
26. Dalke, I. Analysis of management activities on control of Sosnowskyi's hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) invasion on the territory of the Russian Federation / I. Dalke, I. Chadin, I. Zakhochiy // Russian Journal of Biological Invasions. – 2018. – Vol. 3. – P. 44–61.
27. Dalke I. Best practices for the management of *Heracleum mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*): a review of literature and field applications. Supplementary Materials: dataset / I. Dalke, V. Ponomarev, I. Chadin // Zenodo. – 2025. – DOI: 10.5281/zenodo.16908943.
28. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing / R Core Team. – Vienna, Austria : R Foundation for Statistical Computing, 2025. – URL: <https://www.r-project.org>
29. Ламан, Н. А. Гигантские борщевики – опасные инвазивные виды для природных комплексов и населения Беларуси / Н. А. Ламан, В. Н. Прохоров, О. М. Масловский; Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси. – Минск, 2009. – 40 с. – URL: <https://botany.by/wp-content/uploads/2022/12/gigantskie-borshheviki-broshjura.pdf> (дата обращения: 30.09.2025).
30. Рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского на территории Калининградской области / Филиал ФГБУ «Россельхозцентр» по Калининградской области. – 2019. – URL: https://zelenogradsk.com/apk/borshchevik/meropriyatiya/spravochnaya-informatsiya/Borshchevik_общие_рекомендации_2019.pdf (дата обращения: 23.08.2025).
31. Руководство по применению гербицидов в борьбе с борщевиком Сосновского. – [Б. м.]: [б. и.], 2015. – URL: https://kalinin-adm.ru/files/adm/norm_act/2022/Borshchevik.pdf (дата обращения: 23.08.2025).
32. Методы контроля распространения борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на землях лесного фонда / А. Егоров, Л. Павлюченкова, А. Партолина [и др.] // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. – 2020. – № 3. – С. 4–20. – DOI: 10.21178/2079-6080.2020.3.4.
33. Ламан, Н. А. Новые подходы к разработке экологически безопасных способов ограничения распространения борщевика Сосновского / Н. А. Ламан, В. Н. Прохоров // Ботаника (исследования) / Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси. – 2014. – № 43. – С. 229–241. – URL: https://botany.by/wp-content/uploads/2021/02/botanika_43.pdf. (дата обращения: 30.09.2025).
34. Шкляревская, О. А. Эффективность гербицида Балерина в борьбе с борщевиком Сосновского / О. А. Шкляревская // Земледелие и растениеводство. – 2019. – № 6. – С. 25–29.
35. Яблонская, Е. К. Антидоты гербицидов сельскохозяйственных культур (обзор) / Е. К. Яблонская, В. В. Котляров, Ю. П. Федулов // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. – 2013. – № 94. – С. 603–621.
36. Якимович, Е. А. Методические рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского / Е. А. Якимович, С. В. Сорочка, А. А. Ивашкевич. – Минск: РУП «Институт защиты растений», 2011. – 76 с. – URL: <https://izr.by/doc/metodica.pdf> (дата обращения: 23.08.2025).
37. Методология и способы ограничения распространения и искоренения гигантских борщевиков / Н. А. Ламан, В. Н. Прохоров, А. В. Бабков [и др.]; Ин-т эксперимент. ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси. – Минск: БелНИИТ «Транстехника», 2020. – 52 с. – URL: <https://botany.by/wp-content/uploads/2022/01/Metodologiya-i-sposoby-ogranicheniya-rasprostraneniya-i-iskoreneniya-gigantskih-borshhevikov.pdf>. (дата обращения: 30.09.2025).

38. Далькэ, И. В. Методические рекомендации по борьбе с неконтролируемым распространением растений борщевика Сосновского / И. В. Далькэ, И. Ф. Чадин. – Сыктывкар, 2008. – 28 с. – URL: <http://proborshevik.ru/wp-content/uploads/2017/09/heracleum.pdf> (дата обращения: 23.08.2025).
39. Dessimoz, F. Invasive potential of the Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*) in the Western Swiss Alps and implications for management : PhD Thesis / F. Dessimoz. – Lausanne, 2006. – 75 p. – URL: https://www.unil.ch/files/live/sites/ecospat/files/shared/PDF_site/MSc/Dessimoz2006_Master.pdf.
40. Приказ Министерства сельского хозяйства Чувашской Республики от 29.12.2020 года № 361 «Об утверждении методических рекомендаций по борьбе с Борщевиком Сосновского в Чувашской Республике». – URL: <https://docs.cntd.ru/document/574762774> (дата обращения: 23.08.2025).
41. Антропова, Г. Е. Методические рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского для сельскохозяйственных товаропроизводителей в условиях Архангельской области / сост.: Г. Е. Антропова, Г. П. Прожерина, Е. Н. Косарева [и др.]. – Архангельск: ФБГУ САС «Архангельская», 2019. – 26 с. – URL: <https://ustyany.ru/wp-content/uploads/2022/07/metodicheskie-rekomendatsii.pdf>. (дата обращения: 23.08.2025).
42. Методические рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского в Свердловской области. – Екатеринбург, 2019. – 26 с. – URL: <https://msp.midural.ru/download/74609> (дата обращения: 23.08.2025).
43. Основные инструкции по борьбе с борщевиком / А. Гладили, П. Федорова, Е. Каткова [и др.]. – // СтопБорщевик. – URL: <https://borshevictory.ru/osnovnye-instruktsii-po-borbe-s-borshhevikom/>. (дата обращения: 30.09.2025).
44. Как бороться с борщевиком Сосновского: методы и рекомендации // Антиборщевик – URL: <https://antiborshevik.info/method>. (дата обращения: 30.09.2025).
45. The giant hogweed best practice manual: guidelines for management and control of an invasive weed in Europe / C. Nielsen, H. Ravn, L. Skov [et al.]. – Hoersholm: Forest & Landscape Denmark, 2005. – 44 p. – URL: https://www.researchgate.net/publication/260202289_The_Giant_Hogweed_Best_Practice_Manual_Guidelines_for_Management_and_Control_of_an_Invasive_Weed_in_Europe (дата обращения: 30.09.2025).
46. Методические рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского / ФГБУ «Российской сельскохозяйственный центр» по Тверской области. – 3 с. – URL: https://minpriroda.tverreg.ru/bezopasnost-naseleniya/Metodicheskie_rekomendatsii_po_borbe_s_borshhevikom_Sosnovskogo_Rosselskhozcentra.doc (дата обращения: 23.08.2025).
47. Методические рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского в Ярославской области / Филиал ФГБУ «Российский сельскохозяйственный центр» по Ярославской области. – Ярославль, 2022. – 25 с. – URL: <https://www.admr.ru/storage/Метод%20рекомендации%20борьбы%20с%20борщевиком%20Сосновского.pdf> (дата обращения: 23.08.2025).
48. Ткаченко, К. Г. Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.). Рекомендации и методы по борьбе с ним / К. Г. Ткаченко. – СПб.: Издательство «Первый ИПХ», 2021. – 68 с. – URL: [https://www.binran.ru/files/publications/monographs/Sosnowsky_%20hogweed_\(Heracleum_sosnowskyi_Manden.\).pdf](https://www.binran.ru/files/publications/monographs/Sosnowsky_%20hogweed_(Heracleum_sosnowskyi_Manden.).pdf) (дата обращения: 30.09.2025).
49. Добринов, А. В. Разработка технологических приемов по борьбе с Борщевиком Сосновского / А. В. Добринов, А. В. Трифанов, С. В. Чугунов // АгроЭкоИнженерия. – 2020. – № 4 (105). – С. 126–139. – URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/razrabotka-tehnologicheskikh-priemov-po-borbe-s-borshevikom-sosnovskogo> (дата обращения: 30.09.2025).
50. Weed biological control in the European Union: from serendipity to strategy / R. H. Shaw, C. A. Ellison, H. Marchante [et al.] // BioControl. – 2018. – Vol. 63, № 3. – P. 333–347. – DOI: 10.1007/s10526-017-9844-6
51. Integrated methods for monitoring the invasive potential and management of *Heracleum mantegazzianum* (giant hogweed) in Switzerland / R. T. Shackleton, B. Petitpierre, M. Pajkovic [et al.] // Environmental Management. – 2020. – Vol. 65, № 6. – P. 829–842. – DOI: 10.1007/s00267-020-01282-9
52. Non-chemical control methods of Sosnowsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) / O. Ivashchenko, Y. Makukh, S. Remeniuk [et al.] // Zemdirbyste-Agriculture. – 2022. – Vol. 109, № 3. – P. 269–276. – DOI: 10.13080/z-a.2022.109.034
53. Методические рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского в Удмуртской Республике / сост.: В. Эсенкулова, Т. А. Строт, О. В. Коробейникова [и др.]. – Ижевск, 2019. – 27 с. – URL: https://balezino.udmurt.ru/upload/mo/kozilo/metod_rekom.pdf (дата обращения: 23.08.2025).
54. Методические рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского в Московской области // Администрация Волоколамского муниципального округа: Московская область. – 2019. – URL: <https://volok-go.ru/article/metodicheskie-rekomendatsii-po-borbe-s-borshevikom-sosnovskogo-v-moskovskoj-oblasti-72448> (дата обращения: 23.08.2025).
55. Рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского в личных подсобных хозяйствах // Комитет по агропромышленному и рыбохозяйственному комплексу Ленинградской области – 2023. – 10.11. – URL: <https://ark.lenobl.ru/ru/inf/borba-s-borshevikom-sosnovskogo/rekomendacii-po-borbe-s-borshevikom-sosnovskogo-v-lph> (дата обращения: 23.08.2025).
56. Рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского // Удомельский муниципальный округ Тверской области – 2021. – URL: <https://udomelskij-okrug.ru/index.php/home/novosti/item/11463-rekomendatsii-po-borbe-s-borshhevikom-sosnovskogo> (дата обращения: 23.08.2025).

57. Методические рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского в Московской области // Филиал ФГБУ «Российский сельскохозяйственный центр» Московской области. – URL: https://ozmo.ru/files/2019/02/08/Борщевик_методические_рекомендации.docx. (дата обращения: 23.08.2025).
58. Методические рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского в Пермском крае / Д. С. Фомин, М. Т. Васбиева, Д. С. Фомин [и др.]. – Пермь, 2021. – 36 с. – URL: https://orda-adm.ru/upload/pages/22430/dat_1690349353736.pdf (дата обращения: 23.08.2025).
59. Методические рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского. – Самара, 2022. – 20 с. – URL: https://agro-inform.ru/files/broshury/2022_borshhevik.pdf (дата обращения: 23.08.2025).
60. Памятка по борьбе с борщевиком Сосновского // Котласский муниципальный округ: Архангельская область – URL: https://kotlasreg.gosuslugi.ru/dlya-zhiteley/novosti-i-reportazhi/novosti_88.html (дата обращения: 23.08.2025).
61. Рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского. – Текст: электронный // Россельхознадзор – URL: <https://fsvps.gov.ru/news/rosselkhoznadzor-podgotovil-rekomendacii-po-borbe-s-borshhevikom-sosnovskogo> (дата обращения: 23.08.2025).
62. Рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского. – URL: <https://www.primadm.ru/news/detail.php?id=26845> (дата обращения: 23.08.2025).
63. Рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского в личных подсобных хозяйствах // Официальный сайт Фёдоровского городского поселения Тосненского муниципального района Ленинградской области. – URL: <http://fedorovskoe-mo.ru/?p=15328> (дата обращения: 23.08.2025).
64. Influence of *Heracleum sosnowskyi* Manden. invasion on postagrogenic soil fertility in European North-East / E. M. Lapteva, I. G. Zakhozhiy, I. V. Dalke [et al.] // Theoretical and Applied Ecology. – 2021. – № 3. – P. 66–73. – DOI: 10.25750/1995-4301-2021-3-066-073
65. Photoallergic contact dermatitis / Ö. Aşkın, S. K. Cesur, B. Engin [et al.] // Current Dermatology Reports. – 2019. – Vol. 8. – P. 157–163. – DOI: 10.1007/s13671-019-00271-4
66. Фотохимический дерматит вследствие контакта с соком борщевика Сосновского / А. Ю. Симонова, М. В. Белова, К. К. Ильяшенко (Зеленская) [и др.] // Неотложная медицинская помощь. Журнал им. Н. В. Склифосовского. – 2020. – Т. 9, № 4. – С. 653–658. – DOI: 10.23934/2223-9022-2020-9-4-653-658
67. ГОСТ Р 53894-2016. Менеджмент знаний. Термины и определения. – М.: Стандартинформ, 2016. – 24 с.
68. ISO 30401:2018. Knowledge management systems, Requirements. – URL: <https://www.iso.org/standard/68683.html> (date of access: 23.08.2025).
69. Вейс (Московченко), Ю. В. Цифровая трансформация в системе менеджмента знаний / Ю. В. Вейс (Московченко), К. В. Овсянникова // Экономика и бизнес: теория и практика. – 2023. – № 5–1 (99). – С. 84–88. – DOI: 10.24412/2411-0450-2023-5-1-84-88
70. Подходы к вовлечению добровольцев в решение проблемы фитоинвазий / М. Шайкина, Л. Шипилина, А. Гладилин [и др.] // Фитоинвазии: остановить нельзя сдаваться: материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием (Москва, 10–11 февраля 2022 г.). – М.: МГУ, 2022. – С. 463–468.

References

1. Senator, S. A. Invasive plants of Russia: inventory results, distribution features and management issues / S. A. Senator, Y. K. Vinogradova // Uspekhi sovremennoj biologii [Advances in Current Biology]. – 2023. – Vol. 143, № 4. – P. 393–402. – DOI: 10.31857/S0042132423040099
2. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment / P. Pyšek, V. Jarošík, P. E. Hulme [et al.] // Glob Change Biol. – 2012. – Vol. 18. – P. 1725–1737. – DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x
3. Samye opasnye invazionnye vidy Rossii (TOP-100) [The most dangerous invasive species of Russia (TOP-100)] / V. G. Petrosyan, Yu. Yu. Dgebuadze, L. A. Khlyap [et al.] – Moscow : Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2018. – 688 p.
4. Senator, S. A. Invasive plants of Russia: inventory results, distribution features and management issues / S. A. Senator, Y. K. Vinogradova // Uspekhi sovremennoj biologii [Advances in Current Biology]. – 2023. – Vol. 143, № 4. – P. 393–402. – DOI: 10.31857/S0042132423040099
5. Ecology and management of giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*) / P. Pysek, M. J. W. Cock, W. Nentwig, H. P. Ravn. – Gateshead : CAB International, 2007. – 352 p. – DOI: 10.1079/9781845932060.0000
6. Grzędzicka, E. Invasion of the giant hogweed and the Sosnowsky's hogweed as a multidisciplinary problem with unknown future – a review / E. Grzędzicka // Earth. – 2022. – Vol. 3, № 1. – P. 287–312. – DOI: 10.3390/earth3010018
7. Ochsmann, J. *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (*Apiaceae*) in Deutschland – Untersuchungen zur Biologie, Verbreitung, Morphologie und Taxonomie / J. Ochsmann // Feddes Repertorium. – 1996. – Vol. 107, № 7. – P. 557–595. – DOI: <https://doi.org/10.1002/fedr.19961070701>
8. Otte, A. The ecology of the Caucasian herbaceous perennial *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev. (Giant Hogweed) in cultural ecosystems of Central Europe / A. Otte, R. Franke // Phytocoenologia. – 1998. – Vol. 28, № 2. – P. 205–232. – DOI: 10.1127/phyto/28/1998/205
9. Caffrey, J. M. Phenology and long-term control of *Heracleum mantegazzianum* / J. M. Caffrey // Hydrobiologia. – 1999. – Vol. 415. – P. 223–228. – DOI: 10.1023/A:1003854221931
10. Population age structure and reproductive behaviour of the monocarpic perennial *Heracleum mantegazzianum* (*Apiaceae*) in its native and invaded distri-

- bution ranges / J. Pergl, I. Perglová, P. Pyšek [et al.] // American Journal of Botany. – 2006. – Vol. 93, № 7. – P. 1018–1028. – DOI: 10.3732/ajb.93.7.1018
11. Marchenko, A. A. Biologicheskie osobennosti i kormovye dostoinstva borshchevika Sosnovskogo (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) [Biological features and feed qualities of Sosnowsky's Hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden.)]: Candidate's thesis (Biology) / A. A. Marchenko; Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences. – Leningrad, 1953. – 255 p.
 12. Moiseev, K. A. Report on the work results in 1967 of the Plant Introduction Laboratory, Institute of Biology, Komi Branch, USSR Academy of Sciences / K. A. Moiseev // Zenodo. – 1967. – DOI: 10.5281/zenodo.8276069
 13. Introduktsiya borshchevikov v Belorussii [Introduction of hogweeds in Belarus] / M. M. Kudinov, A. A. Kasach, I. I. Chekalinskaya [et al.]. – Minsk : Nauka i tekhnika, 1980. – 200 p.
 14. Satsyperova, I. F. Borshcheviki flory SSSR – novye kormovye rasteniya [Hogweeds of the USSR Flora – New forage plants] / I. F. Satsyperova. – Leningrad : Nauka, 1984. – 223 p.
 15. Skupchenko, L. A. Semenovedenie borshchevika na Severe [Seed science of hogweed in the North] / L. A. Skupchenko. – Leningrad : Nauka, 1989. – 119 p.
 16. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area / I. V. Dalke, I. F. Chadin, I. G. Zakhozhiy [et al.] // PLoS ONE. – 2015. – Vol. 10, № 11. – P. e0142833. – DOI: 10.1371/journal.pone.0142833
 17. Ecological-geographical analysis of distribution pattern and occurrence of cow-parsnip (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) with respect to area aridity and its mapping in European Russia / A. N. Afonin, N. N. Luneva, Y. S. Li [et al.] // Russian Journal of Ecology. – 2017. – Vol. 48. – P. 86–89. – DOI: 10.1134/S1067413617010039
 18. Ozerova, N. A. Patterns of secondary range formation for *Heracleum sosnowskyi* and *H. mantegazzianum* on the territory of Russia / N. A. Ozerova, M. G. Krivosheina // Russian Journal of Biological Invasions. – 2018. – Vol. 9, № 2. – P. 155–162. – DOI: 10.1134/S2075111718020091
 19. Gudžinskas, Z. Seedling dynamics and population structure of invasive *Heracleum sosnowskyi* (Apiaceae) in Lithuania / Z. Gudžinskas, E. Žalneravičius // Annales Botanici Fennici. – 2018. – Vol. 55, № 4/6. – P. 309–320. – DOI: 10.5735/085.055.0412
 20. Tkachenko, K. G. Heteromericarpy of *Heracleum sosnowskyi* Manden. (Umbelliferae = Apiaceae) / K. G. Tkachenko // Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. – 2021. – Vol. 181, № 4. – P. 156–163. – DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-156-163
 21. Zakhozhiy, I. G. Ecogeographical analysis of the *Heracleum persicum*, *H. mantegazzianum*, and *H. sosnowskyi* distribution at the northern limit of their secondary ranges in Europe / I. G. Zakhozhiy, I. V. Dalke [et al.] // Russian Journal of Biological Invasions. – 2022. – Vol. 13, № 2. – P. 203–214. – DOI: 10.1134/S2075111722020138
 22. Molecular and genetic studies of *Heracleum sosnowskyi* Manden. and *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) of the European part of Russia / D. M. Shadrin, I. V. Dalke, I. G. Zakhozhiy [et al.] // Russian Journal of Biological Invasions. – 2024. – Vol. 17, № 2. – P. 153–171. – DOI: 10.35885/1996-1499-17-2-153-171
 23. A simple mechanistic model of the invasive species *Heracleum sosnowskyi* propagule dispersal by wind / I. Chadin, I. Dalke, D. Tishin [et al.] // PeerJ. – 2021. – Vol. 9. – P. e11821. – DOI: 10.7717/peerj.11821
 24. Dalke, I. V. Modelling of *Heracleum sosnowskyi* Manden. and *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier coenopopulation area increase rate / I. V. Dalke, I. F. Chadin // Russian Journal of Biological Invasions. – 2023. – Vol. 16, № 3. – P. 30–47. – DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-30-47
 25. Bet-hedging strategies in *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) populations in European Northeast Russia / I. V. Dalke, R. V. Malyshev, I. G. Zakhozhiy [et al.] // Zhurnal obsej biologii. – 2024. – Vol. 85, № 6. – P. 460–473. – DOI: 10.31857/S0044459624060031
 26. Analysis of management activities on control of Sosnowskyi's hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) invasion on the territory of the Russian Federation / I. Dalke, I. Chadin, I. Zakhozhiy // Russian Journal of Biological Invasions. – 2018. – Vol. 3. – P. 44–61.
 27. Dalke I. Best practices for the management of *Heracleum mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*): a review of literature and field applications. Supplementary Materials : dataset / I. Dalke, V. Ponomarev, I. Chadin // Zenodo. – 2025. – DOI: 10.5281/zenodo.16908943.
 28. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing / R Core Team. – Vienna, Austria : R Foundation for Statistical Computing, 2025. – URL: <https://www.r-project.org>
 29. Laman, N. A. Gigantskie borshcheviki – opasnye invazivnye vidy dlya prirodnkh kompleksov i naseleniya Belarusi [Giant hogweeds – dangerous invasive species for natural complexes and the population of Belarus] / N. A. Laman, V. N. Prokhorov, O. M. Maslovskii; V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus. – Minsk, 2009. – 40 p. – URL: <https://botany.by/wp-content/uploads/2022/12/gigantskie-borshheviki-broshjura.pdf>
 30. Rekomendatsii po borbe s borshchevikom Sosnovskogo na territorii Kaliningradskoi oblasti [Recommendations for controlling the Sosnowsky's hogweed in the Kaliningrad Region] / Filial FGBU «Rosselkhoztsentr» po Kaliningradskoi oblasti. – 2019. – URL: https://zelenogradsk.com/apk/borshchevik/meropriyatiya/spravochnaya-informatsiya/Borshchevik_obshchie_rekomendatsii2019.pdf (date of access: 23.08.2025).
 31. Rukovodstvo po primeneniyu gerbitsidov v borbe s borshchevikom Sosnovskogo [Guidelines for the use of herbicides in controlling Sosnowsky's hogweed]. – [S. l.] : [s. n.], 2015. – URL: https://kalinin-adm.ru/files/adm/norm_act/2022/Borshchevik.pdf (date of access: 23.08.2025).

32. Metody kontrolya rasprostraneniya borshchevika Sosnovskogo (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) na zemlyakh lesnogo fonda [Methods for controlling the distribution of Sosnowsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) in forest fund lands] / A. Egorov, L. Pavlyuchenkova, A. Partolina [et al.] // Proceedings of the Saint Petersburg Research Institute of Forestry. – 2020. – № 3. – P. 4–20. – DOI: 10.21178/2079–6080.2020.3.4
33. Laman, N. A. Novye podkhody k razrabotke ekologicheskimi bezopasnykh sposobov ogranicheniya rasprostraneniya borshchevika Sosnovskogo [New approaches to developing environmentally safe methods for limiting the distribution of Sosnowsky's hogweed] / N. A. Laman, V. N. Prokhorov // Botanika (issledovaniya) [Botany (Research)] / V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus. – № 43. – P. 229–241. – URL: https://botany.by/wp-content/uploads/2021/02/botanika_43.pdf.
34. Shklyarevskaya, O. A. Effektivnost gerbitsida Balerina v borbe s borshchevikom Sosnovskogo [Efficiency of the Balerina herbicide in controlling Sosnowsky's hogweed] / O. A. Shklyarevskaya // Zemledelie i rasteniyevodstvo [Agriculture and Crop Production]. – 2022. – № 6. – P. 25–29. <http://proborshevik.ru/wp-content/uploads/2017/09/heracleum.pdf> (date of access: 23.08.2025).
35. Yablonskaya, E. K. Antidoty gerbitsidov selskokhozyaystvennykh kultur (obzor) [Antidotes for herbicides of agricultural crops (review)] / E. K. Yablonskaya, V. V. Kotlyarov, Yu. P. Fedulov // Polythematic Online Scientific Journal of the Kuban State Agrarian University. – 2013. – № 94. – P. 603–621.
36. Yakimovich, E. A. Metodicheskie rekomendatsii po borbe s borshchevikom Sosnovskogo [Methodological recommendations for controlling Sosnowsky's hogweed] / E. A. Yakimovich, S. V. Soroka, A. A. Ivashkevich // Minsk, 2011. – 76 p. – URL: <https://izr.by/doc/metodica.pdf> (date of access: 23.08.2025).
37. Metodologiya i sposoby ogranicheniya rasprostraneniya i iskoreneniya gigantских borshchevikov [Methodology and methods for limiting the distribution and eradication of giant hogweeds] / N. A. Laman, V. N. Prokhorov, A. V. Babkov [et al.]. – Minsk, 2020. – 52 p. – URL: <https://botany.by/wp-content/uploads/2022/01/Metodologiya-i-sposoby-ogranicheniya-rasprostraneniya-i-iskoreneniya-gigantских-borshchevikov.pdf>.
38. Dalke, I. V. Metodicheskie rekomendatsii po borbe s nekontroliruemym rasprostraneniem rastenii borshchevika Sosnovskogo [Methodological recommendations against the uncontrolled distribution of Sosnowsky's hogweed plants] / I. V. Dalke, I. F. Chadin. – Syktyvkar, 2008. – URL: <http://proborshevik.ru/wp-content/uploads/2017/09/heracleum.pdf> (date of access: 23.08.2025).
39. Dessimoz, F. Invasive potential of the Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*) in the Western Swiss Alps and implications for management : PhD Thesis / F. Dessimoz. – Lausanne, 2006. – 75 p. – URL: https://www.unil.ch/files/live/sites/ecospat/files/shared/PDF_site/MSc/Dessimoz2006_Master.pdf.
40. Prikaz Ministerstva selskogo khozyaystva Chuvashskoi Respubliki ot 29.12.2020 № 361 «Ob utverzhdenii metodicheskikh rekomendatsii po borbe s borshchevikom Sosnovskogo v Chuvashskoi Respublike» [Order of the Ministry of Agriculture of the Chuvash Republic dated December 29, 2020 № 361 “On approval of methodological recommendations for controlling the Sosnowsky's hogweed in the Chuvash Republic”]. – URL: <https://docs.cntd.ru/document/574762774> (date of access: 23.08.2025).
41. Antropova, G. E. Metodicheskie rekomendatsii po borbe s borshchevikom Sosnovskogo dlya selskokhozyaystvennykh tovaroproizvoditelei v usloviyakh Arkhangel'skoi oblasti [Methodological recommendations for controlling the Sosnowsky's hogweed for agricultural producers in the Arkhangel'sk region] / G. E. Antropova, G. P. Prozherina, E. N. Kosareva [et al.]. – Arkhangel'sk, 2019. – 26 p. – URL: <https://ustiany.ru/wp-content/uploads/2022/07/metodicheskie-rekomendatsii.pdf> (date of access: 23.08.2025).
42. Metodicheskie rekomendatsii po borbe s borshchevikom Sosnovskogo v Sverdlovskoi oblasti [Methodological recommendations for controlling the Sosnowsky's hogweed in the Sverdlovsk region]. – Ekaterinburg, 2019. – 26 p. – URL: <https://msp.midural.ru/download/74609> (date of access: 23.08.2025).
43. Osnovnye instruktsii po borbe s borshchevikom [Basic instructions for controlling hogweed] / A. Gladilin, P. Fedorova, E. Katkova [et al.]. – // StopBorshchevik : [website]. – URL: <https://borshchevictory.ru/osnovnye-instruktsii-po-borbe-s-borshchevikom/>.
44. Kak borotsya s borshchevikom Sosnovskogo: metody i rekomendatsii [Controlling the Sosnowsky's hogweed: Methods and Recommendations] – // Antiborshchevik : [website]. – URL: <https://antiborshevik.info/method>.
45. The giant hogweed best practice manual: guidelines for management and control of an invasive weed in Europe / C. Nielsen, H. Ravn, L. Skov [et al.]. – Hoersholm : Forest & Landscape Denmark, 2005. – 44 p. – URL: https://www.researchgate.net/publication/260202289_The_Giant_Hogweed_Best_Practice_Manual_Guidelines_for_Management_and_Control_of_an_Invasive_Weed_in_Europe.
46. Metodicheskie rekomendatsii po borbe s borshchevikom Sosnovskogo [Methodological recommendations for controlling the Sosnowsky's hogweed] / Russian Agricultural Centre in the Tver region. – 3 p. – URL: <https://minpriroda.tverreg.ru/bezopasnost-naseleniya/Методические рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского Россельхозцентра.doc> (date of access: 23.08.2025).
47. Metodicheskie rekomendatsii po borbe s borshchevikom Sosnovskogo v Yaroslavskoi oblasti [Methodological recommendations for controlling the Sosnowsky's hogweed in the Yaroslavl region/ Russian Agricultural Centre in the Yaroslavl region. – Yaroslavl, 2022. – 25 p. – URL: <https://www.admr.ru/storage/Метод%20рекомендации%20борьбы%20с%20борщевиком%20Сосновского.pdf> (date of access: 23.08.2025).
48. Tkachenko, K. G. Borshchevik Sosnovskogo (*Heracleum sosnowskyi* Manden.). Rekomendatsii i metody po borbe s nim [Sosnowsky's hogweed (*Heraculum sosnowskyi*

- Manden.). Recommendations and methods to kill it] / K. G. Tkachenko. – Saint-Petersburg: Izdatelstvo «Pervyi IPH», 2021. – 68 p. – URL: [https://www.binran.ru/files/publications/monographs/Sosnovsky_%20hogweed_\(Heracleum_sosnovskyi_Manden.\).pdf](https://www.binran.ru/files/publications/monographs/Sosnovsky_%20hogweed_(Heracleum_sosnovskyi_Manden.).pdf).
49. Dobrinov, A. V. Razrabotka tekhnologicheskikh priemov po borbe s borshchevikom Sosnovskogo [Development of technological methods for controlling the Sosnovsky's hogweed] / A. V. Dobrinov, A. V. Trifanov, S. V. Chugunov // AgroEkolzheneriya [AgroEcoEngineering]. – 2020. – № 4 (105). – P. 126–139. – URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/razrabotka-tehnologicheskikh-priemov-po-borbe-s-borshevikom-sosnovskogo>.
 50. Weed biological control in the European Union: from serendipity to strategy / R. H. Shaw, C. A. Ellison, H. Marchante [et al.] // BioControl. – 2018. – Vol. 63, № 3. – P. 333–347. – DOI: 10.1007/s10526-017-9844-6
 51. Integrated methods for monitoring the invasive potential and management of *Heracleum mantegazzianum* (giant hogweed) in Switzerland / R. T. Shackleton, B. Petitpierre, M. Pajkovic [et al.] // Environmental Management. – 2020. – Vol. 65, № 6. – P. 829–842. – DOI: 10.1007/s00267-020-01282-9
 52. Non-chemical control methods of Sosnovsky's hogweed (*Heracleum sosnovskyi* Manden.) / O. Ivashchenko, Y. Makukh, S. Remeniuk [et al.] // Zemdirbyste-Agriculture. – 2022. – Vol. 109, № 3. – P. 269–276. – DOI: 10.13080/za.2022.109.034
 53. Metodicheskie rekomendatsii po borbe s borshchevikom Sosnovskogo v Udmurtskoi Respublike [Methodological recommendations for controlling the Sosnovsky's hogweed in the Udmurt Republic] / compiled by O. V. Esenkulova, T. A. Strot, O. V. Korobeinikova [et al.] // Izhevsk, 2019. – 27 p. – URL: https://balezino.udmurt.ru/upload/mo/kozilo/metod_rekom.pdf (date of access: 23.08.2025).
 54. Metodicheskie rekomendatsii po borbe s borshchevikom Sosnovskogo v Moskovskoi oblasti [Methodological recommendations for controlling the Sosnovsky's hogweed in the Moscow region]. – Text : electronic // Administraciya Volokolamskogo municipalnogo okruga : Moskovskaya oblast [Administration of the Volokolamsk municipal district : Moscow region] : [website]. – 2019. – 8 February. – URL: <https://volok-go.ru/article/metodicheskie-rekomendatsii-po-borbe-s-borshevikom-sosnovskogo-v-moskovskoj-oblasti-72448> (date of access: 23.08.2025).
 55. Rekomendatsii po borbe s borshchevikom Sosnovskogo v lichnykh podsobnykh khozyaistvakh [Recommendations for controlling the Sosnovsky's hogweed in personal subsidiary plots]. – Text : electronic // Komitet po agropromyshlennomu i rybokhozyajstvennomu kompleksu Leningradskoj oblasti [Committee on Agro-Industrial and Fisheries Complex of the Leningrad Region] : [website]. – 2023. – 10.11. – URL: <https://apk.lenobl.ru/ru/inf/borba-s-borshevikom-sosnovskogo/rekomendacii-po-borbe-s-borshevikom-sosnovskogo-v-lph> (date of access: 23.08.2025).
 56. Rekomendatsii po borbe s borshchevikom Sosnovskogo [Recommendations for controlling the Sosnovsky's hogweed]. – Text : electronic // Udomelsky municipalnyy okrug Tverskoj oblasti [Udomelsky municipal district of the Tver region] : [website]. – 2021. – 27 August. – URL: <https://udomelskij-okrug.ru/index.php/home/novosti/item/11463-rekomendatsii-po-borbe-s-borshchevikom-sosnovskogo> (date of access: 23.08.2025).
 57. Metodicheskie rekomendatsii po borbe s borshchevikom Sosnovskogo v Moskovskoi oblasti [Methodological recommendations for controlling the Sosnovsky's hogweed in the Moscow Region] / Russian Agricultural Centre in the Moscow Region. – 2023. – URL: https://ozmo.ru/files/2019/02/08/Борщевик_методические_рекомендации.docx (date of access: 23.08.2025).
 58. Metodicheskie rekomendatsii po borbe s borshchevikom Sosnovskogo v Permskom krae [Methodological recommendations for controlling the Sosnovsky's hogweed in the Perm Region] / D. S. Fomin, M. T. Vasbieva D. S. Fomin [et al.]. – Perm, 2021. – 36 p. – URL: https://orda-adm.ru/upload/pages/22430/dat_1690349353736.pdf (date of access: 23.08.2025).
 59. Metodicheskie rekomendatsii po borbe s borshchevikom Sosnovskogo [Methodological recommendations for controlling the Sosnovsky's hogweed]. – Samara, 2022. – 20 p. – URL: https://agro-inform.ru/files/broshury/2022_borshevik.pdf (date of access: 23.08.2025).
 60. Pamyatka po borbe s borshchevikom Sosnovskogo [Memo on controlling the Sosnovsky's hogweed]. – Text : electronic // Kotlas municipal district : Arkhangelsk region : [website]. – 2023. – 22 June. – URL: https://kotlasreg.gosuslugi.ru/dlya-zhiteley/novosti-i-reportazhi/novosti_88.html (date of access: 23.08.2025).
 61. Rekomendatsii po borbe s borshchevikom Sosnovskogo [Recommendations for controlling the Sosnovsky's hogweed]. – Text : electronic // Rosselkhoznadzor [Federal Service for Veterinary and Phytosanitary Surveillance] : [website]. – 2020. – 04/08. – URL: <https://fsvps.gov.ru/news/rosselkhoznadzor-podgotovil-rekomendacii-po-borbe-s-borshhevikom-sosnovskogo> (date of access: 23.08.2025).
 62. Rekomendatsii po borbe s borshchevikom Sosnovskogo [Recommendations for controlling the Sosnovsky's hogweed]. – URL: <https://www.primadm.ru/news/detail.php?id=26845> (date of access: 23.08.2025).
 63. Rekomendatsii po borbe s borshchevikom Sosnovskogo v lichnykh podsobnykh khozyaistvakh [Recommendations for controlling the Sosnovsky's hogweed in personal subsidiary plots]. – Text : electronic // The official website of the Fedorovsky urban settlement of the Tosnensky municipal district of the Leningrad region] : [website]. – 2024. – 16.02. – URL: <http://fedorovskoe-mo.ru/?p=15328> (date of access: 23.08.2025).
 64. Influence of *Heracleum sosnovskyi* Manden. invasion on postagrogenic soil fertility in European North-East / E. M. Lapteva, I. G. Zakhozhiy, I. V. Dalke [et al.] // Theoretical and Applied Ecology. – 2021. – № 3. – P. 66–73. – DOI: 10.25750/1995-4301-2021-3-066-073

65. Photoallergic contact dermatitis / Ö. Aşkın, S. K. Cesur, B. Engin [et al.] // *Current Dermatology Reports*. – 2019. – Vol. 8. – P. 157–163. – DOI: 10.1007/s13671-019-00271-4
66. Fotokhimicheskii dermatit vsledstvie kontakta s sokom borshchevika Sosnovskogo [Photochemical dermatitis due to contact with the sap of Sosnovsky's hogweed] / A. Yu. Simonova, M. V. Belova, K. K. Ilyashenko (Zelenskaya) [et al.] // *Neotlozhnaya medicinskaya pomoshch. Zhurnal im. N. V. Sklifosovskogo* [Emergency Medical Care. N. V. Sklifosovsky Journal]. – 2020. – Vol. 9, № 4. – P. 653–658. – DOI: 10.23934/2223-9022-2020-9-4-653-658
67. GOST R 53894-2016. Menedzhment znaniy. Terminy i opredeleniya [Knowledge management. Terms and definitions]. – Moscow, 2016. – 24 p.
68. ISO 30401:2018. Knowledge management systems, requirements. – URL: <https://www.iso.org/standard/68683.html> (date of access: 23.08.2025).
69. Veis (Moskovchenko), Yu. V. Cifrovaya transformaciya v sisteme menedzhmenta znaniy [Digital transformation in the knowledge management system] / Yu. V. Veis (Moskovchenko), K. V. Ovsyannikova // *Ekonomika i biznes: teoriya i praktika* [Economics and Business: Theory and Practice]. – 2023. – № 5-1 (99). – P. 84–88. – DOI: 10.24412/2411-0450-2023-5-1-84-88
70. Podkhody k вовлечению dobrovultsev v reshenie problem fitoinvazii [Approaches to involving volunteers in solving the problem of phytoinvasions] / M. Shaikina, L. Shipilina, A. Gladilin [et. al.] // *Fitoinvazii: ostanovit nelzya sdavatsya* [Phytoinvasions: stop cannot give up] / Materials of the all-Russian Scientific and Practical Conference with International Participation (Moscow, February 10–11, 2022)]. – Moscow : Moscow State University, 2022. – P. 463–468.

Благодарность (госзадание)

Исследование выполнено в рамках НИОКТР «Физиологические и молекулярные механизмы интеграции клеточных процессов и целостности растительного организма: фотосинтез и дыхание» (№ 125020301262-2).

Acknowledgements (state task)

The study was carried out within the framework of the Research and Development Project “Fiziologicheskie i molekulyarnye mekhanizmy integracii kletochnyh processov i celostnosti rastitelnogo organizma: fotosintez i dyhanie [Physiological and molecular mechanisms of integration of cellular processes and the whole plant organism: photosynthesis and respiration]” (№ 125020301262-2).

Информация об авторах:

Дальке Игорь Владимирович – заведующий лабораторией экологической физиологии растений Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Scopus ID: 25654708200; ORCID: 0000-0001-5711-9916 (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: dalke@ib.komisc.ru).

Пономарёв Василий Николаевич – главный бухгалтер – начальник финансово-экономического отдела Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, студент ГОУ ВО «Коми республиканская академия государственной службы и управления», ORCID: 0009-0000-4885-3844 (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; 167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 11; e-mail: pvn@ib.komisc.ru).

Чадин Иван Федорович – кандидат биологических наук, директор Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Scopus ID: 7801456952; ORCID: 0000-0001-6299-2285 (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: chadin@ib.komisc.ru).

About the authors:

Igor V. Dalke – Candidate of Sciences (Biology), Head of the Laboratory of Ecological Plant Physiology at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Scopus ID: 25654708200; ORCID: 0000-0001-5711-9916 (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: dalke@ib.komisc.ru).

Vasiliy N. Ponomarev – Chief Accountant – Head of the Financial and Economic Department at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Student at the Komi Republican Academy of Public Service and Management, ORCID: 0009-0000-4885-3844 (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; 11 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: pvn@ib.komisc.ru).

Ivan F. Chadin – Candidate of Sciences (Biology), Director of the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Scopus ID: 7801456952; ORCID: 0000-0001-6299-2285 (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: chadin@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

Далькэ, И. В. Рекомендации по управлению инвазией борщевика Мантегацци (борщевика Сосновского): обзор литературы и практика применения в России / И. В. Далькэ, В. Н. Пономарёв, И. Ф. Чадин // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2025. – № 7 (83). – С. 116–131.

For citation:

Dalke, I. V. Rekomendacii po upravleniyu invaziej borshchevika Mantegacci (borshchevika Sosnovskogo): obzor literatury i praktika primeneniya v Rossii [Best practices for management of invasive *Heracleum mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*): a literature review and field application in Russia] / I. V. Dalke, V. N. Ponomarev, I. F. Chadin // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2025. – № 7 (83). – P. 116–131.

Дата поступления статьи: 05.09.2025

Прошла рецензирование: 09.09.2025

Принято решение о публикации: 19.09.2025

Received: 05.09.2025

Reviewed: 09.09.2025

Accepted: 19.09.2025

История развития и передовые области применения ферментов (обзор)

В. В. Мартынов, Т. Н. Щемелинина,
Е. М. Анчугова, М. Ю. Маркарова, А. Г. Донцов

Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар

martynov.v.v@ib.komisc.ru
tatyana.komi@mail.ru
anchugova@ib.komisc.ru
myriam@mail.ru
dontsov@ib.komisc.ru

Аннотация

Природные катализаторы – ферменты становятся все более популярными и привлекательными для промышленности благодаря своей экологичности и высокой эффективности по сравнению с традиционными методами. Данный обзор прослеживает путь развития этой области от первых шагов до современных достижений, основанных на тонкой настройке ферментов и их эволюции. Научные статьи обзора были отобраны по ключевым словам, связанным с целлюлолитическими и лигнинолитическими ферментами, штаммами бактерий и грибов, а также использованием промышленных отходов в качестве питательных сред для продуцентов ферментов. Продемонстрированы передовые примеры применения ферментов в промышленности.

Ключевые слова:

ферменты, лигноцеллюлозные отходы, бактерии, грибы, питательные среды, промышленное производство

Введение

Ферменты – это природные вещества, которые играют ключевую роль во многих промышленных процессах. Они не только экологически безопасны, но и обладают огромным потенциалом в различных сферах – от биотехнологий до производства потребительских товаров [1]. История использования ферментативных процессов восходит к древним временам, о чем свидетельствует практика получения спирта, известная еще в 7000 г. до н. э. Среди всего многообразия ферментов особый промышленный интерес вызывают целлюлолитические ферменты, к которым относятся эндоглюканызы, экзоглюканызы, β -глюкозидазы и ксиланызы. Эти соединения незаменимы в производстве биотоплива, пищевых продуктов, кормов для животных, текстиля, моющих средств, лекарств и бумаги [2, 3]. Другая важная группа – это лигнинпероксидазы, Mn-пероксидазы и лакказы. Они находят применение в текстильной промышленности, при обработке целлюлозы, в производстве

Historical development and cutting-edge applications of enzymes: a review

V. V. Martynov, T. N. Shchemelinina,
E. M. Anchugova, M. Yu. Markarova, A. G. Dontsov

Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,

Syktывkar
martynov.v.v@ib.komisc.ru
tatyana.komi@mail.ru
anchugova@ib.komisc.ru
myriam@mail.ru
dontsov@ib.komisc.ru

Abstract

The use of enzymes as natural catalysts is gaining a significant industrial traction because of their environmental compatibility and high efficiency compared to the conventional methods. This review outlines the trajectory of this field of research, from its beginnings to its current state, which is characterised by advances in enzyme fine-tuning and directed evolution. Scientific papers for this review have been selected using keywords related to cellulolytic and ligninolytic enzymes, bacterial and fungal strains, and the use of industrial waste as nutrient media for enzyme producers. Cutting-edge examples of enzyme applications in industry are demonstrated.

Keywords:

enzymes, lignocellulose waste, bacteria, fungi, nutrient media, industrial production

кормов, моющих средств, продуктов питания, пива и косметики. Кроме того, эти ферменты эффективно удаляют разнообразные промышленные красители [4].

Грибы занимают особое место среди продуцентов промышленных ферментов благодаря высокой стабильности секретируемых веществ. Исторически ферменты использовались в хлебопечении, пивоварении, производстве сыра, антибиотиков, а также при обработке таких материалов, как лен и кожа. Сегодня более половины всех производимых ферментов получают именно из грибов, во многом благодаря их способности выделять ферменты во внешнюю среду [5].

В связи с этим целью настоящего исследования – комплексный анализ современных подходов к получению целлюлолитических и лигнинолитических ферментов с использованием промышленных отходов и оценка их потенциала. В обзоре последовательно рассмотрены исто-

рические аспекты развития ферментативных технологий, характеристика промышленных отходов как альтернативных субстратов, биохимические основы разложения лигнина и целлюлозы, а также сравнительный анализ различных продуцентов, включая бактерии и грибы бурой/белой гнили. Особое внимание авторы уделяют вопросам оптимизации состава питательных сред, параметров культивирования и выбора нетрадиционных субстратов.

Материалы и методы

Поиск научных публикаций, релевантных к теме исследования, осуществляли в метапоисковой системе Google Scholar. Стратегия поиска включала использование таких ключевых слов, как «история развития применения ферментов», «валоризация лигноцеллюлозных отходов», «продуценты ферментов», «бактериальные ферменты», «ксилотрофные базидиомицеты», «глубинная ферментация», «области применения ферментов», «твёрдофазная ферментация», «целлюлазы», «ксиланазы», « β -глюкозидазы». Поиск был сосредоточен как на классических работах, так и современных публикациях за период с 2021 по 2025 г. в рецензируемых журналах.

История развития и передовые области применения ферментов. Ферменты – это биологические катализаторы белковой природы (за исключением каталитической РНК, которую также называют рибозимом). Термин «энзим» происходит от греческого слова, означающего «закваска» [6]. История изучения ферментативных процессов является важным разделом развития биотехнологии. В XIX в. терминологическое различие между понятиями «фермент» и «энзим» отражало различные точки зрения в теоретическом споре Л. Пастера, с одной стороны, и М. Бертло и К. Либиха – с другой, касающимся природы спиртового брожения. Знаковым достижением стало создание в 1823 г. И. Шутценбахом промышленного процесса уксуснокислого брожения, известного как «быстрое производство уксусной кислоты». Этимологически термин «фермент» (от лат. *fermentum* – закваска) первоначально применяли к живым организмам («организованные ферменты»), а термин «энзим» предложен был в 1876 г. В. Кюне для обозначения секретируемых клетками «неорганизованных ферментов», например, пепсина желудочного сока [7]. Э. Фишер в серии экспериментов 1894 г. обнаружил субстратную специфичность ферментов к гликозидам и олигосахаридам [8]. Переломным моментом стало описание Э. Бюхнером (1897) возможности спиртового брожения с использованием бесклеточного дрожжевого экстракта. Последовавшие за этими открытиями достижения в исследовании биохимических и молекулярно-биологических принципов привели к значительным прорывам в биотехнологии. Этот прогресс позволил расширить возможности технологического использования ферментов, в частности, в промышленности [9, 10] (табл. 1).

Разложение целлюлозы и лигнина. Разложение целлюлозы и гемицеллюлозы является ключевым процессом в биогеохимических циклах и имеет значительный потенциал для промышленного применения, включая производ-

ство биотоплива и переработку отходов [11]. В природных экосистемах этот процесс осуществляется разнообразными микроорганизмами [12], включая как аэробные, так и анаэробные бактерии, а также грибы отдельных таксонов Ascomycota и Basidiomycota [13]. Последние подразделяются на грибы бурой гнили, белой гнили и мягкой гнили, в зависимости от их способности разлагать каждый тип лигноцеллюлозных компонентов.

Гидролиз целлюлозы происходит под действием гемицеллюлаз, которые разрывают гликозидную связь между двумя углеводами. Существует три типа гемицеллюлаз, различающихся по способу действия и месту расщепления [14, 15]:

1. Эндоглюканызы расщепляют β -1,4-гликозидные связи во внутренней структуре и более активны в растворимой части субстрата. GH5–GH12, GH26, GH44, GH45, GH48, GH51, GH74 и GH124 считаются эндоглюканызами [16].

2. Экзоглюканызы расщепляют связи на концах субстратов и высвобождают молекулы целлобиозы. К этой категории относятся GH3, GH43 и некоторые представители других семейств GH [17].

3. β -глюкозидазы отвечают за расщепление целлобиозы, высвобождаемой эндоглюканызами и экзоглюканызами. β -глюкозидазы удаляют нередуцирующие концевые глюкозильные остатки из сахаридов и гликозидов, чтобы получить глюкозу [18]. GH1–GH3, GH5, GH30, GH39 и GH116 – ключевые β -глюкозидазы.

Из-за разнообразия состава гемицеллюлозы в ее расщеплении участвует множество ферментов. Для расщепления ксиланов эндоферменты ксиланазы, например, из группы GH10, гидролизуют β -D-ксилопиранозидные связи, высвобождая ксилобиозу, ксилоолигосахариды и ксилозу [там же]. В расщеплении маннанов участвуют β -маннаназа, β -маннозидаза, ацетилманнановая эстераза, β -глюкозидаза и α -галактозидаза, относящиеся к GH1, GH2, GH3, GH5, GH26, GH27 и GH113 [19]. Основную цепь ксилоглюкана расщепляют представители GH74, GH29 и GH95, обладающие ксилоглюкан-специфичной эндо- β -1,4-глюканызной активностью [20].

Семейства карбоксилэстераз (CE) и вспомогательных ферментов (AA) способствуют действию GH в расщеплении целлюлозы и гемицеллюлозы. CEс воздействуют на пектиновые олигосахариды и арабиноксиланы, расщепляя сложно-эфирные связи и высвобождая ацил или алкил, в то время как семейства AA9–AA17 состоят из литических полисахаридных монооксигеназ (LPMO), которые расщепляют кристаллическую полисахаридную цепь целлюлозы и других углеводов посредством прямых окислительных реакций [21].

В целом бактерии и грибы используют схожие наборы ферментов, перечисленных выше, для расщепления целлюлозы и гемицеллюлозы [22].

Эндоглюканызы некоторых видов грибов более эффективно воздействуют на аморфные домены. Скорее всего, это связано с тем, что у грибов больше эндоглюканыз «удерживающего» типа, таких как GH7, GH5 и GH12 [23], чем у бактерий. Известно, что эндоглюканызы «удерживающего» типа нацелены на неупорядоченные домены целлюлозы, которые поэтому менее устойчивы [24].

Хронология ключевых открытий в ферментативных процессах

Table 1

Chronology of key discoveries in enzymatic processes

Год	Открытие	Ученые	Значение
1823	Разработан процесс ферментации уксусной кислоты	И. Шутценбах	Первый промышленный процесс с использованием ферментов
1833	Открытие диастазы (смесь амилаз)	А. Пайен	Первое выделение активного фермента
1836	Введение понятия «катализаторы» – химические вещества, ускоряющие реакцию без изменения своего состава	Й. Я. Берцелиус	Теоретическое обоснование катализа
1877	Введение термина «фермент»	В. Кюне	Разделение понятий «фермент» и «энзим»
1894	Модель «замок-ключ»	Э. Фишер	Объяснение субстратной специфичности ферментов
1897	Брожение без живых клеток	Э. Бюхнер	Доказательство работы ферментов <i>in vitro</i> , окончательное опровержение витализма
1913	Уравнение кинетики ферментов	Л. Михаэлис, М. Л. Ментен	Количественное описание ферментативных реакций
1926	Кристаллизация уреазы	Д. Б. Самнер	Доказательство белковой природы ферментов
1929	Установлены кофакторный механизм «зимаза/козимаза» (белковый фермент / небелковый кофермент) и механизм обратимой фосфатной активации спиртового брожения	А. Харден, Г. фон Эйлер-Хельпин	Начало изучения соединений промежуточного метаболизма
1934	Патент на биосинтез эфедрина		Первое промышленное применение иммобилизованных дрожжей (получение L-эфедрина)
1948	Теория стабилизации переходного состояния ферментами	Л. Полинг	Обоснование рационального дизайна лекарств, инженерии ферментов и промышленной биотехнологии
1949	Открыто и подробно классифицировано значительное количество классов ферментов		Систематизация ферментов
1940-1950	Синтез флавинадениндинуклеотида (ФАД) и аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ), выявлены особенности их структуры и реакционных механизмов	А. Р. Тодд	Основа современных представлений о структуре и методах синтеза нуклеотидов и нуклеиновых кислот
1950	Открытие возможности иммобилизации белков с сохранением об их функции		Первые шаги в биокатализе
1951	Определение аминокислотной последовательности (первичной структуры) инсулина	Ф. Сэнгер	Методологический прорыв в молекулярной биологии
1953	Модель структуры ДНК	Д. Уотсон, Ф. Крик	Фундаментальный прорыв, определивший дальнейшее развитие биологии
1958	Теория индуцированного соответствия	Д. Кошланд	Современное представление о механизме действия ферментов и их специфичности
1958-1960	Определены трехмерные структуры белка	Д. Кендрю, М. Перутц	Прорыв в структурной биологии
1965	Определена атомарная структура лизоцима с визуализацией активного центра	Д. Филлипс с соавт.	Доказательство теории индуцированного соответствия
1967	Кристаллическая структура химотрипсина выявила ключевые структурные элементы: классическая каталитическая триада и оксианионная полость		Создан структурный шаблон для предсказания функций неизученных гидролаз и конструирования искусственных ферментов
1971	Создан Банк данных белков (Protein Data Bank, PDB)		Систематизация структур белков
1978	Получение рекомбинантного инсулина		Начало эры генной инженерии в производстве ферментов
1982	Коммерческое производство человеческого инсулина		Появление биофармацевтики
1991	Зарождение современного биокатализа		Начало современной эры ферментативных технологий
2005-2007	Высокопроизводительные технологии секвенирования ДНК		Доступность полногеномного анализа
2010	Разработка трансаминазы для синтеза ситаглиптина		Первый пример рационального дизайна фермента для промышленного синтеза
2020	Биокаталитический каскад из девяти ферментов для производства ислатравира		Создание самой длинной полностью ферментативной цепочки для синтеза вещества

Разложение лигнина включает в себя деполимеризацию алкилароматических структур и последующее расщепление ароматического кольца. Деполимеризация осуществляется преимущественно посредством окислительной деструкции, а расщепление ароматического кольца – процесс переноса электронов на большие рас-

стояния и окисление фенольных фрагментов [25]. Как у бактерий, так и у грибов расщепление ароматического кольца катализируется негемовыми железосодержащими интра- и экстрадиольными диоксигеназами [26]. Интрадиолдиоксигеназы расщепляют катехольные субстраты между гидроксильными группами с помощью негемового

центра Fe (III), в то время как экстрадиолдиоксигеназы катализируют разрыв связи в положениях, смежных с гидроксильными группами, и обычно содержат негемовый центр Fe (II).

Способностью к разложению лигнина обладают как бактерии, так и грибы. Например, у гриба *Aspergillus flavus* скорость разложения лигнина составляет 44,6 % в течение 3 сут при оптимальных условиях [27], а у бактерии *Bacillus cereus* – 89 % [28].

Продуценты лигноцеллюлолитических ферментов. В контексте современного курса на устойчивое развитие лигноцеллюлолитические ферменты представляют собой перспективное решение для переработки значительных объемов лигноцеллюлозных отходов. Эти ферменты обеспечивают экологически безопасный и экономически целесообразный способ разложения биомассы, позволяя получать ценные продукты (биотопливо, химические вещества, корма и т. д.) и тем самым способствуя более устойчивой экономике.

Бактерии – продуценты лигноцеллюлолитических ферментов. Бактерии обладают огромным потенциалом в процессах биоконверсии лигноцеллюлозных субстратов. Большинство выделенных исследователями аэробных целлюлолитических бактерий относятся к отряду *Actinomycetales* (тип *Actinobacteria*) [29, 30], среди анаэробов преобладают представители отряда *Clostridiales* (тип *Firmicutes*) [31]. Термофильный аэроб *Thermobifida fusca* синтезирует комплекс лигнинолитических и целлюлолитических ферментов [32, 33], тогда как *Clostridium thermocellum* и *Caldicellulosiruptor bescii* расщепляют лигнин, используя высвобождающиеся сахара в качестве источника энергии [34]. Механизмы бактериальной деградации актинобактериями и протеобактериями включают три основных процесса: деполимеризация лигнина, катаболизм ароматических соединений и биосинтез специфических метаболитов. В отличие от гидролитического расщепления целлюлозы и гемицеллюлозы, деполимеризация включает окислительно-восстановительную реакцию, которая состоит из переноса электронов изменения редокс-потенциала [35]. Исследованные штаммы *Sphingomonas*, *Pseudomonas*, *Rhodococcus* и *Nocardia* демонстрируют различные стратегии расщепления лигнина для синтеза биопродуктов [36–41]. Zhang et al. [42] показали, углеводный и аминокислотный обмены были наиболее

активными путями деградации лигноцеллюлозы, причем основную роль играли углеводно-активные ферменты (CAZymes) семейств CE1, CE4, AA3, AA7, CE3, AA4, GH3, GH1, GH2, AA1. Основными продуцентами этих ферментов выступают представители родов *Pseudoxanthomonas*, *Pseudomonas*, *Saccharopolyspora* и *Microbispora*.

В другой работе показано, что разложение лигноцеллюлозы у штаммов бактерий *Pseudoxanthomonas*, *Thermopolyspora*, *Chelativorans*, *Thermobacillus* сопряжено с циклом трикарбоновых кислот и пентозофосфатным путем [43]. Внимания заслуживают бактерии родов *Bacillus* и *Clostridium*, продуцирующие ферменты, которые эффективно функционируют в экстремальных условиях [44, 45]. Генетические исследования позволили идентифицировать лигнолитические ферменты у различных видов бактерий, однако следует отметить, что бактериальные стратегии расщепления менее изучены и считаются в целом менее эффективными по сравнению с грибами [46, 47]. Основными продуцентами лигнин-модифицирующих ферментов среди бактерий являются почвенные актиномицеты [48]. У бактерий обнаружены только два класса ферментов, расщепляющих лигнин: DyP-пероксидазы и Cu-содержащие оксидазы лигнина LMCО [49–51]. В табл. 2 приведены преимущества и недостатки бактерий как продуцентов ферментов [31].

Грибы – продуценты лигноцеллюлолитических ферментов. Грибы, разлагающие древесину, преимущественно представители класса Agaricomycetes (Basidiomycota) и отдельных классов Ascomycota, играют ключевую роль в биodeградации лигноцеллюлозы [52]. Их классификация на грибы белой и бурой гнили основана на физиологических стратегиях.

Грибы бурой гнили, составляющие менее 10 % таксономического разнообразия базидиомицетов (*Coniophora puteana*, *Fomitopsis pinicola*, *Gloeophyllum trabeum*, *Postia placenta*, *Serpula lacrymans* и *Wolfiporia cocos*) [53], используют неферментативный механизм разложения лигноцеллюлозы: вырабатывают гидроксильные радикалы, образующиеся в результате окислительно-восстановительной реакции между H_2O_2 и ионами Fe (III) в ходе реакции Фентона, окисляя кристаллическую целлюлозу и лигнин в древесине и создавая трещины в ее структуре [54]. По мере прорастания гифов в трещины, они выделяют гемицеллюлазу и эндоглюканазу для дальней-

Таблица 2

Преимущества и недостатки бактерий-продуцентов ферментов

Table 2

Advantages and disadvantages of enzyme-producing bacteria

Преимущества	Недостатки
Адаптивность: широкий диапазон устойчивости к температуре, pH	Чувствительность: подавление роста и активности под действием ингибиторов в лигноцеллюлозной биомассе
Универсальность: высокая пластичность метаболизма бактерий, толерантность к изменениям условий культивирования способствуют созданию более эффективных и рентабельных технологий биоконверсии	Эффективность: низкая скорость разложения лигноцеллюлозы для промышленных масштабов
Экологичность: бактериальная биоконверсия лигноцеллюлозы – экологичная альтернатива химическим методам переработки	Стоимость: высокие затраты на культивирование бактерий и оптимизацию процессов биоконверсии
Перспективность: возможности генной инженерии для улучшения штаммов	Масштабирование: технологические сложности поддержания стабильных параметров культивирования бактерий при переходе к промышленным объемам

Таблица 3

Сравнительный анализ путей разложения лигнина

Table 3

Comparative analysis of lignin decomposition pathways

Критерий	Грибы бурой гнили	Грибы белой гнили
Основной механизм	Неферментный (реакция Фентона)	Ферментативный (оксидоредуктазы)
Первичная мишень	Целлюлоза/гемицеллюлоза	Лигнин
Энергоэффективность	Высокая	Умеренная
Биотехнологический потенциал	Ограничен	Высокий

шей деполимеризации гемицеллюлозы и целлюлозы [55], образуя кубическую структуру гнилей. Так, в работе Irbe et al. [56] показано, что необратимые процессы в клеточной стенке древесины начались сразу после колонизации древесины грибом *Coniophora puteana*. На начальной стадии разрушения клеточной стенки отмечено образование гидроксильных радикалов и выявлен достоверный рост УФ поглощения лигнина, свидетельствующий о его окислительной модификации. Результаты исследований подтверждают высокую способность *F. pinicola* разлагать лигнин мертвой древесины, коры [57, 58]. Химический анализ и ИК-Фурье-спектроскопия показали, что гриб бурой гнили *G. trabeum* преимущественно разрушал целлюлозу и гемицеллюлозу, в то время как гриб белой гнили *T. versicolor* разрушал как голоцеллюлозу, так и лигнин [59, 60].

Грибы белой гнили реализуют ферментативную стратегию. Первичная деструкция лигнина осуществляется внеклеточными ферментами, а именно оксидоредуктазами, лигнинпероксидазами, лакказами, Mn-пероксидазами, универсальными пероксидазами, Cu-радикалоксидазами, пероксидазами, деполимеризующими лигнин, что выражается в обесцвечивании, и фенолоксилящими многокомпонентными оксидазами, а также рядом медиаторов, например, активными формами кислорода, свободными радикалами и ароматическими промежуточными продуктами [61–63]. Грибы белой гнили – это сапротрофы, способные полностью разлагать лигнин с помощью лакказ и лигнин-модифицирующих пероксидаз, в результате чего в гниющей древесине остаются белые целлюлозные и гемицеллюлозные полимеры [64]. Последующий гидролиз полимеров осуществляется целлюлазой и гемицеллюлазой. Представители этой группы являются основными редуцентами в лесах, и многие из них, такие как *Agaricus bisporus*, *Lentinula edodes*, *Pleurotus ostreatus*, *P. eryngii* и *Flammulina velutipes*, употребляют в пищу. Генетической особенностью грибов белой гнили является паралогичное расширение генов оксидаз и гидролаз (содержат несколько копий генов лакказы, пероксидазы, целлюлазного комплекса и глюкозидгидролаз). К числу наиболее изученных представителей относятся следующие виды: *Auricularia delicata*, *Fomitiporia mediterranea*, *Ganoderma lucidum*, *Heterobasidion annosum*, *Perenniporia fraxinea*, *P. ostreatus*, *Punctularia strigosozonata*, *Schizophyllum commune*, *Stereum hirsutum* и *Trametes versicolor*. *Pleurotus ostreatus*, *P. pulmonarius* и *Lentinus sajor-caju* обеспечивают снижение энергозатрат при рафинировании до 28 % за счет интенсивного расщепления лигнина при минимальных потерях глюкана. *Trametes versicolor* вызывал наибольшие потери глюкана [65]. Штамм *Podospira anserina* демонстрировал свою способность расщеплять лигнин за счет усиленного синтеза лакказ [66, 67].

Таким образом, как грибы бурой, так белой гнили способны разлагать лигнин, высвобождая ацильные и алкильные группы [51, 68–70], однако их механизмы деструкции принципиально различаются (табл. 3) [46, 71, 72]. Грибы бурой гнили реализуют преимущественно неферментативный путь, известный как реакция Фентона. Этот энергоэффективный процесс опосредован вза-

имодействием ионов Fe (II) и пероксида водорода. В ходе реакции происходит восстановление Fe (III) до Fe (II) в растительных клетках с одновременным образованием гидроксильных радикалов –ОН, которые деполимеризуют лигнинные полимеры [63, 72] и расщепляют целлюлозу и гемицеллюлозу, повышая их доступность для других гидролитических ферментов. Некоторые аскомицеты, включая возбудителей мягкой гнили, выделяют окислительные ферменты (лакказы и пероксидазы), которые катализируют окисление фенольных фрагментов лигнина и разрушают его структуру посредством пероксид-зависимых реакций.

Факторы эффективного культивирования базидиомицетов: среды, условия и метаболические стратегии. Перспективность использования различных видов ксилотрофных базидиомицетов для промышленного производства во многом определяется физико-химическими условиями и режимами их культивирования, оказывающими влияние на параметры роста мицелия и биомассу (максимальный сухой вес мицелия, максимальный рост мицелия, максимальная скорость роста мицелия, плотность мицелия, диаметр колонии и т. д.). Достижение максимального роста мицелия и высокой активности возможно при разнообразных условиях культивирования [73, 74].

Питательные среды условно классифицируются на натуральные, синтетические и полусинтетические. Синтетические среды (например, среда Чапека-Докса, декстрозный агар Сабуро) характеризуются стабильным составом, так как все компоненты известны и, как правило, содержат минимально необходимый набор веществ для роста: источники углерода, азота, реже – витамины, минеральные соли и аминокислоты. Натуральные среды состоят из органических веществ растительного или животного происхождения (растительные или древесные экстракты, пивное сусло, кокосовая вода и т. д.), а также побочные продукты (молочная сыворотка, сырная сыворотка, кровь и т. д.). Состав этих компонентов неизвестен полностью или имеет диапазон изменчивости для отдельных частей [75]. Полусинтетические среды включают синтетическую основу с добавлением незначительных количеств биологических компонентов: дрожжевого или грибного экстракта, гидролизата казеина, альбумина или нативной сыворотки крови. Например, агар с экстрактом солода (МЕА).

В научных исследованиях для выращивания грибов преимущественно применяются синтетические и полусинтетические среды, реже – среды на основе сельскохозяй-

ственного сырья и отходов. Наиболее распространенным выбором являются различные коммерчески доступные обезвоженные питательные среды, такие как картофельный агар с декстрозой (PDA), MEA, агар Чапека-Докса (CDA), агар с экстрактом дрожжевого солода (YMEA), агар с кукурузной мукой (CMA), агар Сабуро с декстрозой (SDA), экстракт солодовых дрожжей (MYE) [76–82]. Стоит отметить, что традиционные синтетические и полусинтетические питательные среды не всегда обеспечивают более эффективный рост, чем натуральные [83]. Использование нетрадиционных субстратов, преимущественно производственных и сельскохозяйственных отходов, способствует значительному снижению себестоимости конечного продукта. К примеру, исследования показали положительное влияние состава среды на рост таких видов грибов, как *Pleurotus cystidiosus* и *P. ostreatus* [84], *Cyclocybe cylindracea* [78], *Floccularia luteovirens* [85], *Lentinus swartzii* [82].

Натуральные среды богаты биологически активными веществами, жизненно важными для роста грибов, и могут использоваться в качестве моносубстратов. Особенно востребованы природные среды на основе местных растительных и сельскохозяйственных отходов. Среди нетрадиционных субстратов для роста продуцентов ферментов (*Aspergillus niger*, *A. heteromorphus*, *A. fumigatus*, *A. oryzae*, *Kuehneromyces mutabilis*, *Lentinus conatus*, *L. edodes*, *L. roseus*, *L. squarrosulus*, *L. subnudus*, *L. swartzii*, *Macrolepiota deters*, *M. dolichaula*, *Pleurotus cystidiosus*, *P. djamor*, *P. eryngii*, *P. giganteus*, *Phaseolus aureus*, *P. ostreatus*, *P. sajor-caju*, *P. salmoneostramineus*, *Poria cocos*, *Pycnoporus cinnabarinus*, *P. sanguineus*, *Sarcodon aspratus*, *Schizophyllum commune*, *Stropharia rugosoannulata*, *Trametes versicolor*, *Tricholoma reesei*, *T. terreum*, *Volvariella volvacea*) используются пшеница, пшеничная солома и отруби, рис, желтая и белая кукуруза, кукурузные початки и солома, ячмень, овес, бобы, горох, фасоль, картофельная, банановая кожура, отходы кокосовой пальмы, трава, жом сахарного тростника, хлопковые отходы, жмых облепихи, яблони, семена льна, горчицы, рапса, рыжика, опил, кородревесные отходы и пр. [76–82, 86–88].

Однако рост грибов зависит не только от выбора питательных сред, но и от параметров культивирования: температуры, pH среды и аэрации. Не существует единой универсальной среды для оптимального роста всех видов грибов, поскольку диапазон температур для роста мицелия весьма широк. Температура является ключевым фактором, влияющим на метаболические процессы: ассимиляцию углерода и азота, дыхание и биосинтез [75]. Обычно исследователи сосредоточены на изучении таких основных температур роста, как минимальная (начало роста), оптимальная (наилучший рост) и максимальная (прекращение роста). Эксперименты проводят в диапазоне температур +10...+40° С с интервалом 5 или 10° С, редко 3° С [79, 83, 89–94]. Оптимальная температура существенно варьирует для разных видов и даже штаммов и может составлять от +10 до +45° С.

Одним из важнейших химических факторов для выращивания грибов является pH среды, определяющим морфологические изменения и синтез метаболитов, рас-

творимость солей и усвоение необходимых питательных веществ [95]. Известно, что грибы могут развиваться в широком диапазоне pH (от 2–3 до 10–12), наиболее часто исследования ведут в диапазоне pH от 4,0 до 9,0 [74, 83, 91, 93, 96–99]. Некоторые виды грибов проявляют кислотофильность (pH 0–5,5), нейтрофильность (5,5–8,0) или алкалофильность (выше 8,0). Базидиомицеты представляют уникальную группу макромицетов, способных развиваться практически во всех наземных экосистемах, однако в целом слабокислая и нейтральная среды наиболее благоприятны для их роста.

Влияние источников углерода и азота на рост мицелия. Грибы как хемоорганотрофы получают энергию и углерод из органических соединений. Базидиомицеты, относясь к экологическим группам с различными трофическими стратегиями, используют разные источники углерода, такие как моносахариды, дисахариды, полисахариды, сахарные спирты, а также природные источники природного, такие как патока, черный сахар, ржаная мука. Эффективность использования моносахаридов можно схематически представить следующим образом: глюкоза > фруктоза > ксилоза = манноза > декстроза > галактоза > арабиноза.

Азот является одним из ключевых элементов, необходимых для роста грибов, поскольку не являются диатрофами. Базидиомицеты используют широкий спектр органических (аминокислоты, пептиды, сложные органические соединения азота, белки) и неорганических (соли аммония, нитраты) источников азота. Ранжирование азотных субстратов по эффективности ассимиляции выявило следующую последовательность: аспарагин > аланин = глицин > аргинин > триптофан [75, 100–103].

Оптимальное соотношение C/N является критически важным параметром, регулирующим рост и метаболизм мицелия. Теоретически в питательных средах следует поддерживать соотношение C/N около 40/1. Однако анализ публикаций показал значительные отклонения от оптимального, в основном встречаются вариации от 1 : 1 [104, 105] до 20 : 1 [74, 106, 107].

Благодаря своим эффективным ферментативным системам грибы демонстрируют значительную селективность в отношении наиболее благоприятных источников углерода при относительно низкой селективности в отношении источников азота, что позволяет им адаптироваться к изменяющимся условиям культивирования.

Сферы промышленного применения ферментов. Ферменты находят широкое применение в различных отраслях промышленности. В пищевой промышленности они используются при производстве сыра, пива, хлебобулочных изделий и других продуктов. В текстильной промышленности ферментативные процессы применяют для отбеливания, обработки и искусственного состаривания тканей. Фармацевтическая отрасль использует ферменты как для синтеза лекарственных препаратов, так и в диагностических системах. Особое значение ферменты имеют в производстве биотоплива, где осуществляют деполимеризацию лигноцеллюлозной биомассы до моносахаридов с последующей ферментацией в этанол (табл. 4).

Среди промышленно значимых ферментов особое место занимает целлюлаза, синтезируемая:

- грибами белой гнили: *Agaricus arvensis*, *Phanerochaete chrysosporium*, *Phlebia gigantea*, *Pleurotus ostreatus*, *Sporotrichum thermophile*, *Trametes versicolor*;
- грибами мягкой гнили: *Aspergillus niger*, *A. oryzae*, *A. nidulans*, *A. terreus*, *Chaetomium celluliticum*, *C. thermophilum*, *Fusarium oxysporum*, *F. solani*, *Melanocarpus albomyces*, *Humicola insolens*, *H. grisea*, *Mucor circinelloides*, *Neurospora crassa*, *Paecilomyces inflatus*, *Penicillium brasilianum*, *P. decumbans*, *P. echinulatum*, *P. fumigosum*, *P. janthinellum*, *P. occitanis*, *Thermoascus aurantiacus*, *Trichoderma atroviride*, *T. harzianum*, *T. longibrachiatum*, *T. reesei*;
- грибами бурой гнили: *Coniophora puteana*, *Fomitopsis sp.*, *Lanzites trabeum*, *Poria placenta*, *Tyromyces palustris*;
- аскомицетами: *Cellulomonas uda*, *C. fimi*, *C. bioazotea*, *Streptomyces drozdowiczii*, *S. lividans*, *Thermomonospora curvata*, *T. fusca*;
- анаэробными бактериями: *Acetivibrio cellulolyticus*, *Butyrivibrio fibrisolvens*, *Clostridium acetobutylicum*, *C. cellulolyticum*, *C. papyrosolvens*, *C. thermocellum*, *Fibrobacter succinogenes*, *Ruminococcus albus*;
- анаэробными бактериями: *Acinetobacter amitatus*, *A. junii*, *Acidothermus cellulolyticus*, *Anoxybacillus sp.*, *Bacillus amyloliquefaciens*, *B. circulans*, *B. flexus*, *B. licheniformis*, *B. pumilus*, *B. subtilis*, *Bacteriodes sp.*, *Eubacterium cellulosolvens*, *Cellulomonas bioazotea*, *Cellvibrio gilvus*, *Geobacillus sp.*, *Microbispora bispora*, *Paenibacillus curdlandolyticus*, *Pseudomonas cellulosa*, *Rhodothermus marinus*, *Salinivibrio sp.* [120–122].

Широкое промышленное применение целлюлаз: от их использования в составе моющих средств до сельскохозяйственных технологий, обуславливает актуальность производства этих ферментов из отходов (табл. 4). Важным преимуществом ферментативных процессов является их экологическая безопасность, поскольку они не приводят к образованию токсичных стоков в отличие от традиционных химических методов в процессах.

В производстве кормов гидролитическое воздействие целлюлаз и ксиланаз способствует выделению легкоусваиваемых моносахаридов для потребления молочнокислыми бактериями в пищеварительной системе жвачных животных, что оптимизирует ферментацию и повышает питательную ценность кормов.

Целлюлолитические ферменты играют ключевую роль в целлюлозно-бумажной промышленности, где их применяют в процессах биоотбеливания. Данная технология представляет собой экологически безопасную альтернативу

традиционным химическим реагентам. Ферментативная обработка улучшает не только оптические свойства бумажной продукции, но и механические характеристики, такие как прочность на разрыв, индекс прочности, фактор разрыва, сопротивление двойному перегибу и воздухопроницаемость [123].

Накопление ферментов в процессе биоконверсии целлюлозы и лигнина. Ксилотрофные базидиомицеты являются эффективными продуцентами ферментов, разрушающих клеточную стенку растений [124]. Благодаря своим экологическим и биологическим особенностям они обладают высокой адаптивностью к разнообразным средам и ресурсам. Более того, некоторые виды демонстрируют исключительный потенциал в производстве определенных групп гидролитических ферментов при оптимальных условиях культивирования, что отражено в табл. 5.

В условиях глубинного культивирования Metreveli et al. [125] установили, что кристаллическая целлюлоза (МКЦ) является эффективным источником углерода для обеспечения максимальной активности эндоглюканазы, общей целлюлазы и ксиланазы у исследованных штаммов. Штамм *Irpeх lacteus* характеризуется высокой продуктивностью (табл. 5), однако при его культивировании в ферментере необходимо создать условия, препятствующие накоплению редуцирующих сахаров в среде. Отмечен аддитивный эффект на секрецию целлюлазы и ксиланазы у *I. lacteus* при совместном использовании кристаллической целлюлозы и мандаринового жмыха, что может служить перспективным подходом для повышения выхода целевых ферментов. Исследования бразильских ученых показали, что культивирование штаммов грибов в консорциумах при твердофазной ферментации способствует более высокой выработке ферментов, расщепляющих лигноцеллюлозу, по сравнению с культивированием в монокультурах [126]. Анализ ферментативного потенциала штаммов *Fomes fomentarius* TMF2, *Schizophyllum commune* TMF3 и *Bjerkandera adusta* TMF1 F при культивировании на альтернативных субстратах (пивная дробина, подсолнечный,

Некоторые области промышленного применения целлюлазных ферментов

Таблица 4

Table 4

Some areas of industrial application of cellulase enzymes

Фермент	Отрасль производства	Применение	Ссылка
Целлюлазы	Синтетические моющие средства	Добавка в рецептуры	[108]
		Состаривание ткани	[109]
	Текстильная	Полировка волокон	[110]
		Силосование	[111]
	Кормовая	Кормовая добавка	[112]
		Получение редуцирующих сахаров	[110]
	Целлюлозно-бумажная	Деникинг макулатуры	[113]
	Переработка отходов	Ускорение компостирования	[114]
	Пищевая	Улучшение органолептических свойств теста	[115]
		Осветление соков	[116]
	Кормовая	Улучшение питательных свойств	[117]
	Целлюлозно-бумажная	Отбеливание целлюлозы	[118]
		Дейкинг макулатуры	[119]

Потенциал в производстве определенных групп гидролитических ферментов

Table 5

Potential for the production of certain groups of hydrolytic enzymes

Вид	Режим	Субстрат	Выход ферментов, ед./мл			Ссылка
			β-глюкозидаза	Ксиланаза	Целлюлаза	
<i>I. lacteus</i>	ГК 27° С, pH 6,0 8 сут	Пшеничная солома	1,5	18	–	[125]
		В присутствии глюкозы/МКЦ: Жмых мандарина	0,87/0,82	23,8/24,5	11/14,2	
		Пшеничная солома	1,34/2,08	39,1/63,2	29,4/46,5	
		Пшеничные отруби	1,18/1,46	45,2/67,2	17,4/24,5	
		Буковые опилки	0,21/0,38	10,3/8,2	3,8/4,3	
<i>A. fumigatus</i> <i>T. versicolor</i> <i>P. ostreatus</i>	ТФФ	Жом сахарного тростника, пшеничные отруби	171,09	38	–	[126]
<i>F. fomentarius</i>	ТФФ 25° С, 190 об/мин 30 мин	Подсолнечный жмых	–	16,84	1,49	[128]
		Пивная дробина	–	15,88	1,42	
		Соевый жмых	–	5,08	1,00	
		Кофейный жмых	–	0,89	1,32	
<i>B. adusta</i>		Подсолнечный жмых	–	12,88	3,71	
		Пивная дробина	–	18,39	2,76	
		Соевый жмых	–	5,06	0,44	
		Кофейный жмых	–	1,21	0,95	
<i>S. commune</i>		Подсолнечный жмых	–	13,21	2,51	
		Пивная дробина	–	17,47	1,21	
		Соевый жмых	–	1,86	0,68	
		Кофейный жмых	–	6,23	0,78	
<i>S. commune</i> ARC-11	ТФФ 30 °С, pH 7,0 8 суток	Рисовая солома	–	4288.3	–	[129]
<i>P. sajor caju</i> , <i>P. ostreatus</i> , <i>P. chrysosporium</i>	ТФФ (24 ± 2 °С, pH 7,0) 7 суток	Рисовые отруби	–	293	182	[130]
		Рисовая солома	–	81,9	34,3	
		Пшеничная солома	–	124,3	97,8	
		Сорговая солома	–	302,2	132,2	
		Солома баджра	–	113,5	77,8	
		Сорговое сено	–	84,7	95,5	
		Кукурузная солома	–	118,4	113,3	
<i>Trametes hirsuta</i>	ГК	Биомасса сорго	–	670 ед/л	540	[131]
<i>Armillaria mellea</i> NK-35	ТФФ, 26 °С 30 суток	Пивное сусло	–	13,5	31,2	[127]
	45 суток		–	27,8	48,4	
<i>P. ostreatus</i> 0738	14 суток		–	11,4	19,3	
	30 суток		–	7,1	11,4	
<i>Lentinus edodes</i> F-249	14 суток		–	46	140	
	45 суток		–	19	67,7	
<i>Ganoderma lucidum</i> 0917	14 суток		–	27,5	13,3	
	35 суток		–	8,0	8,0	
<i>Grifola frondosa</i> 1315	14 суток		–	23,3	6,7	
	35 суток		–	5,6	8,3	
<i>T. hirsuta</i> F 3197	ТФФ 26 °С 30 суток	Кордревесные отходы				[132]
<i>F. pinicola</i> F 3205			–	–	1280	
<i>L. sulphureus</i> F 3217			–	–	1051	
			–	–	1109	
<i>F. pinicola</i> F 3205	ГК 26 °С, 150 об/мин 16 суток	Кофейная шелуха	1170 ед./г	665	–	[133]
<i>Rhodofomes roseus</i>	ГК 26 °С, 150 об/мин 16 суток		1430 ед./г	5000	–	

Условные обозначения. ГК – глубинное культивирование, ТФФ – твердофазная ферментация.

Keys. GK – submerged cultivation; ТФФ – solid-state fermentation.

соевый и кофейный жмыхи) подтвердил перспективность использования сельскохозяйственных отходов в качестве сырья для биосинтеза промышленно значимых ферментов. Оптимизация параметров культивирования позволила увеличить продукцию ксиланазы грибами белой гнили *S. commune* ARC-11 в 2,38 раза по сравнению с исходными условиями, при этом источником углерода служила рисовая солома. Высокие уровни ферментативной активности биомассы были также получены при культивировании штаммов *Pleurotus sajor caju*, *P. ostreatus*, *Phanerochaete chrysosporium* на различных сельскохозяйственных отходах. Потенциал в качестве лигноцеллюлозного субстрата для культивирования базидиомицета *Trametes hirsuta* AA-017 и производства ферментов (целлюлазы и ксиланазы) отмечен для биомассы индонезийских сортов сорго (*Sorghum bicolor* L.). В исследовании Vetchinkina et al. [127] продемонстрировано влияние цветности грибных культур на активность ферментов.

Анализ состава кородревесных отходов склада в Республике Коми выявил высокое содержание питательных элементов, отсутствие токсичности и возможность использования для твердофазной ферментации ксилотрофных базидиомицетов (*Trametes hirsuta* F 3197, *Fomitopsis pinicola* F 3205, *Laetiporus sulphureus* F 3217). Также штаммы *Fomitopsis pinicola* F 3205 и *Rhodofomes roseus*, культивируемые на кофейной шелухе, были эффективны в производстве β -глюкозидазы и ксиланазы (см. табл. 5).

Выводы

Настоящий обзор систематизирует развитие производства ферментов – от первых эмпирических разработок до современных методов направленного дизайна. Научные открытия складываются в единую картину, позволяя создавать новые, более совершенные промышленные процессы с использованием ферментов.

В статье подчеркивается важность лигноцеллюлитических ферментов грибов как устойчивой альтернативы химическому сырью. Кроме того, в исследовании особое внимание уделено текущему и потенциальному промышленному применению данных ферментов в таких отраслях, как производство биотоплива, сельскохозяйственных продуктов и восстановление окружающей среды. Эта работа дает первоначальное представление о более экологических методах утилизации отходов и потенциальном использовании возобновляемых ресурсов.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература / References

1. Microbial lignocellulolytic enzymes for the effective valorization of lignocellulosic biomass: a review / P. Nargotra, V. Sharma, Y.-C. Lee [et al.] // *Catalysts*. – 2022. – Vol. 13. – P. 83. – DOI: 10.3390/catal13010083
2. Current perspective on production and applications of microbial cellulases: a review / N. Bhardwaj, B. Kumar, K. Agrawal [et al.] // *Bioresources and Bioprocessing*. – 2021. – Vol. 8. – P. 95. – DOI: 10.1186/s40643-021-00447-6
3. Ejaz, U. Cellulases: from bioactivity to a variety of industrial applications / U. Ejaz, M. Sohail, A. Ghanemi // *Biomimetics*. – 2021. – Vol. 6. – P. 44. – DOI: 10.3390/biomimetics6030044
4. Chauhan, A. K. Synthetic dyes degradation using lignolytic enzymes produced from *Halopiger aswanensis* strain ABC_IIITR by solid state fermentation / A. K. Chauhan, B. Choudhury // *Chemosphere*. – 2021. – Vol. 273. – P. 12967. – DOI: 10.1016/j.chemosphere.2021.129671
5. Comprehensive insight into fungal enzymes: structure, classification, and their role in mankind's challenges / H. El-Gendi, A. K. Saleh, R. Badierah [et al.] // *Journal of Fungi*. – 2021. – Vol. 8. – P. 23. – DOI: 10.3390/jof8010023
6. Saxena, S. Microbial enzymes and their industrial applications / S. Saxena // *Applied Microbiology*. – New Delhi : Springer, 2015. – P. 121–154. – DOI: 10.1007/978-81-322-2259-0_9
7. Абрамова, З. И. Биохимия: ферменты и коферменты : учебное пособие. Часть 2 / З. И. Абрамова. – Казань : КФУ, 2021. – 247 с.
Abramova, Z. I. Biohimiya: fermenty i kofermenty [Biochemistry: enzymes and coenzymes] : Textbook. Part 2 / Z. I. Abramova. – Kazan : KFU, 2021. – 246 p.
8. Buchholz, K. Enzyme technology: history and current trends: innovations and future directions / K. Buchholz, U. T. Bornscheuer // *Applied Bioengineering*. – [S. l.] : [s. n.], 2017. – P. 11–46. – DOI: 10.1002/9783527800599.ch2
9. Slagman, S. Biocatalytic routes to anti-viral agents and their synthetic intermediates / S. Slagman, W. D. Fessner // *Chemical Society Reviews*. – 2021. – Vol. 50, № 3. – P. 1968–2009. – DOI: 10.1039/D0CS00763C
10. Nazor, J. Enzyme evolution for industrial biocatalytic cascades / J. Nazor, J. Liu, G. Huisman // *Current Opinion in Biotechnology*. – 2021. – Vol. 69. – P. 182–190. – DOI: 10.1016/j.copbio.2020.12.013
11. Lignocellulose degradation in bacteria and fungi: cellulosomes and industrial relevance / K.-T. Hsin, H. Lee, Y.-C. Huang [et al.] // *Frontiers in Microbiology*. – 2025. – Vol. 16. – P. 1583746. – DOI: 10.3389/fmicb.2025.1583746
12. Weimer, P. J. Degradation of cellulose and hemicellulose by ruminal microorganisms / P. J. Weimer // *Microorganisms*. – 2022. – Vol. 10. – P. 2345. – DOI: 10.3390/microorganisms10122345
13. Wood decay fungi: an analysis of worldwide research / T. Li, L. Cui, X. Song [et al.] // *Journal of Soils and Sediments*. – 2022. – Vol. 22. – P. 1688–1702. – DOI: 10.1007/s11368-022-03225-9
14. Bhardwaj, N. A detailed overview of xylanases: an emerging biomolecule for current and future prospective / N. Bhardwaj, B. Kumar, P. Verma // *Bioresources and Bioprocessing*. – 2019. – Vol. 6. – P. 276. – DOI: 10.1186/s40643-019-0276-2
15. Datta, R. Enzymatic degradation of cellulose in soil:

- a review / R. Datta // *Heliyon*. – 2024. – Vol. 10. – e24022. – DOI: 10.1016/j.heliyon.2024.e24022
16. Biochemical characterization of an endoglucanase GH7 from thermophile *Thermothielavioides terrestris* expressed on *Aspergillus nidulans* / R. C. Alnoch, J. C. S. Salgado, G. S. Alves [et al.] // *Catalysts*. – 2023. – Vol. 13. – P. 582. – DOI: 10.3390/catal13030582
 17. Enzymatic diversity of the *Clostridium thermocellum* cellulosome is crucial for the degradation of crystalline cellulose and plant biomass / K. Hirano, M. Kurosaki, S. Nihei [et al.] // *Scientific Reports*. – 2016. – Vol. 6. – P. 35709. – DOI: 10.1038/srep35709
 18. Puchart, V. Xylanases of glycoside hydrolase family 30 – an overview / V. Puchart, K. Šuchová, P. Biely // *Biotechnology Advances*. – 2021. – Vol. 47. – P. 107704. – DOI: 10.1016/j.biotechadv.2021.107704
 19. Dawood, A. Applications of microbial beta-mannanases / A. Dawood, K. Ma // *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*. – 2020. – Vol. 8. – P. 598630. – DOI: 10.3389/fbioe.2020.598630
 20. Carbohydrate-active enzymes in *Pythium* and their role in plant cell wall and storage polysaccharide degradation // M. M. Zerillo, B. N. Adhikari, J. P. Hamilton [et al.] // *PLoS One*. – 2013. – Vol. 8. – P. e72572. – DOI: 10.1371/journal.pone.0072572
 21. An overview of recent developments in hetero-catalytic conversion of cellulosic biomass / L. Ward, M. S. Islam, N. Kao [et al.] // *Research Communication in Engineering Science and Technology*. – 2020. – Vol. 4. – P. 43–54. – DOI: 10.22597/rceest.v4.65
 22. A parts list for fungal cellulosomes revealed by comparative genomics / C. H. Haitjema, S. P. Gilmore, J. K. Henske [et al.] // *Nature Microbiology*. – 2017. – Vol. 2. – P. 17087. – DOI: 10.1038/nmicrobiol.2017.87
 23. The hydrolysis mechanism of a GH45 cellulase and its potential relation to lytic transglycosylase and expansin function / V. S. Bharadwaj, B. C. Knott, J. Ståhlberg [et al.] // *Journal of Biological Chemistry*. – 2020. – Vol. 295. – P. 4477–4487. – DOI: 10.1074/jbc.RA119.011406
 24. Loelovich, M. Preparation, characterization and application of amorphized cellulose – a review / M. Loelovich // *Polymers*. – 2021. – Vol. 13. – P. 4313. – DOI: 10.3390/polym13244313
 25. Higuchi, T. Microbial degradation of lignin: role of lignin peroxidase, manganese peroxidase, and laccase / T. Higuchi // *The Proceedings of the Japan Academy. Series B*. – 2004. – Vol. 80. – P. 204–214. – DOI: 10.2183/pjab.80.204
 26. Semana, P. Four aromatic intradiol ring cleavage dioxygenases from *Aspergillus niger* / P. Semana, J. Powlowski // *Applied Environmental Microbiology*. – 2019. – Vol. 85. – P. 1786. – DOI: 10.1128/AEM.01786-19
 27. Li, X. Biotransformation of lignin: mechanisms, applications and future work / X. Li, Y. Zheng // *Biotechnology Progress*. – 2020. – Vol. 36. – P. e2922. – DOI: 10.1002/btpr.2922
 28. Effective bioremediation of pulp and paper mill wastewater using *Bacillus cereus* as a possible kraft lignin-degrading bacterium / R. Kumar, A. Singh, A. Maurya [et al.] // *Bioresource Technology*. – 2022. – Vol. 352. – P. 127076. – DOI: 10.1016/j.biortech.2022.127076
 29. Potential of lignocellulolytic actinomycete isolates in the degradation of rice straw / M. Chauhan, S. Kumar, M. M. Rather [et al.] // *Hazardous Chemicals: Overview, Toxicological Profile, Challenges, and Future Perspectives*. – *Hazardous Chemicals*. – 2025. – P. 743–754. – DOI: 10.1016/B978-0-323-95235-4.00003-7
 30. Biotechnological importance of Actinomycetes / M. H. Kontro, J. S. Yaradoddi, N. R. Banapurmath [et al.] // *Actinobacteria. Rhizosphere Biology*. – Singapore : Springer, 2021. – P. 271–290. – DOI: 10.1007/978-981-16-3353-9_15
 31. A review on bacterial contribution to lignocellulose breakdown into useful bio-products / O. B. Chukwuma, M. Rafatullah, H. A. Tajarudin [et al.] // *International Journal of Environmental Research and Public Health*. – 2021. – Vol. 18. – P. 6001. – DOI: 10.3390/ijerph18116001
 32. Nakamura, S. Decomposition of rice chaff using a cocultivation system of *Thermobifida fusca* and *Ureibacillus thermosphaericus* / S. Nakamura, N. Kurosawa // *Proceedings*. – 2021. – Vol. 66, № 1. – P. 31. – DOI: 10.3390/proceedings2020066031
 33. Thermophilic fungi and their enzymes for biorefineries / A. Sharma, A. Sharma, S. Singh [et al.] // *Fungi in Extreme Environments: Ecological Role and Biotechnological Significance* / ed. by S. Tiquia-Arashiro, M. Grube. – Cham : Springer, 2019. – P. 479–502. – DOI: 10.1007/978-3-030-19030-9_24
 34. Bacterial valorization of lignin: strains, enzymes, conversion pathways, biosensors, and perspectives / S. Lee, M. Kang, J.-H. Bae [et al.] // *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*. – 2019. – Vol. 7. – P. 209. – DOI: 10.3389/fbioe.2019.00209
 35. Xie, S. Lignin conversion: opportunities and challenges for the integrated biorefinery / S. Xie, A. J. Ragauskas, J. S. Yuan // *Industrial Biotechnology*. – 2016. – Vol. 12. – P. 161–167. – DOI: 10.1089/ind.2016.0007
 36. Lignin depolymerization and utilization by bacteria / R. Xu, K. Zhang, P. Liu [et al.] // *Bioresource Technology*. – 2018. – Vol. 269. – P. 557–566. – DOI: 10.1016/j.biortech.2018.08.118
 37. *Nocardia rosealba* sp. nov., a novel ligninase-producing *Actinobacterium* isolated from soil / Z. Huang, C. He, Z. Wang [et al.] // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. – 2022. – Vol. 72, № 6. – P. 005416. – DOI: 10.1099/ijsem.0.005416
 38. Prospects of *Pseudomonas* in microbial fuel, bioremediation, and sustainability / Y. J. Song, N. L. Zhao, D. R. Dai [et al.] // *ChemSusChem*. – 2025. – Vol. 18, № 2. – P. e202401324. – DOI: 10.1002/cssc.202401324
 39. Kraft lignin decomposition by lignin-derived aromatic compound degrader *Rhodococcus* sp. DK17 / D. Kim, M. Kim, H.-W. Kim [et al.] // *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. – 2025. – Vol. 41. – P. 127. – DOI: 10.1007/s11274-025-04350-6

40. Hydroxyl radicals production via quinone redox cycling by the ligninolytic bacteria *Streptomyces cyaneus* and its effectiveness to degrade kraft lignin / J. M. Molina-Guijarro, F. Guillén, J. Rodríguez [et al.] // Wood Science and Technology. – 2025. – Vol. 59. – P. 44. – DOI: 10.1007/s00226-025-01643-9
41. Zhou, Q. Lignin-degrading enzymes and the potential of *Pseudomonas putida* as a cell factory for lignin degradation and valorization / Q. Zhou, A. Fransen, H. de Winde // Microorganisms. – 2025. – Vol. 13. – P. 935. – DOI: 10.3390/microorganisms13040935
42. Metagenomic insights into the lignocellulose degradation mechanism during short-term composting of peach sawdust: core microbial community and carbohydrate-active enzyme profile analysis / W. W. Zhang, Y. X. Guo, Q. J. Chen [et al.] // Environmental Technology and Innovation. – 2025. – Vol. 37. – P. 103959. – DOI: 10.1016/j.eti.2024.103959
43. Enhancing composting efficiency of horticultural residues through wheat straw addition: microbial mechanisms driving metabolic heat generation / Y. Hu, H. Li, B. Tian [et al.] // Journal of Environmental Management. – 2025. – Vol. 377. – P. 124632. – DOI: 10.1016/j.jenvman.2025.124632
44. Benatti, A. L. T. Lignocellulolytic biocatalysts: the main players involved in multiple biotechnological processes for biomass valorization / A. L. T. Benatti, M. L. T. M. Polizeli // Microorganisms. – 2023. – Vol. 11, № 1. – P. 162. – DOI: 10.3390/microorganisms11010162
45. Zoghalmi, A. Lignocellulosic biomass: understanding recalcitrance and predicting hydrolysis / A. Zoghalmi, G. Paës // Frontiers in Chemistry. – 2019. – Vol. 7. – DOI: 10.3389/fchem.2019.00874
46. Lignin degradation: microorganisms, enzymes involved, genomes analysis and evolution / G. Janusz, A. Pawlik, J. Sulej [et al.] // FEMS Microbiology Reviews. – 2017. – Vol. 41. – P. 941–962. – DOI: 10.1093/femsre/fux049
47. Applications of white rot fungi in bioremediation with nanoparticles and biosynthesis of metallic nanoparticles / K. He, G. Chen, G. Zeng [et al.] // Applied Microbiology and Biotechnology. – 2017. – Vol. 101. – P. 4853–4862. – DOI: 10.1007/s00253-017-8328-z
48. Pathways for degradation of lignin in bacteria and fungi / T. D. H. Bugg, M. Ahmad, E. M. Hardiman [et al.] // Nature Product Reports. – 2011. – Vol. 28. – P. 1883–1896. – DOI: 10.1039/c1np00042j
49. Bacterial catabolism of lignin-derived aromatics: new findings in a recent decade: update on bacterial lignin catabolism / N. Kamimura, K. Takahashi, K. Mori [et al.] // Environmental Microbiology Reports. – 2017. – Vol. 9. – P. 679–705. – DOI: 10.1111/1758-2229.12597
50. Discovery of lignin-transforming bacteria and enzymes in thermophilic environments using stable isotope probing / D. J. Levy-Booth, L. E. Navas, M. M. Fetherolf [et al.] // ISME Journal. – 2022. – Vol. 16. – P. 1944–1956. – DOI: 10.1038/s41396-022-01241-8
51. Bacterial contributions to delignification and lignocellulose degradation in forest soils with metagenomic and quantitative stable isotope probing / R. C. Wilhelm, R. Singh, L. D. Eltis [et al.] // ISME Journal. – 2019. – Vol. 13. – P. 413–429. – DOI: 10.1038/s41396-018-0279-6
52. Singh, N. Secretomics of wood-degrading fungi and anaerobic rumen fungi associated with biodegradation of recalcitrant plant biomass / N. Singh, J. Singh // Recent Advancement in White Biotechnology Through Fungi. Fungal Biology / ed. by A. Yadav, S. Singh, S. Mishra, A. Gupta. – Cham : Springer, 2019. – P. 1–16. – DOI: 10.1007/978-3-030-25506-0_1
53. Gilbertson, R. L. Wood-rotting fungi of North America / R. L. Gilbertson // Mycologia. – 1980. – Vol. 72, № 1. – P. 1–49. – DOI: 10.1080/00275514.1980.12021153
54. Arantes, V. Current understanding of brown-rot fungal biodegradation mechanisms: a review / V. Arantes, B. Goodell // Deterioration and protection of sustainable biomaterials. – 2014. – P. 3–21. – DOI: 10.1021/bk-2014-1158.ch001
55. Evolutionary dynamics of host specialization in wood-decay fungi / F. S. Krah, C. Bässler, C. Heibl [et al.] // BMC Evolutionary Biology. – 2018. – Vol. 18. – P. 119. – DOI: 10.1186/s12862-018-1229-7
56. Characterisation of the initial degradation stage of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) sapwood after attack by brownrot fungus *Coniophora puteana* / I. Irbe, I. Andersone, B. Andersons [et al.] // Biodegradation. – 2011. – Vol. 22. – P. 719–728. – DOI: 10.1007/s10532-010-9449-6
57. Transcriptomic insights into the degradation mechanisms of *Fomitopsis pinicola* and its host preference for coniferous over broadleaf deadwood / J. Xue, Y. Wei, L. Chen [et al.] // Microorganisms. – 2025. – Vol. 13. – P. 1006. – DOI: 10.3390/microorganisms13051006
58. Kamei, I. Wood-rotting fungi for biofuel production / I. Kamei // Fungi in Fuel Biotechnology. Fungal Biology / ed. by G. Salehi Jouzani, M. Tabatabaei, M. Aghbashlo. – Cham : Springer, 2020. – P. 123–147. – DOI: 10.1007/978-3-030-44488-4_6
59. Molecular breeding of lignin-degrading brown-rot fungus *Gloeophyllum trabeum* by homologous expression of laccase gene / M. Arimoto, K. Yamagishi, J. Wang [et al.] // AMB Express. – 2015. – Vol. 5. – P. 81. – DOI: 10.1186/s13568-015-0173-9
60. Outdoor wood mats-based engineering composite: influence of process parameters on decay resistance against wood-degrading fungi *Trametes versicolor* and *Gloeophyllum trabeum* / M. Bao, N. Li, Y. Bao [et al.] // Polymers. – 2021. – Vol. 13. – P. 3173. – DOI: 10.3390/polym13183173
61. Oxidoreductases and reactive oxygen species in conversion of lignocellulosic biomass / B. Bissaro, A. Várnai, Å. K. Røhr [et al.] // Microbiology and Molecular Biology Reviews. – 2018. – Vol. 82. – P. e00029–18. – DOI: 10.1128/MMBR.00029-18
62. Lignin-enzyme interactions in the hydrolysis of lignocellulosic biomass / A. C. dos Santos, E. Ximenes, Y. Kim [et al.] // Trends in Biotechnology. – 2018. – S0167-7799. – P. 30306–30308. – DOI: 10.1016/j.tibtech.2018.10.010
63. Recent advances in synthesis and degradation of lignin and lignin nanoparticles and their emerging ap-

- plications in nanotechnology / V. K. Yadav, N. Gupta, P. Kumar [et al.] // *Materials*. – 2022. – Vol. 15. – P. 953. – DOI: 10.3390/ma15030953
64. Enhanced lignin biodegradation by consortium of white rot fungi: microbial synergistic effects and product mapping / T. Cui, B. Yuan, H. Guo [et al.] // *Biotechnology for Biofuels*. – 2021. – Vol. 14. – P. 162. – DOI: 10.1186/s13068-021-02011-y
 65. Characterizing fungal decay of beech wood: potential for biotechnological applications / E. Bari, K. Ohno, N. Yilgor [et al.] // *Microorganisms*. – 2021. – Vol. 9. – P. 247. – DOI: 10.3390/microorganisms9020247
 66. Ferrari, R. Lignin degradation by ascomycetes / R. Ferrari, V. Gautier, P. Silar // *Advances in Botanical Research* / ed. by M. Morel-Rouhier, R. Sormani. – New York : Academic Press, 2021. – P. 77–113. – DOI: 10.1016/bs.abr.2021.05.006
 67. Evidence for ligninolytic activity of the ascomycete fungus *Podospira anserine* / G. van Erven, A. F. Kleijn, A. Patyshakuliyeva [et al.] // *Biotechnology for Biofuels*. – 2020. – Vol. 13. – P. 75. – DOI: 10.1186/s13068-020-01713-z
 68. Bacterial enzymes involved in lignin degradation / G. de Gonzalo, D. I. Colpa, M. H. Habib [et al.] // *Journal of Biotechnology*. – 2016. – Vol. 236. – P. 110–119. – DOI: 10.1016/j.jbiotec.2016.08.011
 69. The bacterial degradation of lignin – a review / D. Grgas, M. Rukavina, D. Bešlo [et al.] // *Water*. – 2023. – Vol. 15. – P. 272. – DOI: 10.3390/w15071272
 70. Christopher, L. P. Lignin biodegradation with laccase-mediator systems / L. P. Christopher, B. Yao, Y. Ji // *Frontiers in Energy Research*. – 2014. – Vol. 2. – P. 12. – DOI: 10.3389/fenrg.2014.00012
 71. Lignocellulose degradation mechanisms across the tree of life / S. M. Cragg, G. T. Beckham, N. C. Bruce [et al.] // *Current Opinion in Chemical Biology*. – 2015. – Vol. 29. – P. 108–119. – DOI: 10.1016/j.cbpa.2015.10.018
 72. Wood decay fungi and their bacterial interaction partners in the built environment – a systematic review on fungal bacteria interactions in dead wood and timber / J. Embacher, S. Zeilinger, M. Kirchmair [et al.] // *Fungal Biology Reviews*. – 2023. – Vol. 45. – P. 100305. – DOI: 10.1016/j.fbr.2022.100305
 73. Effect of cultivation conditions on mycelial growth and antibacterial activity of *Lentinula edodes* and *Fomitopsis betulina* / T. A. Krupodorova, V. Yu. Barshteyn, T. O. Kizitska [et al.] // *Czech Mycology*. – 2019. – Vol. 71, № 2. – P. 167–186. – DOI: 10.33585/cmy.71204
 74. Effects of cultivation parameters on intracellular polysaccharide production in submerged culture of the edible medicinal mushroom *Lentinula edodes* / N. Bisko, K. Mustafin, G. Al-Maali [et al.] // *Czech Mycology*. – 2020. – Vol. 72, № 1. – P. 1–17. – DOI: 10.33585/cmy.72101
 75. Krupodorova, T. A. Review of the basic cultivation conditions influence on the growth of basidiomycetes / T. A. Krupodorova, V. Y. Barshteyn, A. S. Sekan // *Current Research in Environmental and Applied Mycology*. – 2021. – Vol. 11, № 1. – P. 494–531. – DOI: 10.5943/cream/11/1/34
 76. Mushroom strains able to grow at high temperatures and low pH values / S. A. Furlan, L. J. Virmond, D. A. Miers [et al.] // *World Journal of Microbiology & Biotechnology*. – 1997. – Vol. 13. – P. 689–692. – DOI: 10.1023/A:1018579123385
 77. Salmones, D. Cultivation of Mexican wild strains of *Agaricus bisporus*, the button mushroom, under different growth conditions *in vitro* and determination of their productivity / D. Salmones, R. Gaitan-Hernandez, G. Mata // *Biotechnology, Agronomy and Society and Environment*. – 2018. – Vol. 22, № 1. – P. 45–53. – DOI: 10.25518/1780-4507.16281
 78. Optimization of culture conditions for mycelial growth and basidiocarp production of *Cyclocybe cylindracea* (Maire) / H. R. R. Landingin, B. E. Francisco, R. M. R. Dulay [et al.] // *CLSU International Journal of Science and Technology*. – 2020. – Vol. 4, № 1. – P. 1–17. – DOI: 10.22137/ijst.2020.v4n1.01
 79. Effect of different agro-wastes, casing materials and supplements on the growth, yield and nutrition of milky mushroom (*Calocybe indica*) / H. Sardar, M. A. Anjum, A. Nawaz [et al.] // *Folia Horticulturae*. – 2020. – Vol. 32, № 1. – P. 115–124. – DOI: 10.2478/fhort-2020-0011
 80. Influence of nutritional and climatic conditions on mycelial growth of three oyster mushroom strains / N. H. Abdel Aziz, N. S. Yousef, M. E. El-Haddad [et al.] // *Arab Universities Journal of Agricultural Sciences*. – 2018. – Vol. 26, № 2A. – P. 1165–1173. – DOI: 10.21608/ajs.2018.28368
 81. Effect of different media, pH and temperature on growth of *Pleurotus ostreatus* / A. Pant, V. Kumar, S. S. Bisht [et al.] // *Journal of Bio Innovation*. – 2020. – Vol. 9, № 2. – P. 132–140.
 82. Optimization of culture conditions for mycelial growth and fruiting body production of naturally-occurring Philippine mushroom *Lentinus swartzii* Berk. / R. M. R. Dulay, E. C. Cabrera, S. P. Kalaw [et al.] // *Journal of Applied Biology and Biotechnology*. – 2021. – Vol. 9, № 3. – P. 17–25. – DOI: 10.7324/JABB.2021.93038
 83. Cultural and physiological studies on wild mushroom specimens of *Schizophyllum commune* and *Lentinula edodes* / B. P. K. Reddy, A. U. Rajashekhar, P. Harikrishna [et al.] // *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*. – 2017. – Vol. 6, № 7. – P. 2352–2357. – DOI: 10.20546/ijcmas.2017.607.278
 84. Hoa, H. T. The effects of temperature and nutritional conditions on mycelium growth of two oyster mushrooms (*Pleurotus ostreatus* and *Pleurotus cystidiosus*) / H. T. Hoa, C. L. Wang // *Mycobiology*. – 2015. – Vol. 43, № 1. – P. 14–23. – DOI: 10.5941/myco.2015.43.1.14
 85. Mycelial growth of the edible wild mushrooms *Floccularia luteovirens* in different culture mediums and pH / Y. Arana-Gabriel, C. Burrola-Aguilar, A. Alcala-Adan [et al.] // *Agro Productividad*. – 2020. – Vol. 13, № 10. – P. 33–38. – DOI: 10.32854/agrop.v13i10.1745
 86. Current insights in fungal importance – a compre-

- hensive review / V. M. Corbu, I. Gheorghe-Barbu, A. Ş. Dumbravă Adan [et al.] // *Microorganisms*. – 2023. – Vol. 11, № 6. – P. 1384. – DOI: 10.3390/microorganisms11061384
87. Effects of supplementation of sea buckthorn press cake on mycelium growth and polysaccharides of *Inonotus obliquus* in submerged cultivation / G. Beltrame, J. Hemming, H. Yang [et al.] // *Journal of Applied Microbiology*. – 2021. – № 131 (3). – P. 1318–1330. – DOI: 10.1111/jam.15028
 88. Akinyele, B. J. Effect of agrowastes, pH and temperature variation on the growth of *Volvariella volvacea* / B. J. Akinyele, F. C. Adetuyi // *African Journal of Biotechnology*. – 2005. – Vol. 4, № 12. – P. 1390–1395.
 89. Teoh, Y. P. Effect of temperature on *Schizophyllum commune* growth and 4Hpyran-4-one, 2,3-dihydro-3, 5-dihydroxy-6-methyl- production using a bubble column bioreactor / Y. P. Teoh, M. M. Don // *Chiang Mai Journal of Science*. – 2016. – Vol. 43, № 3. – P. 461–468.
 90. Influence of temperature and pH on mycelial growth and chlamydospore production of paddy straw mushroom *Volvariella volvacea* (Bull. Ex Fr.) / N. K. Kumar, A. S. Krishnamoorthy, A. Kamalakannan [et al.] // *The Journal of Research ANGRAU*. – 2016. – Vol. 44 (1–2). – P. 1–7.
 91. Rosnan, N. D. First record of *in vitro* growth evaluation of wild mushroom, *Schizophyllum commune* from Pulau Kapas in Malaysia / N. D. Rosnan, N. Chuen, A. A. Ngadin // *Asian Journal of Agriculture and Biology*. – 2019. – Vol. 7, № 4. – P. 602–609.
 92. Optimization of mycelia growth parameters for wild white rot fungi *Trametes elegans* and *Trametes versicolor* / S. Sagar, M. Thakur, I. Sharma [et al.] // *Asia Life Sciences*. – 2020. – Vol. 12, № 1. – P. 5–14.
 93. Effect of cultural variability on mycelial growth of eleven mushroom isolates of *Pleurotus* spp. / M. V. Phadke, A. C. Jadhav, M. C. Dhavale [et al.] // *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*. – 2020. – Vol. 9, № 6. – P. 881–888.
 94. Studies on optimization of culture conditions and medium components for the production of mycelial biomass of *Auricularia delicata* under submerged fermentation / M. S. Jacob, L. Xiao, M. F. Stephano [et al.] // *Asian Journal of Biology*. – 2020. – Vol. 10, № 4. – P. 56–67.
 95. Elisashvili, V. Submerged cultivation of medicinal mushrooms: bioprocesses and products (review) / V. Elisashvili // *International Journal of Medicinal Mushrooms*. – 2012. – Vol. 14, № 3. – P. 211–239.
 96. Effect of physicochemical components on mycelial growth of *Agaricus bisporus* – a popular edible mushroom / M. Ismail, G. Kibriya, J. Hossain [et al.] // *Plant Environment Development*. – 2016. – Vol. 5, № 1. – P. 7–12.
 97. Culture characteristics and optimal conditions for mycelial growth of *Calocybe indica* / G. J. Min, H. S. Park, E. J. Lee [et al.] // *Korean Journal of Mycology*. – 2020. – Vol. 48, № 3. – P. 273–284. – DOI: 10.4489/KJM.20200027
 98. Aminah, M. H. S. Influence of pH and temperature on *in vitro* mycelial growth performance of wild edible *Schizophyllum commune* of northern Malaysia / M. H. S. Aminah, S. T. Sam, Z. Zakaria // *AIP Conference Proceedings*. – 2020. – Vol. 2291. – P. 020100. – DOI: 10.1063/5.0023889
 99. Sravani, B. Influence of media, pH and temperature on the growth of *Sclerotium rolfsii* (Sacc.) causing collar rot of chickpea / B. Sravani, R. Chandra // *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*. – 2020. – Vol. 9, № 1. – P. 174–178.
 100. The influence of carbon and nitrogen sources in nutrient media on biomass accumulation by basidiomycetes medicinal mushrooms genus *Trametes* (Fr.) / I. R. Klechak, N. A. Bisko, N. Y. Mytropolska [et al.] // *Naukovi Visti NTUU KPI*. – 2014. – Vol. 3. – P. 52–57.
 101. Lazarević, J. Effects of temperature, pH and carbon and nitrogen sources on growth of *in vitro* cultures of ectomycorrhizal isolates from *Pinus heldreichii* forest / J. Lazarević, D. Stojičić, N. Keča // *Forest Systems*. – 2016. – Vol. 25, № 1. – P. e048. – DOI: 10.5424/fs/2016251-07036
 102. Suitable conditions for mycelial growth of *Phellinus* spp. / H. Hur, A. Imtiaj, M. W. Lee [et al.] // *Mycobiology*. – 2008. – Vol. 36, № 3. – P. 152–156.
 103. Pekşen, A. Determination of optimum culture conditions for mycelial growth of *Macrolepiota procera* mushroom / A. Pekşen, B. Kibar // *Acta Scientiarum Polonorum Hortorum Cultus*. – 2020. – Vol. 19, № 1. – P. 11–20. – DOI: 10.24326/asphc.2020.12
 104. Culture conditions for the mycelial growth of *Ganoderma applanatum* / W. S. Jo, Y. J. Cho, D. H. Cho [et al.] // *Mycobiology*. – 2009. – Vol. 37, № 2. – P. 94–102. – DOI: 10.4489/myco.2009.37.2.094
 105. The culture conditions for the mycelial growth of *Auricularia auricula-judae* / W. S. Jo, D. G. Kim, S. J. Seok [et al.] // *Journal of Mushroom*. – 2014. – Vol. 12, № 2. – P. 88–95. – DOI: 10.14480/JM.2014.12.2.88
 106. The optimal culture conditions for the mycelial growth of *Oudemansiella radicata* / S. B. Kim, S. H. Kim, K. R. Lee [et al.] // *Mycobiology*. – 2005. – Vol. 33, № 4. – P. 230–234. – DOI: 10.4489/MYCO.2005.33.4.230
 107. Ma, Y. Biological characteristics for mycelial growth of *Agaricus bisporus* / Y. Ma, C. Y. Guan, X. J. Meng // *Applied Mechanics and Materials*. – 2014. – Vol. 508. – P. 297–302.
 108. Yazıcı, S. Ö. Optimization for coproduction of protease and cellulase from *Bacillus subtilis* M-11 by the Box-Behnken design and their detergent compatibility / S. Ö. Yazıcı, I. Özmen // *Brazilian Journal of Chemical Engineering*. – 2020. – Vol. 37. – P. 49–59. – DOI: 10.1007/s43153-020-00025-x
 109. Goswami, K. Purification and characterization of cellulase produced by *Novosphingobium* sp. CM1 and its waste hydrolysis efficiency and bio-stoning potential / K. Goswami, H. P. D. Boruah, R. Saikia // *Journal of Applied Microbiology*. – 2022. – Vol. 132. – P. 3618–3628. – DOI: 10.1111/jam.15475
 110. Recombinant cellulase of *Caulobacter crescentus*: potential applications for biofuels and textile industries / L. Bussler, D. Jacomini, J. M. Corrêa [et al.] // *Cellulose*. – 2021. – Vol. 28. – P. 2813–2832. – DOI: 10.1007/s10570-

021-03700-5

111. Impact of cellulase and lactic acid bacteria inoculant to modify ensiling characteristics and *in vitro* digestibility of sweet corn stover and cassava pulp silage / C. Kaewpila, S. Thip-Uten, A. Cherdthong [et al.] // Agriculture. – 2021. – Vol. 11. – P. 66. – DOI: 10.3390/agriculture11010066
112. An *in vitro* study on the role of cellulases and xylanases of *Bacillus subtilis* in dairy cattle nutrition / V. Bontà, M. Battelli, E. Rama [et al.] // Microorganisms. – 2024. – Vol. 12. – P. 300. – DOI: 10.3390/microorganisms12020300
113. Cicekler, M. Effects of cellulase enzyme in deinking of solvent-based inks from mixed office wastes / M. Cicekler, A. Tutus // Biocatalysis and Biotransformation. – 2020. – Vol. 39. – P. 152–160. – DOI: 10.1080/10242422.2020.1834538
114. Cellulolytic bacteria isolation, screening and optimization of enzyme production from vermicompost of paper cup waste / A. Karthika, R. Seenivasagan, R. Kasimani [et al.] // Waste Management. – 2020. – Vol. 116. – P. 58–65. – DOI: 10.1016/j.wasman.2020.06.036
115. Combined strategies for improving the heterologous expression of a novel xylanase from *Fusarium oxysporum* FO47 in *Pichia pastoris* / C. Liu, Y. Zhang, C. Ye [et al.] // Synthetic and Systems Biotechnology. – 2024. – Vol. 9. – P. 426–435. – DOI: 10.1016/j.synbio.2024.03.012
116. Immobilization of xylanase on ZnO nanoparticles obtained by green synthesis from *Eupatorium cannabinum* L. and its application in enrichment of fruit juices / S. S. Pekdemir, B. Bakar, R. Taş [et al.] // Molecular Catalysis. – 2024. – Vol. 562. – P. 114232. – DOI: 10.1016/j.mcat.2024.114232
117. Expression in *Pichia pastoris* of thermostable endo-1,4- β -xylanase from the actinobacterium *Nocardopsis halotolerans*: properties and use for saccharification of xylan-containing products / A. V. Lisov, O. V. Belova, A. A. Belov [et al.] // International Journal of Molecular Sciences. – 2024. – Vol. 25. – P. 9121. – DOI: 10.3390/ijms25169121
118. Xylanase treatment of eucalypt kraft pulps: effect of carryover / J. M. S. Matos, D. V. Evtuguin, A. P. Mendes de Sousa [et al.] // Applied Microbiology and Biotechnology. – 2024. – Vol. 108. – P. 210. – DOI: 10.1007/s00253-024-13027-3
119. Synergistic effect of cellulose-xylanolytic and laccase enzyme consortia for improved deinking of waste papers / G. K. Gupta, R. K. Kapoor, D. Chhabra [et al.] // Bioresource Technology. – 2024. – Vol. 408. – P. 131173. – DOI: 10.1016/j.biortech.2024.131173
120. Lignin degradation by selected fungal species / A. Knežević, I. Milovanović, M. Stajić [et al.] // Bioresource Technology. – 2013. – Vol. 138. – P. 117–123.
121. Fungal solid-state fermentation and various methods of enhancement in cellulase production / L. W. Yoon, T. N. Ang, G. C. Ngoh [et al.] // Biomass and Bioenergy. – 2014. – Vol. 67. – P. 319–338. – DOI: 10.1016/j.biombioe.2014.05.013
122. Enzyme activity profiles produced on wood and straw by four fungi of different decay strategies / E. Veloz, T. Mali, H. K. Mattila [et al.] // Microorganisms. – 2020. – Vol. 8, № 1. – P. 73. – DOI: 10.3390/microorganisms8010073
123. Eco-friendly bleaching of agrowaste wheat straw using crude alkali-thermotolerant cellulase-free xylano-pectinolytic enzymes / D. Sharma, R. Nagpal, S. Agrawal [et al.] // Applied Biochemistry and Biotechnology. – Vol. 194. – P. 620–634. – DOI: 10.1007/s12010-021-03641-6
124. Bentil, J. A. Biocatalytic potential of basidiomycetes: relevance, challenges and research interventions in industrial processes / J. A. Bentil // Scientific African. – 2021. – Vol. 11. – P. e00717. – DOI: 10.1016/j.sciaf.2021.e00717
125. Metreveli, E. The carbon source controls the secretion and yield of polysaccharide-hydrolyzing enzymes of basidiomycetes / E. Metreveli, T. Khardziani, V. Elisashvili // Biomolecules. – 2021. – Vol. 11, № 9. – P. 1341. – DOI: 10.3390/biom11091341
126. Lignocellulose-degrading enzymes production by solid-state fermentation through fungal consortium among Ascomycetes and Basidiomycetes / P. de Oliveira Rodrigues, L. V. A. Gurgel, D. Pasquini [et al.] // Renewable Energy. – 2020. – Vol. 145. – P. 2683–2693. – DOI: 10.1016/j.renene.2019.08.041
127. Vetchinkina, E. P. Comparative characteristics of mycelial mats of xylophilic basidiomycetes / E. P. Vetchinkina // Mycological Progress. – 2025. – Vol. 24. – P. 47. – DOI: 10.1007/s11557-025-02068-1
128. Valorization of lignocellulosic wastes for extracellular enzyme production by novel Basidiomycetes: screening, hydrolysis, and bioethanol production / N. Ilić, S. Davidović, M. Milić [et al.] // Biomass Conversion and Biorefinery. – 2023. – Vol. 13. – P. 17175–17186. – DOI: 10.1007/s13399-021-02145-x
129. Rice straw fermentation by *Schizophyllum commune* ARC-11 to produce high level of xylanase for its application in pre-bleaching / A. Gautam, A. Kumar, A. K. Bharti [et al.] // Journal of Genetic Engineering and Biotechnology. – 2018. – Vol. 16, № 2. – P. 693–701. – DOI: 10.1016/j.jgeb.2018.02.006
130. Shradhdha, S. Production of lignolytic and cellulolytic enzymes by using basidiomycetes fungi in the solid-state fermentation of different agro-residues / S. Shradhdha, D. S. Murty // Research Journal of Biotechnology. – 2020. – Vol. 15, № 9. – P. 10–17.
131. Sequential production of ligninolytic, xylanolytic, and cellulolytic enzymes by *Trametes hirsuta* AA-017 under different biomass of Indonesian sorghum accessions-induced cultures / A. Andriani, A. Maharani, D. H. Y. Yanto [et al.] // Bioresource Technology Reports. – 2020. – Vol. 12. – P. 100562. – DOI: 10.1016/j.biteb.2020.100562
132. Мартынов, В. В. Перспективы биотехнологической утилизации кородревесных отходов длительного срока хранения на основе микодеструкции / В. В. Мартынов, Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова // Поволжский экологический журнал. – 2024. – № 4. – С. 500–508. – DOI: 10.35885/1684-7318-2024-4-500-508

Martynov, V. V. Perspektivy biotekhnologicheskoy utilizatsii korodrevesnykh othodov dlitel'nogo sroka hraneniya na osnove mikodestrukcii [Potential of utilizing aged bark-and-wood waste through mycological degradation as a biotechnological process] / V. V. Martynov, T. N. Shchemelinina, E. M. Anchugova // Povolzhskiy ekologicheskij zhurnal [Povolzhskiy Journal of Ecology]. – 2024. – № 4. – P. 500–508. – DOI: 10.35885/1684-7318-2024-4-500-508

Martynov, V. V. Valorizatsiya lignocellyuloznogo othoda – kofejnoj sheluhi [Coffee silverskin valorization] / V. V. Martynov, T. N. Shchemelinina, E. M. Anchugova // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. – 2024. – № 9 (75). – P. 75–79. – DOI: 10.19110/1994-5655-2024-9-75-79

133. Мартынов, В. В. Валоризация лигноцеллюлозного отхода – кофейной шелухи / В. В. Мартынов, Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова // Известия Коми научного центра УрО РАН. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2024. – № 9 (75). – С. 75–79. – DOI: 10.19110/1994-5655-2024-9-75-79

Благодарность (госзадание)

Работа выполнена при финансировании государственного задания Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН по теме «Микробные сообщества экосистем Севера, их биотехнологический потенциал и технологии его реализации» (№ 125021201993-3).

Acknowledgements (state task)

The work was funded by the State Assignment of the Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences on the topic «Microbial communities of ecosystems of the North, their biotechnological potential and technologies for its implementation» (№ 125021201993-3).

Информация об авторах:

Мартынов Владислав Владимирович – аспирант, инженер лаборатории экспериментальной микробиологии и биотехнологии Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID – 57218542348, <https://orcid.org/0000-0003-0806-9320> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: martynov.v.v@ib.komisc.ru).

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

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

Маркарова Мария Юрьевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экспериментальной микробиологии и биотехнологии Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID – 6507043630, <https://orcid.org/0000-0002-7951-2222> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая; e-mail: myriam@mail.ru).

Донцов Андрей Геннадиевич – кандидат химических наук, старший научный сотрудник лаборатории экспериментальной микробиологии и биотехнологии Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; <https://orcid.org/0000-0003-2559-5226> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: dontsov@ib.komisc.ru).

About the authors:

Vladislav V. Martynov – Postgraduate Student, Engineer at the Laboratory of Experimental Microbiology and Biotechnology, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID

57218542348, <https://orcid.org/0000-0003-0806-9320> (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: martynov.v.v@ib.komisc.ru).

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

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

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

Andrey G. Dontsov – Candidate of Sciences (Chemistry), Senior Researcher at the Laboratory of Experimental Microbiology and Biotechnology, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; <https://orcid.org/0000-0003-2559-5226> (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: dontsov@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

История развития и передовые области применения ферментов (обзор) / В. В. Мартынов, Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова [и др.] // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2025. – № 7 (83). – С. 132–147.

For citation:

Martynov, V. V. Istoriya razvitiya i peredovye oblasti primeneniya fermentov (obzor) [Historical development and cutting-edge applications of enzymes: a review] / V. V. Martynov, T. N. Shchemelinina, E. M. Anchugova [et al.] // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series “Experimental Biology and Ecology”. – 2025. – № 7 (83). – P. 132–147.

Дата поступления статьи: 05.09.2025

Прошла рецензирование: 10.09.2025

Принято решение о публикации: 15.09.2025

Received: 05.09.2025

Reviewed: 10.09.2025

Accepted: 15.09.2025

Фильтрующие материалы для очистки нефтезагрязненных сточных вод

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

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

Аннотация

Разработан фильтрующий материал на основе полиэфирного волокна с иммобилизованными клетками бактерий рода *Pseudomonas* для заполнения фильтрующих сооружений нефтеперерабатывающих заводов и прочих предприятий, формирующих сточные воды с нефтепродуктами. Иммобилизация микроорганизмов обеспечена применением композиции разнозаряженных полимеров. Рассмотрена конструкция биофильтра для наиболее эффективной аккумуляции нефтезагрязнения с последующим биоразложением.

Ключевые слова:

сточные воды с нефтепродуктами, микроорганизмы-нефтедеструкторы, катионные и анионные полиакриламиды, биофильтры

Введение

Нефтепродукты, попавшие в сточные воды очистных сооружений, сорбируются активным илом аэротенков промышленных предприятий, частично разлагаются, частично накапливаются в нем. При высоком содержании нерастворимых и инертных к биодеструкции нефтепродуктов в очищаемых сточных водах их накопление в иле приводит к увеличению внутренней токсической нагрузки на активный ил. Накопление нефтепродуктов в возвратном иле более 10–15 % от его сухой массы является предельным содержанием, после чего, как правило, происходит деградация активного ила [1].

Решением проблемы деградации может стать дополнительный этап очистки перед поступлением стоков в аэротенки. Для движущего потока сточных вод удобно использовать волокнистые полимерные материалы [2, 3]. Также перспективными являются разработка и применение активных и пассивных самоочищающихся разделительных мембран с особой, сверхсмачиваемой поверхностью [4]. Ведутся работы по созданию суперолеофобных мембран, обладающих свойствами фотокаталитической самоочистки [5].

Одним из научно-технических подходов, отвечающим современным требованиям, является использование

Filter materials for the oil- contaminated wastewater treatment

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

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

Abstract

A filter material composed of polyester fiber with immobilised *Pseudomonas* bacterial cells has been developed. The material is suitable as a filling medium for filtration systems of oil refineries and other facilities generating petroleum-contaminated wastewater. Microorganism immobilisation has been achieved through the application of a composition comprising oppositely charged polymers. The study examines the design of a biofilter optimised for efficient accumulation and subsequent biodegradation of petroleum pollutants.

Keywords:

petroleum-contaminated wastewater, hydrocarbon oxidising microorganisms, cationic and anionic polyacrylamides, biofilters

биологических агентов на основе консорциумов микроводорослей и бактерий для очистки сточных вод от масел и смазочных материалов [6]. В работе [7] в качестве фильтрующего материала использовали предварительно модифицированное катионным крахмалом базальтовое волокно с иммобилизованными клетками нефтеокисляющих дрожжей *Rhodotorula glutinis*. Предложенный материал-носитель обладает высокой удерживающей способностью по отношению к взвешенным частицам и нефтепродуктам и предназначен для заполнения фильтров для очистки нефтезагрязненных сточных вод небольших транспортных предприятий. При этом иммобилизованная культура дрожжей способна разлагать сорбирующиеся нефтепродукты. Благодаря присущим микроорганизмам полифункциональности и способности к биосинтезу поверхностно-активные вещества, в основном, предпочтительнее своих химических аналогов в области биоремедиации и нефтеотдачи [8]. Таким образом, эффективные сорбция и деструкция нефтепродуктов из сточных вод может быть решена за счет рационального подбора компонентов: целевых микроорганизмов и носителя.

Цель работы – разработка фильтрующего материала с иммобилизованными микроорганизмами для эффективной очистки сточных вод от нефтепродуктов.

Материалы и методы

В работе использовали нетканое полиэфирное волокно «Синтепон» с плотностью 80–150 г/м². Катионный полиакриламид (кПАА) с величиной заряда 20–50 % и молекулярной массой 6–10×10⁶ г/моль. Анионный полиакриламид (аПАА) с величиной заряда 20–25 % и молекулярной массой 10–20×10⁶ г/моль. Для иммобилизации были отобраны автохтонные штаммы *Pseudomonas libanensis* BKM В-3041D и *Pseudomonas yamanorum* BKM В-3032D, выделенные из почв с хроническим нефтяным загрязнением в условиях северных широт. Штаммы микроорганизмов культивировали в колбах на 250 см³ на шейкере (180 об/мин) при температуре +20° С и естественном освещении на полусинтетической среде (100 см³), содержащей минеральные соли (3 г NaNO₃, 1 г KH₂PO₄, 0,5 г MgSO₄, 0,5 г KCl, и 0,01 г FeSO₄ на 1 дм³ воды) и глюкозу (20 г/дм³) в качестве источника углерода. Источником загрязнения нефтепродуктами (НП) служило отработанное полусинтетическое моторное масло.

Предварительная подготовка носителя включала обработку навески нетканного полиэфирного волокна массой 1 г водным раствором кПАА (0,05 % по массе) в течение часа. Далее образец высушивали до воздушно-сухого состояния при температуре +20–25° С. Отдельно в колбе со 100 см³ смешанной культуры (титр клеток 10¹² КОЕ/см³) штаммов бактерий *Pseudomonas libanensis* и *Pseudomonas yamanorum* растворяли 5 мг аПАА. Иммобилизацию проводили, обрабатывая 1 г модифицированного кПАА волокна культуральной жидкостью с растворенным аПАА (30 мин), с последующей сушкой при +20–25° С. Также был приготовлен образец модифицированного материала без микроорганизмов с тем же составом полимеров. Содержание НП в воде и на фильтрующих материалах осуществляли методом гравиметрии [9].

Варианты испытаний волокнистых материалов

Вариант 1. На образцы исходного и модифицированного полиэфирного волокнистого материала массой 0,5 г наносили НП массой 55±2 мг. Образцы помещали в конические колбы на 250 см³ с водопроводной водой объемом 100 см³. Режим эксперимента: аэрирование на орбитальном шейкере при 150 об/мин в течение 30 сут. В конце эксперимента определяли остаточное содержание НП в воде и образцах фильтрующих материалов. Все эксперименты проводили в трех повторностях.

Вариант 2. Для оценки распределения НП на волокнистых материалах в потоке сточной воды в лабораторную колонку (рис. 1) помещали два образца волокнистого материала массой 0,5 г различного состава, согласно табл. 1. Во всех экспериментах на первый образец (концентратор) вносили 50 мг НП. Второй образец (уловитель) служил для сбора НП, переходящих с концентратора. В течение одного месяца через систему пропускали водопроводную воду (объем 500 см³) в замкнутом режиме со скоростью потока 1 см³/с с использованием перистальтического насоса. Далее оценивали распределение НП на всех образцах, а также в воде. По завершении эксперимента проводили количественную оценку распределения НП на всех исследуемых образцах и в водной фазе. При расчетах использовали «однофакторный дисперсионный анализ» из пакета статистического анализа Microsoft Excel.



Рисунок 1. Колонка для испытаний волокнистых материалов (желтой стрелкой указано направление потока модельной сточной воды).
Figure 1. Column for testing fibrous materials (the yellow arrow indicates the direction of flow of the model wastewater).

Таблица 1

Комбинация фильтрующих материалов

Table 1

Combination of filter materials

Эксперимент, №	Тип волокнистого материала	
	Концентратор	Уловитель
1	Немодифицированный	Немодифицированный
2	Модифицированный без микроорганизмов	Немодифицированный

Результаты и их обсуждение

Как правило, естественная биологическая пленка на фильтрующих материалах образуется в процессе эксплуатации очистных сооружений [10]. Применение же специально подобранных штаммов в данных системах очистки требует решения задачи удержания клеток микроорганизмов-нефтедеструкторов на фильтрующих носителях. Для решения поставленной задачи нами предложено закреплять бактериальные клетки на полиэфирном волокне за счет двух типов полиакриламида. Суть метода заключается в том, что за счет обработки полиэфирного волокна кПАА на его поверхности появляются положительно заряженные группы на основе четвертичного аммония. После пропускания культуральной жидкости с растворенным аПАА через модифицированный волокнистый материал формируются комплексы с захваченными клетками (рис. 2). Отдельно следует отметить, что различные типы полиакриламидов широко используются для очистки сточных вод в качестве эффективных флокулянтов в зависимости от типа загрязнителей, поэтому модифицированное таким образом полиэфирное волокно может выступать не только в качестве сорбентов НП [11, 12].

Метод гравиметрического анализа позволяет определять 85±5 % от исходной массы НП (55 мг), что установлено в контрольных экспериментах. На основании этого порог достоверной деградации НП в эксперименте принят на уровне < 80 % от внесенной навески (< 40 мг). В первой серии эксперимента зафиксировано статистически значимое снижение содержания НП на модифицированных образцах по сравнению с исходными ($p=0,0053$, критерий Стьюдента). Так, в образцах с иммобилизованными *Pseudomonas* spp. остаточное содержание НП составило 32,5±1,5 мг (снижение – на 30 %), тогда как на немодифицированных образцах выявлено снижение НП до 41,6±1,5 мг, что не достигает порога значимости ($p=0,14$) (рис. 3). При этом миграция НП в водную фазу была минимальной:

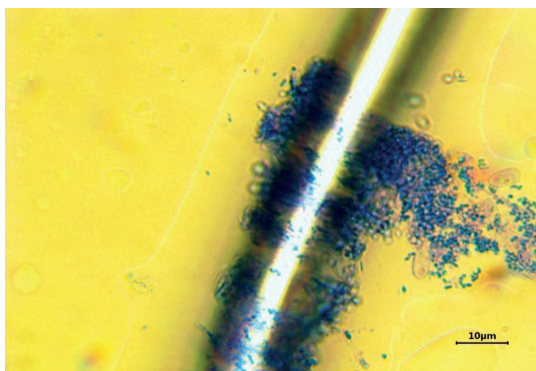


Рисунок 2. Бактериальные клетки *Pseudomonas* spp., закрепленные на полиэфирном волокне (светопольная микроскопия, микроорганизмы подкрашены метиленовым синим).

Figure 2. Bacterial cells of *Pseudomonas* sp. fixed on polyester fiber (light field microscopy, microorganisms stained with methylene blue).

0,6±0,2 мг – для немодифицированного и 0,3±0,2 мг – для образцов с клетками, что подтверждает преобладание биodeградации над десорбцией. Имобилизация нефтедеструкторов на полиэфирном волокне с использованием кПАА/аПАА обеспечивает сохранение их метаболической активности, эффективную утилизацию нефтепродуктов и минимальное вымывание загрязнителей в водную фазу.

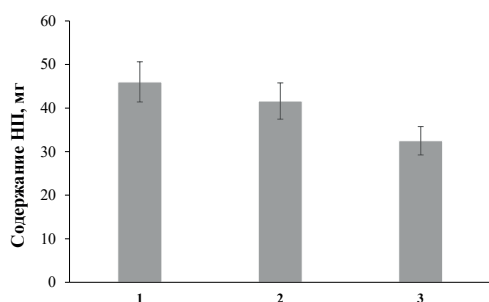


Рисунок 3. Распределение НП на фильтрующих материалах: 1 – исходная навеска НП; 2 – немодифицированный материал; 3 – модифицированный материал с бактериями (масса исходной навески: 46±4 мг).

Figure 3. Distribution of total petroleum hydrocarbons on filter materials: 1 – initial sample of total petroleum hydrocarbons; 2 – unmodified material; 3 – modified material with bacteria (mass of the initial sample 46±4 mg).

Во втором варианте испытаний выявлено, что ≈ 65 % внесенных на концентратор НП остаются на немодифицированном образце фильтрующего материала, однако ≈ 30 % в течение месяца постепенно переходит на уловитель. Если же в качестве первого фильтрующего элемента используется модифицированный кПАА и аПАА образец (табл. 2, эксперимент 2), то отмечено значительное уменьшение способности им удерживать НП. В результате чего на нем остается всего 30 % от ранее внесенного загрязнителя, а 65 % переходят на уловитель к концу эксперимента. Наиболее вероятно, это обусловлено снижением гидрофобности полиэфирного волокна за счет нанесения гидрофильных полимеров. На основании полученных данных предложена структура биофильтра в виде двух элементов, первый из которых (концентратор НП) состоял из немодифицированного волокнистого материала, а второй (уловитель) представлял собой модифицированный кПАА/аПАА образец с клетками нефтедеструкторов. Испытание предложенного биофильтра показало, что на уловителе, содержащем иммобилизованные *Pseudomonas*

spp., осуществлялась биodeградация НП, медленно переходящих с концентратора (эксперимент 3) (табл. 2). В результате биodeградации снижение содержания НП в системе составило ≈ 30 % ($p < 0,05$).

Таблица 2

Распределение нефтепродуктов на фильтрующих материалах

Table 2

Distribution of total petroleum hydrocarbons by filter materials

Эксперимент, №	Содержание НП, % от внесенного количества		
	Концентратор	Уловитель	Вода из системы
1	66	30	4
2	31	65	4
3	71	0	1

Закключение

Таким образом разработан фильтрующий материал на основе полиэфирного волокна с иммобилизованными микроорганизмами-нефтедеструкторами. В проточной системе фильтрации материал показал способность утилизировать сорбирующиеся нефтепродукты за счет клеток бактерий *Pseudomonas libanensis* и *Pseudomonas yamanorum*. Наибольшая эффективность модифицированного фильтрующего материала выявлена в системе очистки, когда он расположен за основным концентратором нефтепродуктов, состоящим из немодифицированного полиэфирного волокна. Предлагаемый материал предназначен для заполнения фильтрующих сооружений нефтеперерабатывающих предприятий, автозаправочных станций, автомоек, автотранспортных предприятий.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература / References

1. Treatment of refinery wastewater: Current status and prospects / H. Guo, Q. Qin, M. Hu [et al.] // Journal of Environmental Chemical Engineering. – 2024. – Vol. 12, № 2. – P. 112508. – DOI: 10.1016/j.jece.2024.112508
2. Enhanced oil/water separation using electrospun sandwich-like fibrous membranes of PCL/PMMA@PCL/PCL / Y. Wang, W. Zhang, A. Karamergenova [et al.] // Separation and Purification Technology. – 2025. – Vol. 376, Part 3. – P. 134114. – DOI: 10.1016/j.seppur.2025.134114
3. Facile one-step fabrication of a fibrous nylon sponge for oil-water separation and absorption in batch and continuous process / M. Imran, A. Islam, P. Zhang [et al.] // Surfaces and Interfaces. – 2023. – Vol. 42, Part B. – P. 103505. – DOI: 10.1016/j.surfin.2023.103505
4. Advance of self-cleaning separation membranes for oil-containing wastewater treatment / X. Lu, L. Shen, C. Chen [et al.] // Environmental Functional Materials. – 2024. – Vol. 3, № 1. – P. 72–93. – DOI: 10.1016/j.efmat.2024.06.001
5. Alshabib, M. Super-hydrophilic and underwater superoleophobic membranes with photocatalytic self-cleaning properties for highly efficient oil-water separation: a review / M. Alshabib, U. Baig, M. A. Dastageer // Desalination. – 2024. – Vol. 591. – P. 118019. – DOI: 10.1016/j.desal.2024.118019

6. Javed, F. Microalgae-bacteria consortia for the treatment of fat, oil, and grease wastewater: recent progress, interaction mechanisms, and application prospects / F. Javed, A. A. Hassan, S. Al. Zuhair // *Journal of Hazardous Materials Advances*. – 2025. – Vol. 19. – P. 100797. – DOI:10.1016/j.hazadv.2025.100797
7. Экономичные биофильтры для очистки воды от нефтепродуктов / Т. Н. Щемелинина, Д. В. Тарабукин, Е. М. Анчугова [и др.] // *Биотехнология*. – 2014. – № 4. – С. 83–88.
Ekonomichnye biofil'try dlya ochistki vody ot nefteproduktov [Economical biofilters for water purification from petroleum products] / T. N. Shchemelinina, D. V. Tarabukin, E. M. Anchugova [et al.] // *Biotechnology*. – 2014. – № 4. – P. 83–88.
8. Adetunji, A. I. Production and potential biotechnological applications of microbial surfactants: an overview / A. I. Adetunji, A. O. Olaniran // *Saudi Journal of Biological Sciences*. – 2021. – Vol. 28, № 1. – P. 669–679. – DOI:10.1016/j.sjbs.2020.10.058
9. Количественный химический анализ вод. Методика выполнения измерений массовой концентрации нефтепродуктов в пробах природных и сточных вод методом колоночной хроматографии с гравиметрическим окончанием : ПНД Ф 14.1:2.116–97 : Методика допущена для целей государственного экологического контроля. – М., 2004. – 18 с.
Kolichestvennyj himicheskij analiz vod. Metodika vypolneniya izmerenij massovoj koncentracii nefteproduktov v probah prirodnyh i stochnyh vod metodom kolonochnoj hromatografii s gravimetricheskim okonchaniem : PND F 14.1:2.116–97 : Metodika dopushchena dlya celej gosudarstvennogo ekologicheskogo kontrolya [Quantitative chemical analysis of water. Method for measuring the mass concentration of petroleum products in natural and wastewater samples using column chromatography with gravimetric detection : PND F 14.1:2.116–97 : The method is approved for the purposes of state environmental control]. – Moscow, 2004. – 18 p.
10. Максимова, Ю. Г. Микробные биопленки в биотехнологических процессах / Ю. Г. Максимова // *Биотехнология*. – 2013. – № 4. – С. 9–23.
Maksimova, Yu. G. Mikrobnye bioplenki v biotekhnologicheskikh processah [Microbial biofilms in biotechnological processes] / Yu. G. Maksimova // *Biotechnology*. – 2013. – № 4. – P. 9–23.
11. Synthesis and characterization of polyacrylamide-grafted coconut coir pith having carboxylate functional group and adsorption ability for heavy metal ions / T. S. Anirudhan, M. R. Unnithan, L. Divya [et al.] // *Journal of Applied Polymer Science*. – 2007. – Vol. 104, № 6. – P. 3670–3681. – DOI:10.1002/app.25002
12. Lapointe, M. Dual starch-polyacrylamide polymer system for improved flocculation / M. Lapointe, B. Barbeau // *Water Research*. – 2017. – Vol. 124. – P. 202–209. – DOI:10.1016/j.watres.2017.07.044

Благодарность (госзадание)

Работа выполнена по теме государственного задания Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (№ 125021201993–3).

Acknowledgements (state task)

The work was performed in frames of the state task of the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (№ 125021201993–3).

Информация об авторах:

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

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

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

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

About the authors:

Dmitriy V. Tarabukin – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Laboratory of Experimental Microbiology and Biotechnology, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus AuthorID: 57195565098, ORCID: 0000-0001-8572-4902 (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: dim1822@yandex.ru).

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

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

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

Для цитирования:

Фильтрующие материалы для очистки нефтезагрязненных сточных вод / Д. В. Тарабукин, Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова [и др.] // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2025. – № 7 (83). – С. 148–152.

For citation:

Tarabukin, D. V. Filtruyushchie materialy dlya ochistki neftezagryaznennykh stochnykh vod [Filter materials for the oil-contaminated wastewater treatment] / D. V. Tarabukin, T. N. Shchemelinina, E. M. Anchugova [et al.] // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series “Experimental Biology and Ecology”. – 2025. – № 7 (83). – P. 148–152.

Дата поступления статьи: 13.08.2025

Прошла рецензирование: 21.08.2025

Принято решение о публикации: 15.09.2025

Received: 13.08.2025

Reviewed: 21.08.2025

Accepted: 15.09.2025

Юбилей

К юбилею Д. Н. Шмакова



Стремись не к тому, чтобы добиться успеха,
а к тому, чтобы твоя жизнь имела смысл.

А. Эйнштейн

В ноябре отмечает 85-летний юбилей **Дмитрий Николаевич ШМАКОВ**, доктор биологических наук, профессор, известный ученый в области электрокардиологии, последователь и соратник академика М. П. Рощевского, заместитель директора Института физиологии и его фактический руководитель на протяжении более чем 20 лет. По меткому выражению академика Ю. С. Оводова, Дмитрий Николаевич – обаятельный и человечный, обладающий завидным умением поддержать в трудную минуту. Безусловно, эти качества привлекают к нему его коллег и учеников, которые всегда с теплотой и благодарностью отзываются о нем.

Дмитрий Николаевич – уроженец дер. Якшино Свердловской горнодобывающей и машиностроительной области, поэтому вполне логично, что его трудовой путь начался на шахте Буланаш-4 в г. Артемовске в должности машиниста шахтных машин и механизмов. После службы в рядах Советской армии, он поступил в Томский политехнический институт на электрофизический факультет по специальности «бионика». Это направление и сейчас звучит как что-то ультрасовременное, инновационное и высокотехнологичное. Можно предположить, что в те далекие годы бионика как наука о применении в технических устройствах и системах принципов организации, свойств, функций и структур живой природы, привлекла Дмитрия Николаевича своей новизной и актуальностью. После окончания вуза Д. Н. Шмаков получил свободное распределение и поехал на Север – в Коми филиал АН СССР,

Anniversary

In honour of the anniversary of D. N. Shmakov

Институт биологии, в лабораторию физиологии и генетики животных. Ему предстоял длинный путь от младшего научного сотрудника до заместителя директора Института физиологии по научным вопросам, который он прошел с достоинством, отдав свою жизнь науке, ее организации, подготовке молодых специалистов.

Дмитрий Николаевич Шмаков – широко известный специалист в области физиологии сердца, внесший значимый вклад в познание электрофизиологических механизмов его работы. Он является автором более 300 научных публикаций в ведущих отечественных и международных журналах, в том числе монографий и патентов. Им подготовлено четыре доктора и 14 кандидатов наук.

Д. Н. Шмаковым создана научная школа, которая получила признание Российской академии наук; развиты новые научные направления в физиологии сердца: хронотопография интрамурального распространения возбуждения в сердце, гетерогенность реполяризации миокарда, функциональная эволюция насосной и сократительной функций сердца. Дмитрий Николаевич был непосредственным участником многочисленных экспедиций в тундру, тайгу, пустыню, где были получены ценнейшие данные о сердечно-сосудистых системах разных классов и видов животных. Впервые в мировой практике открыты несколько способов охвата возбуждением миокарда желудочков; установлены фундаментальные закономерности функциональной гетерогенности внутренних слоев сердца и специфической последовательности восстановления возбудимости и их влияние на сократимость и насосную функцию сердца. Д. Н. Шмаков был одним из первых исследователей у нас в стране по изучению процесса активации миокарда прямыми методами с использованием интрамуральной мультиполярной техники. Фундаментальные исследования Шмакова Д. Н. явились основой для создания новых приборов и методов диагностики сердца: разработана и внедрена в практику 144-канальная электрокардиотопографическая система (вошла в каталог инновационных разработок РАН в области медицинского приборостроения за 2010 г.). Совместно с учениками им установлены механизмы развития гипертонии у пожилых людей на Севере. Результаты исследований Д. Н. Шмакова и его учеников внедрены в лечебно-диагностическую работу, даны практические рекомендации по улучшению качества жизни пациентов с имплантированными электрокардиостимуляционными системами.

Около 20 лет Д. Н. Шмаков посвятил работе в должности заместителя директора по научным вопросам и сумел в непростое время обеспечить развитие современной научно-исследовательской базы в Институте физиологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, уделял большое внимание взаи-



Экспедиционный выезд в Печоро-Илычский заповедник. Первый ряд, слева направо: Н. А. Чермных, В. И. Прошева, Д. Н. Шмаков; второй ряд: О. Рощевская, В. П. Безносиков, М. П. Рощевский. 12 июля 1971 г. Фото из архива Института физиологии.

Expedition trip to the Pechora-Ilych Nature Reserve. First row, from left to right: N. A. Chermnykh, V. I. Prosheva, D. N. Shmakov; second row: O. Roshchevskaya, V. P. Beznosikov, M. P. Roshchevsky. July 12, 1971. Photo from the archive of the Institute of Physiology.



Сотрудники лаборатории сравнительной кардиологии, слева направо, первый ряд: В. И. Прошева, В. А. Головки, И. В. Ключина; второй ряд: Д. Н. Шмаков, А. В. Крафт. Радиобиологический корпус (1978). Фото из архива Института физиологии.

Members of the Laboratory of Comparative Cardiology, from left to right, first row: V. I. Prosheva, V. A. Golovko, I. V. Klyushina; second row: D. N. Shmakov, A.V. Kraft. Radiobiological Building (1978). Photo from the archive of the Institute of Physiology.

модействию академической и вузовской науки как в Республике Коми, так и далеко за ее пределами. Благодаря его научно-организационным и педагогическим способностям организован и проведен ряд международных, всероссийских и региональных конференций, возобновлена деятельность Диссертационного совета по физиологии при Институте. Д. Н. Шмаков входит в состав нескольких зарубежных и отечественных научных обществ, экспертных комиссий. Он пользуется уважением в коллективе



Коллектив лаборатории физиологии сердца Института физиологии со своим научным руководителем. Слева направо, первый ряд: М. Е. Груббз, Я. Э. Азаров, А. А. Фурман, И. А. Голуб; второй ряд: А. В. Дуркина, Е. С. Меринская, М. А. Вайкшнораите, А. С. Цветкова, Д. Н. Шмаков, А. О. Овечкин, Е. В. Миннебаева, Н. В. Артеева, О. Г. Берникова, М. А. Гонотков, Е. А. Лебедева (2024). Фото М. В. Соколовой.

Members of the Laboratory of Cardiac Physiology at the Institute of Physiology with their scientific supervisor. From left to right, first row: M. E. Grubbe, Ya. E. Azarov, A. A. Furman, I. A. Golub; second row: A. V. Durkina, E. S. Merinskaya, M. A. Vaikshnoraite, A. S. Tsvetkova, D. N. Shmakov, A. O. Ovechkin, E. V. Minnebayeva, N. V. Arteeva, O. G. Bernikova, M. A. Gonotkov, E. A. Lebedeva (2024). Photo made by M. S. Sokolova.

всего Коми научного центра не только как ведущий физиолог, но и как мудрый руководитель, которого отличает отеческое отношение к своим подчиненным. Его ученики трудятся в науке, образовании, медицине по всей стране.

За достижения в области фундаментальных и прикладных научных исследований Д. Н. Шмакову с коллективом авторов присуждена Государственная премия Российской Федерации в области науки и техники 2003 г., премия имени академика В. В. Парина – за лучшую работу в области физиологии и медицины. Д. Н. Шмаков награжден Почетной грамотой Уральского отделения Академии наук СССР, Почетной грамотой Президиума Верховного совета Республики Коми, удостоен почетных званий «Заслуженный работник Республики Коми», «Заслуженный деятель науки Российской Федерации», награжден медалью ордена «За заслуги перед Отечеством» II степени, отмечен нагрудным знаком «Почетный деятель науки Республики Коми», удостоен звания «Ветеран Уральского отделения РАН».

От всего сердца поздравляем юбиляра с замечательной датой и желаем здоровья, активного долголетия и творческих успехов!

*Е. Р. Бойко, С. Н. Харин, Е. А. Пшунетлева,
коллеги и сотрудники Института физиологии
ФИЦ Коми НЦ УрО РАН*